

МОДЕЛИРОВАНИЕ РАЗВИТИЯ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА И ФОРМИРОВАНИЯ ВСХОДОВ

*А.Н. Полевой**, *В.В. Синицына***

Украина, 65016, Одесса, ул. Львовская, д.15, Одесский государственный экологический университет, *apolevoy@te.net.ua, **victoria.sinitsyna@gmail.com.

Реферат. Рассматривается процесс прорастания семян и формирования всходов зерновых культур, обусловленный факторами окружающей среды. Описано влияние температуры и влажности почвы на скорость протекающих в семени процессов, а также на появление всходов при разной плотности почвы. Ряд численных экспериментов показал, что увлажнение почвы имеет наибольшее влияние во время формирования всходов на этапе поглощения и накопления влаги семенем (от посева до запуска ростовых процессов). Выявлена высокая чувствительность скорости удлинения coleoptily к температуре и плотности почвы.

Ключевые слова. Семя, эндосперм, зародыш, проросток, coleoptиль, гидролиз, дыхание, белок, углеводы, плотность почвы, всходы.

MODELING OF GRAIN DEVELOPMENT AT EARLY STAGES OF ONTOGENESIS AND SEEDLING EMERGENCE

*A.N. Polevoy**, *V.V. Sinitsyna***

Odessa State Environmental University, 15, Lvovskaj str., 65016 Odessa, Ukraine, *apolevoy@te.net.ua, **victoria.sinitsyna@gmail.com.

Abstract. The process of seed germination and seedling formation of crops caused by environmental factors is considered. The effect of soil temperature and humidity on the rate of intra-seed processes and emergence of seedlings under different soil density is described. A number of numerical experiments showed that soil moistening has the greatest influence during the time of seedlings formation at the stage of absorption and accumulation of moisture by a seed (from seed sowing to the beginning of the growth process). High sensitivity of coleoptile elongation rate to temperature and soil density was found.

Key words. Seed, endosperm, germ, sprout, coleoptile, hydrolysis, respiration, protein, carbohydrates, soil density, sowing.

Введение

Первым критическим периодом для растений является развитие от посева до всходов. От того, при каких условиях проходит этот период, зависит всё дальнейшее вегетативное и репродуктивное развитие и, в конечном итоге, формирование урожая. Математическое описание и моделирование процесса прорастания семян дает возможность получения данных о сроках появления всходов, оценки качества и полноты всходов и их прогнозирования. В существующих моделях типа «погода – урожай» период от посева до всходов представлен как блок (или субмодель). Поэтому от адекватности результатов работы этого блока зависит точность прогнозирования всего последующего вегетационного периода.

Целью исследования является рассмотрение существующих подходов к моделированию периода от посева до всходов зерновых культур, моделирование процессов, происходящих в семени при прорастании под воздействием факторов среды, формирования всходов, описание структуры разработанной модели периода посев – всходы, а также результатов проведенных численных экспериментов.

Материалы и методы

Проблема моделирования и прогнозирования урожайности в той или иной степени рассматривается многими учеными всех стран с развитым сельским хозяйством. На сегодняшний день известно большое количество моделей развития и формирования продуктивности различных сельскохозяйственных культур. В большинстве этих моделей ранние этапы развития растений практически не рассматриваются или же существуют как составные блоки моделей «погода – урожай», но выделяются и некоторые самостоятельные модели.

Модели учитывают широкий спектр факторов окружающей среды, влияющих на прорастание, хотя существуют и более простые модели, учитывающие влияние лишь нескольких факторов. Такие модели являются удобными в применении, но порой уступают в точности многофакторным моделям. Однако, нельзя однозначно сказать, какие из них лучше применять на практике, каждая из них имеет свои, присущие ей преимущества и недостатки.

В качестве входной информации модели обычно используют параметры почвы (ее влажность, температуру, водной потенциал, плотность и т.п.) и характеристики посевного материала (масса и размеры семени, содержание влаги в семени, его водный потенциал, проницаемость оболочек семян и т.д.). Результатом расчетов моделей являются сроки и полнота появления всходов.

А.Н. Полевому, М.А. Строгановой и А.И. Коровину (Строганова и др., 1983; Польовий, 2008) в созданной модели удалось подробно описать физиолого-биохимические процессы в семени в период от посева до появления всходов. Модель состоит из блоков, описывающих каждый из этих процессов. Поскольку гидролиз, дыхание и последующий рост регулируются влажностью семян, поэтому в начальном блоке модели учтена также скорость накопления влаги $\left(\frac{dm}{dt}\right)$, которая рассматривается как состоящая из фаз простой диффузии и осмоса; она представлена уравнением

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

где m – количество поглощенной воды в момент t ; c – коэффициент скорости набухания; m_s – максимальное количество воды, которое может быть поглощено путем диффузии; k_w – коэффициент проницаемости; A – коэффициент, характеризующий размеры семени; ψ^{out} , ψ^{in} – водные потенциалы почвы и семян; m_0 – содержание влаги в семени при посеве; m_{crit}^1 , m_{crit}^2 – критические значения влажности, определяющие начало гидролиза и время прорастания семян.

Упрощенные модели ранних этапов развития зерновых рассматривают динамику процессов, происходящих в семенах, как перераспределение масс между запасными и растущими органами. В таком случае учитывается только физика процесса прорастания.

Модель В.Н. Павловой (Павлова, 1983) описывает набухание зерновки следующим образом

$$\theta^{j+1} = \theta^j + \delta_W \xi(T) \eta(j) (\theta_S - \theta^j), \quad (2)$$

где θ – влажность зерна в j -е и $(j+1)$ -е сутки; δ_W – единичная функция, равная единице в диапазоне доступной влаги и нулю – вне этого диапазона; $\xi(T)$, $\eta(j)$ – функции, учитывающие влияние окружающей среды; θ_S – влажность зерна, при которой семя наклеывается. Расчет ведется пока $\theta^{j+1} \leq \theta_S$.

Динамику массы зерновки, корня и побега согласно Павловой можно описать следующей системой уравнений:

$$\begin{cases} m_S^{j+1} = m_S^j - (m_S^j R_0 \varphi_T + \Delta m_S^j), \\ m_h^{j+1} = m_h^j + \alpha_h(T, W) \Delta m_S^j, \\ m_r^{j+1} = m_S^j - m_h^{j+1}, \end{cases}, \quad (3)$$

где m_P ($P \in S, h, r$) – масса органа в j -е и $(j+1)$ -е сутки; R_0 – коэффициент дыхания поддержания; φ_T – температурный коэффициент дыхания; $\alpha_h(T, W)$ – доля питательных веществ, направленных на рост; Δm_S^j – изменение массы зерна за j -е сутки.

Модель прорастания и формирования всходов также предложил В.С. Антоненко (Антоненко, 2002). В ней учтены водные потенциалы семян и почвы, гидролиз запасных веществ и дыхание

зерновки и проростка. Скорость гидролиза $\left(\frac{dm_{сем}^{зидр}}{dt} \right)$ в модели

описана с учетом влияния температуры почвы на глубине заделки семян, которое учитывается с помощью функции $k_{сем}(T_n)$

$$\frac{dm_{сем}^{зидр}}{dt} = K_{сем}^{зидр} m_{сем} k_{сем}(T_n), \quad (4)$$

где $K_{сем}^{гидр}$ – коэффициент скорости гидролиза; $m_{сем}$ – масса семени.

Расходы на дыхание семян $\left(\frac{dR_{сем}}{dt}\right)$ здесь представлены в виде уравнения

$$\frac{dR_{сем}}{dt} = c_m m_{сем} Q_R(T_n), \quad (5)$$

где c_m – коэффициент затрат дыхания поддержания; $Q_R(T_n)$ – функция влияния температуры почвы на интенсивность дыхания семян. Часть питательных веществ, оставшихся после затрат на дыхание, является резервом для роста корня и coleoptilya.

О.А. Немченко и Л.И. Мусатенко рассматривают рост и метаболизм растений на ранних этапах органогенеза (Немченко, Мусатенко, 1982), разделяя их на три основные составляющие: гидролиз запасных веществ и образование фондов, транспорт фондовых веществ в проростки, синтез из них новой структурной фитомассы. Из структурных веществ в модель были включены сложные углеводы и белки. В каждом компартменте выделено два фонда лабильных веществ – фонд углеводов, состоящий из моно-и олигосахаридов, и фонд азота, который состоит из аминокислот.

Поддержание жизнеспособности семян и проростков, включающие белковый обмен, и поддержка ионного градиента на мембранах требует затрат энергии, которые учитываются в модели посредством дыхания поддержки. Затраты энергии, необходимые для создания новой структурной массы, характеризуются здесь дыханием роста.

Согласно (Полуэктов и др., 2006), динамику роста основных биометрических показателей модели можно описать следующей системой дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \frac{dB_l}{dt} = SHARE \cdot \frac{dB_{st}}{dt}, \\ \frac{dB_r}{dt} = (1 - SHARE) \cdot \frac{dB_{st}}{dt}, \\ L_l = BL_l \cdot B_l, \\ L_r = BL_r \cdot B_r, \end{cases} \quad (6)$$

где B_l , B_r , B_{st} – сухая биомасса побега, корня и всего проростка, L_l , L_r – длина листа и корня, BL_l , BL_r – коэффициент конверсии сухой структурной биомассы в длину для побега и корня.

Алгоритм ростовой регуляции, выраженный с помощью переменной $SHARE$, приобретает значение от 0 до 1. Вся модель разделена на последовательные подмодели: поглощение воды семенами, углеводно-азотного метаболизма, углеводно-азотного взаимодействия в эндосперме, углеводно-азотного взаимодействия в проростке.

В работах (Jame, Cutforth, 2004) был проведен ряд экспериментов по проращиванию семян в закрытом грунте, на основе которых была определена общая бета-функция, описывающая зависимость скорости прорастания GR от температуры T :

$$GR = \exp(\mu)(T)\alpha(42 - T)\beta. \quad (7)$$

На основе регрессионного анализа было определено значение параметров бета-функции: $\mu = -8,0166$, $\alpha = 1,80$ и $\beta = 0,72$. Для определения оптимальной температуры T_0 и оптимального значения DDR (уровень ежедневного развития) T_0 (DDR_0) бета-функции были использованы следующие уравнения:

$$T_0 = \frac{\alpha T_c + \beta T_b}{\alpha + \beta}, \quad (8)$$

$$DDR_0 = \exp(\mu)\alpha^\alpha \beta^\beta \left(\frac{T_c - T_b}{\alpha + \beta} \right)^{\alpha + \beta}. \quad (9)$$

Установлено, что при оптимальной температуре скорость прорастания при T_0 составляет около 0,9 относительных единиц в день.

В исследованиях (David M. Alm et al, 1993) предлагается определять скорость прорастания семян при помощи уравнения

$$CGV = \frac{\sum N_j}{\sum N_j d_j}, \quad (10)$$

где N_j – количество проросших семян за d_j дней после первоначального полива (посадки) и j – номер наблюдения.

CGV изменяется в пределах от 0 до 1. Кроме того, определяется индекс температуры прорастания GTI .

Уровень прорастания при нормальных условиях GR_i^{REF} прямо пропорционален количеству дней после посадки DAP_i

$$GR_i^{REF} = 1 / DAP_i \quad (11)$$

Время появления всходов (ER_i) рассчитывается по формуле

$$ER_i = ER^{REF} \cdot ETI \cdot EWI, \quad (12)$$

где ER^{REF} – время появления всходов при нормальных условиях; ETI и EWI – функции влияния температуры и осмотического потенциала на продление осевых органов соответственно.

В работе (Forcella et al, 2000) принято отдельно рассматривать состояние покоя семян. Модель основана на предположении, что для начала развития необходимо накопление «термического времени». Для этого рассчитывается сумма эффективных температур согласно уравнению

$$TT_{ar} = (T_s - T_1) t_{ar}, \quad (13)$$

где TT_{ar} – термическое время развития; T_s – накопление температур; T_1 – критический уровень температуры, при котором развитие не происходит; t_{ar} – время, которое требуется для созревания.

Помимо этого, модель рассчитывает потери после начала развития семени из-за изменения водного потенциала среды, это позволяет получить 50% проросших семян $\Psi_b(50)$ что, в свою

очередь, является линейной функцией TT_{ar} . Уменьшение $\Psi_b(50)$ за весь период описывается уравнением

$$\Psi_b(50)decrement = \frac{\Psi_b(50)initial - \Psi_b(50)final}{TT_{ar}}. \quad (14)$$

Кроме основных факторов почвы, определяющих прорастание семян, в модели учитывается качество почвенного воздуха.

На взятом за основу принципе накопления температур основаны также и прогнозы наступления фазы всходов зерновых культур.

Прогноз сроков появления всходов для кукурузы был разработан Ю.И. Чирковым. Этот метод прогноза также основан на зависимости скорости развития кукурузы от температуры и влажности почвы с учетом глубины заделки семян. Согласно прогнозу погоды и климатическим данным определяется ожидаемый температурный режим ближайших декад (Чирков, 1969). Далее рассчитывается дата накопления суммы температур

$$D = D_1 + \frac{83 + 7(h - 4)}{K_W(t - 8)}, \quad (15)$$

где D – прогнозная дата появления всходов; D_1 – исходная дата по прогнозу; t – средняя температура почвы, h – глубина заделки семян, K_W – коэффициент учитывающий влажность почвы.

Предложенный Ю.И. Чирковым метод прогноза имеет наиболее высокую оправдываемость при учете условий конкретных хозяйств.

В.П.Дмитренко была получена зависимость между продолжительностью периода «посев-всходы» и средней температурой на основе экспериментальных данных, в которых было исключено случайное влияние влажности почвы, размер семян и глубина его заделки, а также неточность фенологических наблюдений (Дмитренко, 1961). Отношение наименьшей продолжительности периода развития к продолжительности при данной температуре отображены с помощью скорости развития растений в относительных единицах и описывает, так называемый, коэффициент полезного действия температуры для развития. Относительная скорость суточного развития при данной температуре η_c равна

$$\eta_c = e^{-\frac{1}{at^2+bt+c}} \quad (16)$$

Далее в предложенной методике последовательно складываются значения относительной скорости суточного развития, получают суммарный эффект скорости развития растений в зависимости от температурных условий. Принято считать, что термический режим способствовал наступлению той или иной фазы развития, при прочих равных условиях, если величина суммарного эффекта за некоторый период равна или немногим больше единицы. Этот подход позволяет достаточно точно прогнозировать дату появления всходов с возможным отклонением в 1-3 дня. Незначительная ошибка значений при сравнении с полевыми данными обусловлена, по мнению автора, неточностью проведения фенологических наблюдений, ведь в большинстве полевых книг приводится глазомерная оценка.

За последние несколько десятилетий был создан ряд математических моделей роста сельскохозяйственных культур, таких как CERES, WOFOST, SUCROS, APSIM, InfoCrop т.п., в которых также частично учитываются ранние этапы развития растений (Aggarwal et al., 2006; Palosuo et al., 2011).

Механистические модели роста используются для исследования процесса усвоения углерода и прироста биомассы. Большинство моделей применимы только к одному виду растений, например, SOYGRO для бобовых, CERES-Maize для кукурузы, CERES-Wheat для пшеницы, WARM для риса. Известны также универсальные модели SUCROS (Simple and Universal Crop growth Simulator), STICS (Simulateur multIdisciplinaire pour les Cultures Standard), WOFOST. Преимущества механистических моделей – физическая обоснованность и несколько меньшие требования к объемам калибровочных данных по сравнению со статистическими моделями. К недостаткам рассмотренных моделей следует отнести сложность вычислений.

Достаточно распространенной имитационной моделью формирования урожая является разработанная в США CERES-модель (оценка урожая через синтез ресурсов и окружающей среды) для пшеницы и специализированная для кукурузы CERES-Maize (Ben Nouna et al., 2000). Помимо того, что CERES-Maize дает полный

прогноз урожайности, она также описывает основные этапы развития кукурузы, в частности формирование всходов.

Уровень появления листьев X_n в модели CERES определяется согласно следующего уравнения

$$X_n = A \cdot (CUMDTT)^B, \quad (17)$$

где X_n – число листьев в побеге; $CUMDTT$ – совокупный дневной уровень, рассчитанный как сумма разности между средней суточной температурой и эффективной температурой (8°C); A и B – эмпирические коэффициенты, которые равны 0,0105 и 1,1116 соответственно.

Это уравнение используется и для определения появления первого листа, т.е. для появления всходов.

Несмотря на то, что эта модель была успешно протестирована на основе данных, полученных в различных почвенно-климатических условиях (Канада, США, Бразилия и др.), следует отметить наличие значительных расхождений рассчитанных по модели и фактических дат появления всходов. В большинстве экспериментов в 50% случаев согласно прогнозу модели всходы должны были появиться через 3 дня после сева, но фактически они наблюдались через 8 дней, как описано в исторических наборах данных (Carberry et al., 1989).

Задержку появления всходов было достаточно сложно смоделировать с помощью модели CERES-Maize. Поэтому в большинстве случаев в качестве даты наступления фазы всходов была установлена фактическая дата появления всходов. Приведенная выше оценка применения модели для расчета даты появления всходов еще раз подчеркивает необходимость разработки модели развития зерновых на ранних этапах, а именно от посева до появления всходов.

Разработка математического метода расчета и оценки условий формирования всходов, их полноты и времени образования расширяет возможности агрометеорологического обеспечения сельского хозяйства, позволяет прогнозировать состояние развития культуры и своевременно принимать решения по ведению хозяйства. Представленная ниже модель нацелена на устранение недостатков и усовершенствование предыдущих моделей периода от посева до появления всходов. Разработка настоящей модели выполнена с

учетом достигнутого уровня моделирования формирования всходов с внесением определенных модификаций.

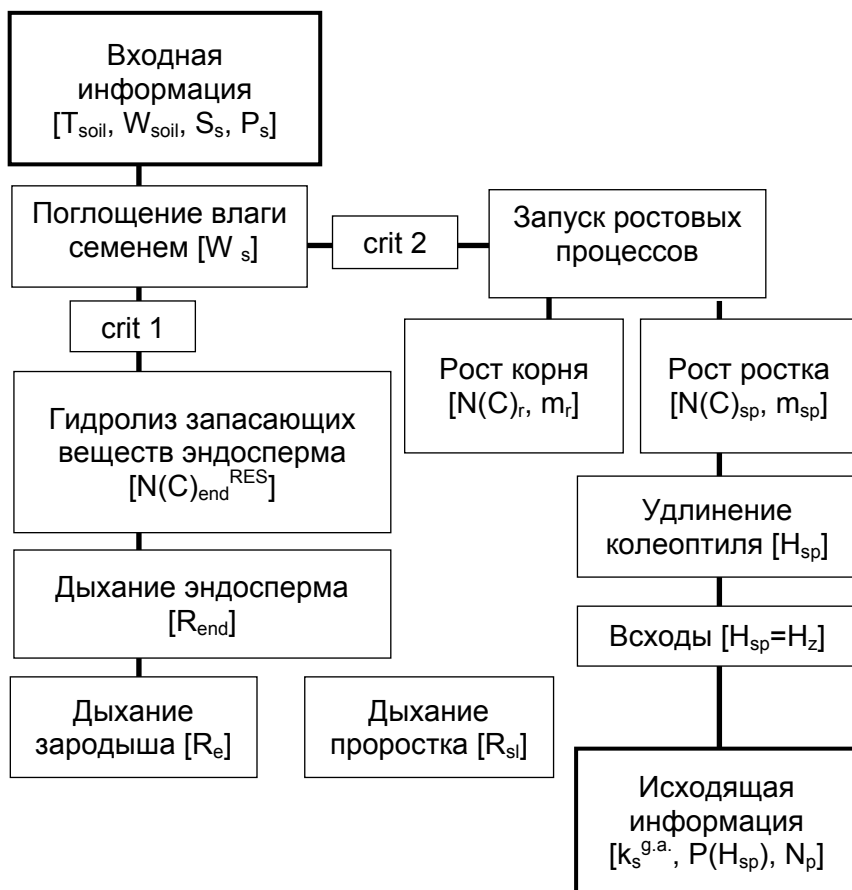


Рис. 1. Блок-схема модели формирования всходов зерновых культур.

На первом этапе модели описывается только поглощение влаги семенами. Начиная с момента, когда уровень влаги зерновки достиг определенного критического значения (*crit 1*), начинается также расчет скорости гидролиза запасного белка, крахмала и интенсивность дыхания зародыша и эндосперма. Когда влажность семян достигает следующего критического значения (*crit 2*), начинается рост проростка (органа прорастающего семени, который

в свою очередь состоит из зачатков корешка и ростка) и помимо дыхания зародыша уже учитывается также и дыхание ростка. На этом этапе прекращается расчет влажности семян.

Далее определяется скорость распределения азота и углерода и накопления сухой массы осевыми органами. Для того, чтобы отметить момент появления всходов, параллельно вычисляется длина ростка. Расчет прекращается, когда длина ростка равна заданной глубине заделки семян. Блок-схема модели представлена на рис. 1.

Попав в почву, семена начинают интенсивно поглощать влагу. Этот процесс происходит благодаря разнице водных потенциалов почвы и семян. Уравнение, описывающее процесс накопления влаги семенами, следующее

$$\frac{dW_s}{dt} = S_s P_s (\psi_{soil} - \psi_s), \quad (18)$$

где $\frac{dW_s}{dt}$ – поток влаги в семени; S_s – поглощающая поверхность семени; P_s – проницаемость оболочки семени; ψ_{soil} – водный потенциал почвы; ψ_s – водный потенциал семени.

Водные потенциалы почвы и семени описываются уравнениями:

$$\psi_{soil} = 1,5 \exp\left(-7,76 \frac{W_{soil} - B3}{ПВ - B3}\right), \quad (19)$$

$$\psi_s = \frac{R_{const} T_{soil}}{\bar{V}_m} \ln m, \quad (20)$$

где W_{soil} – влажность почвы; $B3$ и $ПВ$ – влажность завядания и полная влагоемкость почвы соответственно; R_{const} – газовая постоянная; T_{soil} – температура почвы на глубине заделки семени; \bar{V}_m – парциальный молярный объем; m – количество поглощенной воды.

Эмпирическая формула (19) была предложена (Сиротенко, 1981).

Основными частями семян является эндосперм и зародыш. Известно, что белки поглощают воду значительно интенсивнее, чем

углеводы. В составе зародыша преобладает запасной белок, поэтому зародыш набухает быстрее, увеличивает свои размеры и образует определенное заострение, выступающее под оболочкой зерна. Это состояние принято называть «наклёвыванием зерна» (Носатовский, 1950).

Когда влажность семян достигает определенного первого критического значения, начинается гидролиз запасного белка и крахмала

$$\frac{d(N, C)_{end}^{RES}}{dt} = K_s^{zud} m_s k_s(T_{soil}), \quad (21)$$

где $\frac{d(N, C)_{end}^{RES}}{dt}$ – общая скорость гидролиза запасяющих

веществ эндосперма; K_s^{zud} – коэффициент скорости гидролиза запасных веществ семени; m_s – масса семени; $k_s(T_{soil})$ – функция влияния температуры почвы на глубине заделки семян на скорость гидролиза, которая определяется следующей системой уравнений:

$$k_s(T_{soil}) = \begin{cases} 0,058 + 0,773x_1 + 1,913x_1^2 + 5,400x_1^3 - 3,322x_1^4 & \text{при } T < T_{opt1} \\ 1 & \text{при } T_{opt1} \leq T \leq T_{opt2}, \\ -11,47 + 29,87x_2^2 + 5,43x_2^3 & \text{при } T > T_{opt2} \end{cases} \quad (22)$$

$$x_1 = \frac{T - T_{min}}{T_{opt1} - T_{min}}; \quad x_2 = \frac{T - T_{opt2}}{T_{max} - T_{opt2}},$$

где T – температура почвы; $T_{min}(max)$ – минимальные и максимальные значения температуры, при которой начинается и прекращается процесс жизнедеятельности; $T_{opt1, opt2}$ – верхняя и нижняя температурные границы оптимума процесса.

В процессе гидролиза запасной крахмал образует фонды лабильных углеводов, запасной белок – фонды лабильных аминокислот эндосперма. Поэтому скорость образования фондов равна скорости гидролиза запасных веществ эндосперма.

Определить содержание азота и углерода отдельно можно исходя из предположения, что их соотношение в эндосперме остается постоянным и может быть выражено с помощью определенного коэффициента α

$$\frac{dC_{end}^{RES}}{dt} = \alpha \frac{d(N, C)_{end}^{RES}}{dt}; \quad (23)$$

$$\frac{dN_{end}^{RES}}{dt} = (1 - \alpha) \frac{d(N, C)_{end}^{RES}}{dt}, \quad (24)$$

где $\frac{dC_{end}^{RES}}{dt}$ – скорость гидролиза углерода; $\frac{dN_{end}^{RES}}{dt}$ – скорость гидролиза белка.

Вещества, образующиеся в результате гидролиза, до определенного момента расходуются только на дыхание зародыша и эндосперма. Когда влажность семян достигла следующего критического значения, происходит запуск ростовых процессов в семенах. Начинает развиваться проросток, который состоит из корня и ростка (колеоптиля). С этого момента, помимо дыхания зародыша, начинает учитываться интенсивность дыхания осевых органов.

Определить интенсивность дыхания эндосперма $\frac{dR_{end}}{dt}$ можно по формуле, предложенной В.С. Антоненко (2002)

$$\frac{dR_{end}}{dt} = R_m m_s Q_R(T_{soil}); \quad (25)$$

Скорость дыхания зародыша $\frac{dR_e}{dt}$ в пересчете на интенсивность дыхания эндосперма определим следуя А.И. Носатовскому (1950)

$$\frac{dR_e}{dt} = 10 \frac{dR_{end}}{dt}. \quad (26)$$

Интенсивность дыхания ростка и корня опишем следующими формулами:

$$\frac{dR_{sp}}{dt} = \beta \frac{dN_{end}^{RES}}{dt} Q_R(T_{soil}); \quad (27)$$

$$\frac{dR_r}{dt} = (1 - \beta) \frac{dN_{end}^{RES}}{dt} Q_R(T_{soil}), \quad (28)$$

где $\frac{dR_{sp}}{dt}$ – скорость дыхания ростка; $\frac{dR_r}{dt}$ – скорость дыхания корня; β – коэффициент распределения запасов белка на дыхание между колеоптилем и корнем; $Q_R(T_{soil})$ – функция влияния температуры почвы на интенсивность дыхания семян, которую можно описать следующим уравнением

$$Q_R(T_{soil}) = 2^{0,1(T - T_{opt})}. \quad (29)$$

Оставшиеся после затрат на дыхание питательные вещества используются для роста корня и колеоптиля

$$\frac{dm_{sp(r)}}{dt} = \left(\gamma \frac{dC_{end}^{RES}}{dt} + \eta \frac{dN_{end}^{RES}}{dt} \right) - \frac{dR_{sp(r)}}{dt}, \quad (30)$$

где $\frac{dm_{sp(r)}}{dt}$ – скорость накопления сухой массы ростком (корнем); γ и η – коэффициенты для пересчета углерода и азота в органическое вещество. На основании проведенных лабораторных экспериментов установлено, что доля колеоптиля в проростке в течении периода от начала роста осевых органов до появления всходов в среднем составляет 40%.

Колеоптиль представляет собой цилиндр постоянного радиуса на протяжении всего периода. Скорость удлинения колеоптиля, описанная как функция накопления его массы с учетом

механического сопротивления почвы, определяется плотностью почвы ρ_{soil} и её влажностью

$$\frac{dH_{sp}}{dt} = \exp\left(\frac{dm_{sp}}{dt} \frac{1}{\rho_{sp}}\right) \frac{1}{\pi r_{sp}^2} k_{sp}(\rho_{soil}) k_{sp}(W_{soil}), \quad (31)$$

где $\frac{dH_{sp}}{dt}$ – скорость удлинения ростка; ρ_{sp} – удельная плотность растительной массы ростка; r_{sp} – радиус основания ростка; $k_{sp}(\rho_{soil})$ – функция влияния плотности почвы на рост ростка; $k_{sp}(W_{soil})$ – функция влияния влажности верхних слоев почвы на удлинение ростка.

Принимается, что когда длина ростка H_{sp} становится равной глубине заделки семян, росток достигает поверхности почвы – наблюдаются всходы. Росток прекращает свой рост, а через верхушку coleoptily появляется первый лист.

Помимо момента появления всходов, необходимо определить полевую всхожесть семян. Уравнение, позволяющее определить эту характеристику, имеет вид (Ковтун и др., 1990)

$$k_s^{g.a.} = \frac{W_{0-20}}{a + bW_{0-20}}, \quad (32)$$

где $k_s^{g.a.}$ – коэффициент полевой всхожести семян; W_{0-20} – влажность почвы в пахотном слое; a и b – коэффициенты, определяемые глубиной заделки семян:

$$a = 2,1 + 0,29(H_z)^2; \quad (33)$$

$$b = 1,03 - 0,0127(H_z)^2, \quad (34)$$

где H_z – глубина заделки семян.

Глубина заделки семян может меняться в зависимости от микрорельефа почвы. Согласно модели В.Н. Павловой (Павлова,

1983), на основе косвенных данных была выбрана функция распределения количества растений с различной глубиной заделки семян

$$P(H_{sp}) = \frac{1}{1,5\sqrt{2\pi}} e^{-(H_{sp} - H_z^p)^2 / 2,25}, \quad (35)$$

где H_z^p – наиболее вероятная глубина заделки семян.

После определения H_{sp} на каждом шаге определяется вероятностный интеграл функции плотности нормального распределения. Если значение интеграла функции превышает 0,6, то принимается, что наступили массовые всходы.

Результаты

Модель была реализована на ПК с помощью программы Microsoft Office Excel. Для идентификации параметров модели была выбрана одна из основных зерновых сельскохозяйственных культур – кукуруза. Большинство начальных параметров были получены в результате проведения эксперимента по проращивания семян кукурузы в лабораторных условиях. Однако, некоторые параметры модели были получены путем проведения анализа имеющихся в литературе данных, а также за счет оптимизации и ручной подборки численных значений параметров.

Проведен ряд численных экспериментов по исследованию чувствительности модели к изменению параметров окружающей среды во время прорастания семенами. Установлено, что модель чувствительна к изменению температуры на 1°C, влажности на 1 мм и изменению плотности почвы на 0,1 г/см³. В модели можно варьировать исходные параметры, задавая размер семян и содержание влаги в семени при посеве, изменять тип почвы и ее водно-физические характеристики. В качестве шага во времени выбраны одни сутки. Рассматривался слой черноземной суглинистой почвы толщиной 5 см, ее наименьшая влагоемкость – 10 мм. Оптимальная влажность почвы составляет 8 мм.

Основными агрометеорологическими факторами, влияющими на время появления и полноту всходов, является температура, влажность и плотность почвы. Известно, что процесс появления всходов состоит из двух последовательных фаз: 1) поглощение семенами влаги и их наклёвывание, 2) рост побега и достижение им поверхности почвы. Соответственно этим фазам численный эксперимент также был разделен на два этапа: исследование скорости накопления влаги семенами и исследование скорости удлинения coleoptily под воздействием факторов внешней среды.

На первом этапе эксперимента рассматривалось поглощение влаги семенами при различных температурных условиях и увлажнении. При условии, что влажность составляет 7 мм в слое почвы 0 – 5 см, а температура на протяжении всего периода сохраняется на уровне 22°C, семена наклеваются уже за 2 суток (рис. 2). При недостаточной увлажненности этот период составит 3 суток (рис. 3).

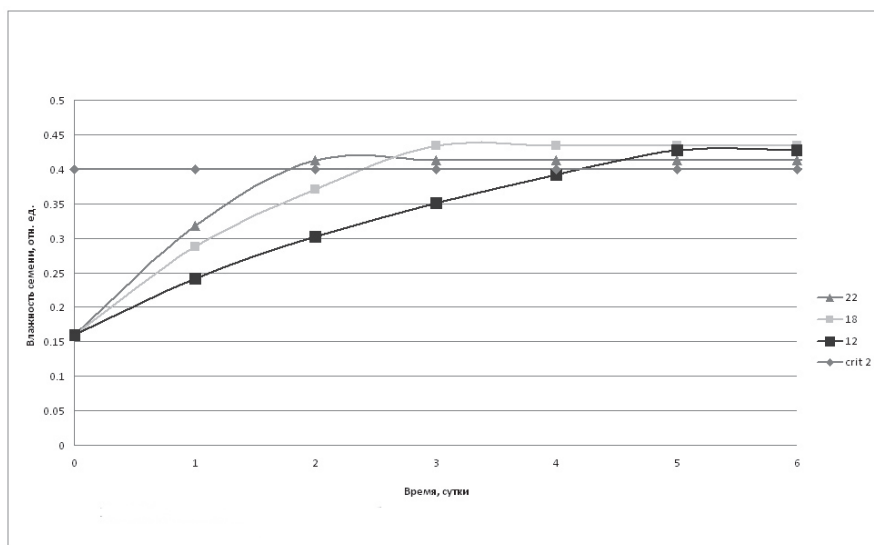


Рис. 2. Влияние температуры почвы на накопление влаги семенем при условии влажности почвы, близкой к оптимальной 7 мм.

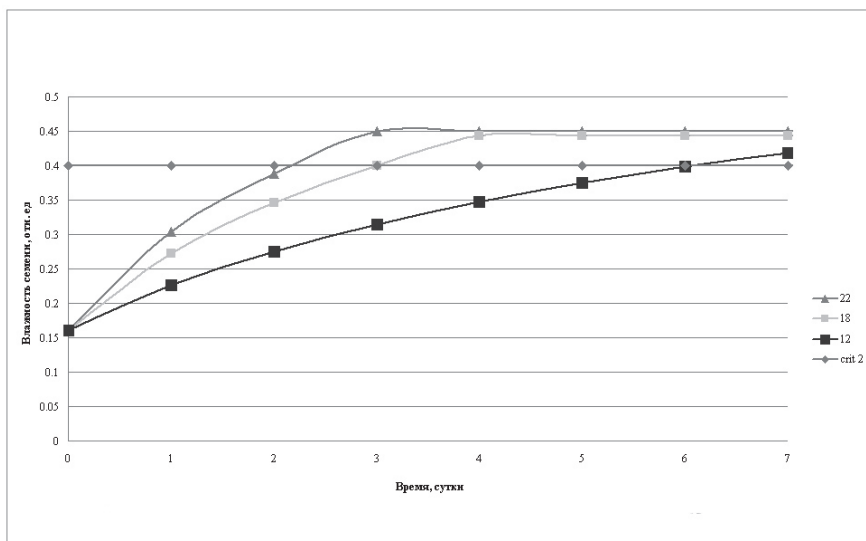


Рис. 3. Влияние температуры почвы на накопление влаги семенем при условии пониженной влажности почвы 5 мм.

С понижением температуры процесс накопления влаги замедляется и может длиться 3 – 5 суток в пределах оптимального увлажнения почвы и достигать 7 суток – при недостаточном увлажнении. После достижения критического значения влажность семян практически не изменяется.

Вторая часть эксперимента рассматривает влияние температуры, влажности и плотности почвы на скорость удлинения coleoptily и появление всходов как следствие процессов прорастания семян. При условии оптимального увлажнения и оптимальной температуры, лимитирующим фактором при образовании всходов является плотность почвы, а именно: с увеличением плотности почвы увеличивается и время появления всходов. Так, если при минимальном значении плотности $0,8 \text{ г/см}^3$ coleoptиль может достигнуть поверхности почвы уже на 5-е сутки после посева, то при плотности в $1,4 \text{ г/см}^3$ всходы появятся только через 7 суток (рис. 4).

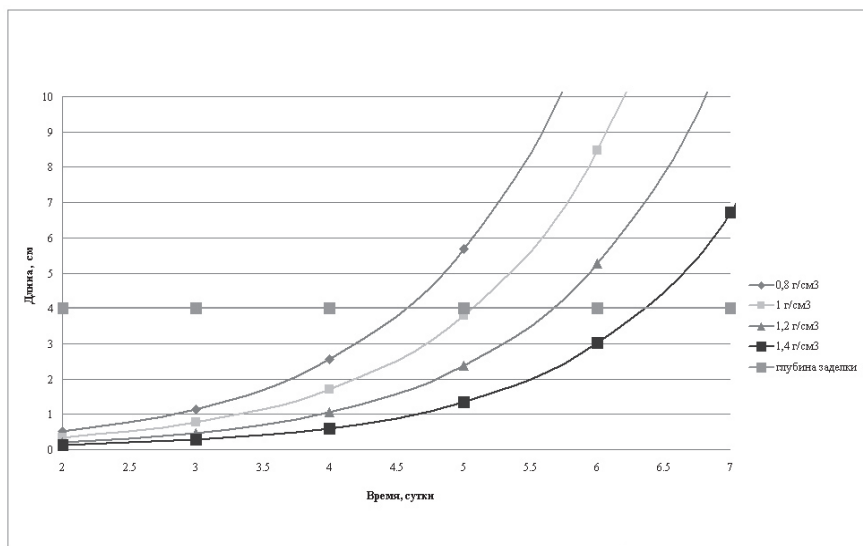


Рис. 4. Влияние плотности почвы на время появления всходов при условии оптимальной температуры 22 °С и влажности почвы 7 мм.

Следует отметить, что даже при сохранении оптимального увлажнения, с понижением температуры почвы интенсивность прорастания семян также уменьшается. Поэтому при температуре 18°С всходы появятся через 7 – 10 суток, а при 12°С – минимум за 16 суток после посева.

Несмотря на то, что влажность почвы является одним из основных факторов влияния на скорость прорастания семян, с увеличением влажности до 9 мм время появления всходов практически не изменяется при оптимальной температуре 22°С и также составляет 5 – 7 суток после посева и 7 – 10 суток при температуре 18 °С. При понижении температуры до 12°С появление всходов можно ожидать лишь на 15-е сутки. Однако, с уменьшением влажности до 5 мм колеоптиль достигнет высоты слоя глубины заделки семян не ранее 6 суток в условиях оптимальной температуры и наименьшей плотности почвы. При температуре 18°С это произойдет через 9 – 11 суток, а при температуре 12°С – через 19 суток.

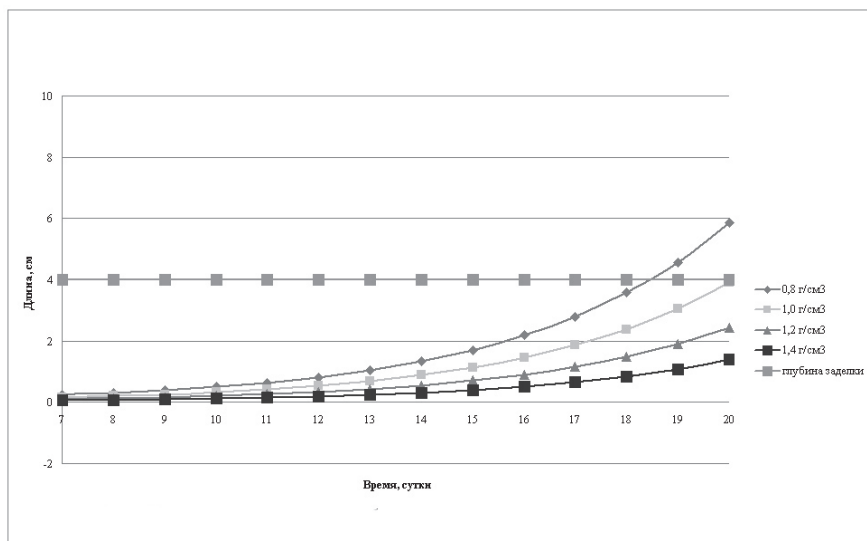


Рис. 5. Влияние плотности почвы на время появления всходов при условии температуры 12 °С и пониженной влажности почвы 5 мм.

Кроме того, в условиях недостаточного увлажнения и температуры почвы, близкой к биологическому минимуму культуры, с увеличением плотности почвы возникает угроза гибели растения так и не достигшего поверхности почвы (рис. 5). В этом случае запасы эндосперма будут полностью исчерпаны на рост, росток не успеет выйти на дневную поверхность почвы и в связи с этим не произойдет переключения процесса питания ростка из гетеротрофного на автотрофное для поддержания дальнейшего роста.

Заключение

Разработана динамическая модель формирования всходов зерновых культур, которая позволяет определить дату появления всходов, полевую всхожесть, распределение количества растений с различной глубиной заделки семян и количество растений на единицу площади. Модель описывает динамику поглощения влаги семенами и физиолого-биохимических процессов: гидролиза запасов эндосперма, дыхания, распределения продуктов гидролиза между осевыми органами и их рост.

В численных экспериментах установлено, что в формировании всходов влияние увлажнения почвы наиболее сильно проявляется на этапе поглощения и накопления влаги семенем от посева до запуска ростовых процессов. Установлена высокая чувствительность скорости удлинения coleoptily к температуре почвы, а также к плотности почвы.

При оптимальных условиях окружающей почвенной среды семена наклевываются уже за 2 суток, при недостаточной увлажненности этот период удлиняется до 3 суток. С понижением температуры процесс накопления влаги семенем также замедляется и может длиться 3 – 5 суток, однако на фоне недостаточного увлажнения может достичь 7 суток.

При оптимальных условиях увлажнения и термического режима на глубине заделки семян лимитирующим фактором для появления всходов является плотность почвы. Так, если при минимальном значении плотности $0,8 \text{ г/см}^3$ coleoptиль может достичь поверхности почвы уже на 5-е сутки после посева, то при плотности в $1,4 \text{ г/см}^3$ всходы появятся только через 7 суток. Понижение температуры почвы на глубине заделки семян снижает интенсивность их прорастания. Поэтому при температуре 18°C всходы появятся через 7 – 10 суток, а при 12°C – минимум через 16 суток после посева.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антоненко В.С. 2002. Динамическое моделирование роста, развития и формирования продуктивности озимой пшеницы. Киев: «АртЭк». 64 С.
2. Дмитренко В.П. 1961. Влияние температуры воздуха на продолжительность периода посев – всходы зерновых культур. Труды УкрНИИГМИ. Вып. 22. С. 19-31.
3. Ковтун И.И., Гойса Н.И., Митрофанов Б.А. 1990. Оптимизация условий возделывания озимой пшеницы по интенсивной технологии. –Л.: Гидрометиздат, 288 С.
4. Немченко О.А., Мусатенко Л.И. 1982. Моделирование роста и метаболизма растений на ранних этапах органогенеза. Физиология и биохимия культурных растений. Т.14, № 5. С. 439–445.
5. Носатовский А.И. 1950. Пшеница. –М.: Государственное изд-во с.-х. литературы. 408 С.
6. Павлова В.Н. 1983. Моделирование ростовых процессов в период прорастания зерна в рамках моделей «погода – урожай». Труды ВНИИСХМ. Вып. 8. С. 28–36.
7. Полуэктов Р.А., Смоляк Э.И., Терлеев В.В., Топаж А.Г. 2006. Моделирование продукционного процесса сельскохозяйственных культур. –С-Пб.: Изд-во С.-Пб. университета. 396 С.

8. Польовий А.М. 2008. Динамічна модель проростання насіння та формування сходів зернових культур. Український гідрометеорологічний журнал. № 3. С. 75–84.
9. Сиротенко О.Д. 1981. Математическое моделирование водно-теплового режима и продуктивности агроэкосистемы. –Л.: Гидрометиздат. 167 С.
10. Строганова М.А., Коровин А.И., Полевой А.Н. 1983. Динамическая модель расходования запасов эндосперма семян зерновых культур в процессе прорастания и в период до появления всходов. Сельскохозяйственная биология. № 1. С. 126-135.
11. Чирков Ю.И. 1969. Агрометеорологические условия и продуктивность кукурузы. –Л.: Гидрометиздат. 251 С.
12. Aggarwal P.K., Banerjee B., Daryaei M.G., Bhatia A., Bala A., Rani S., 2006. InfoCrop: A dynamic simulation model for the assessment of crop yields, losses due to pests, and environmental impact of agro-ecosystems in tropical environments. I. Model description. *Agricultural Systems*. № 89. P. 1–25.
13. Ben Nouna B., Katerji N., Mostorilli M. 2000. Using the CERES-Maize model in a semi-arid Mediterranean environment. New modelling of leaf area and water stress functions. *Europ. J. Agronomy*. V. 13. P. 309–322.
14. Carberry P.S., Muchow R.C., McCown R.L. 1989. Testing the CERES-Maize Simulation Model in a Semi-Arid Tropical Environment. *Field Crops Research*. № 20. P. 297–315.
15. Alm D.M., Stoller E.W., Wax L.M. 1993. An index model for predicting seed germination and emergence rates. *Weed Technology*. V. 7, №. 3. P. 560–569.
16. Forcella F., Arnold R.L.B., Sanchez R. 2000. Modeling seedling emergence. *Field Crops Research*. № 67. P. 123–139.
17. Claudio M., GhersaJame Y.W., Cutforth H.W. 2004. Simulating the effects of temperature and seeding depth on germination and emergence of spring wheat. *Agricultural and Forest Meteorology*. №; 124. P. 207–218.
18. Palosuo T., Kersebaum K.C., Angulo C., Hlavinka P., Moriondo M., Olesen J. E., Patil R.H., Ruget F., Rumbaur C., Takáč J., Trnka M., Bindi M., Čaldağ B., Ewert F., Ferrise R., Mirschel W., Şaylan L., Šiška B., Rötter R. 2011. Simulation of winter wheat yield and its variability in different climates of Europe: A comparison of eight crop growth models. *Europ. J. Agronomy*. V. 35, №3. P. 103-114.