

**Міністерство освіти і науки України  
Одеський державний екологічний університет**

**С.М. Свидерська**

***МОДЕЛЮВАННЯ ПРОДУКТИВНОСТІ  
АГРОФІТОЦЕНОЗІВ ТА ВПЛИВУ  
АГРОМЕТЕОРОЛОГІЧНИХ УМОВ НА РОЗВИТОК  
ШКІДНИКІВ ТА ХВОРОБ***

**Конспект лекцій**

Одеса – 2016

**ББК 44.7**  
**УДК 632.11**  
**С24**

Рекомендовано методичною радою Одеського державного екологічного університету Міністерства освіти і науки України як конспект лекцій (протокол № 8 від 28. 04. 2016 р.)

**Свидерська С.М.**

Моделювання продуктивності агрофітоценозів та впливу агрометеорологічних умов на розвиток шкідників та хвороб : конспект лекцій. Одеса, Одеський державний екологічний університет, 2016. 136 с.

У конспекті лекцій з дисципліни "Моделювання продуктивності агрофітоценозів та впливу агрометеорологічних умов на розвиток шкідників та хвороб" викладено основні принципи моделювання розвитку популяцій хвороб та шкідників на основі вивчення їх біологічних особливостей. В конспекті лекцій розглядаються теоретичні і практичні питання побудови моделей динамічних процесів, які відбуваються в агроекосистемах. Розглядається моделювання росту та впливу гідрометеорологічного режиму на формування фотосинтетичної продуктивності сільськогосподарських культур. Вплив факторів зовнішнього середовища на розвиток і розмноження шкідників рослин та на появу і розвиток хвороб рослин. Моделювання життєвого циклу розвитку шкідливих організмів і швидкості інфекційного процесу.

Курс лекцій розраховано на студентів екологічного та гідрометеорологічного напрямку освіти. Також може бути використаний студентами сільськогосподарських ВНЗ.

**ISBN 978-966-186-036-9**

Свидерська С.М. 2016  
© Одеський державний екологічний університет, 2020

## ПЕРЕДМОВА

Підвищення урожайності сільськогосподарських культур неможливе без надійного захисту рослин від шкідливих організмів. Причиною недобору понад третини урожаю є хвороби, які викликають патогенні організми і несприятливі умови розвитку рослин. Вони часто погіршують якість продукції, а інколи призводять до повної її загибелі.

Усі сільськогосподарські рослини пошкоджують багато видів комах, гризунів, моллюсків та ін. Найбільшої шкоди завдають комахи, які складають основну масу шкідників, відзначаються великою плодючістю, пересуванням на значні відстані та заселенням великих площ. Основні чинники зовнішнього середовища, які визначають стан і розмноження шкідників, а також ефективність боротьби з ними – це агрометеорологічні умови (температура та вологість повітря та ґрунту, інтенсивність і спектральний склад світла, довжина світлового дня у різні періоди їхнього розвитку).

Втрати урожаю від шкідників і хвороб повсюдні і значні. В багатьох роботах, присвячених вивченню методів боротьби з шкідниками і хворобами рослин, надається увага моделюванню динаміки популяцій відповідних організмів, проте, при цьому процеси зростання і розвитку самих рослин залишаються за межами таких досліджень. Щоб правильно оцінити нанесений посівам збиток, необхідно стикувати моделі хвороб і шкідників і моделі зростання сільськогосподарських культур.

Продуктивність рослин і саме їхнє існування обумовлені процесами енергетичного масообміну, які в ньому відбуваються, використанням променистої енергії Сонця у складному, багатоступінчастому і комплексному процесі перетворення CO<sub>2</sub> атмосфери, води і мінеральних речовин ґрунту в різноманітні органічні сполуки зелених рослин.

Математичні моделі, що вивчають закономірності формування гідрометеорологічного режиму у фітоценозі та його вплив на продукційний процес рослин, мають велике значення як інтегруючі. Побудова математичних моделей агроєкосистем відкриває можливості поєднувати знання по фізіології й екології рослин, рослинництву, біофізиці, ґрунтознавству, метеорології в єдине ціле, для того, щоб вивчати функціонування посіву як цілісної системи.

У конспекті лекцій розглядаються теоретичні і практичні питання побудови моделей динамічних процесів, моделювання радіаційного режиму, які відбуваються в агроєкосистемах. Розглядається моделювання росту та впливу гідрометеорологічного режиму на формування фотосинтетичної продуктивності сільськогосподарських культур, моделювання формування гідрометеорологічного режиму рослинного покриву і впливу цього режиму на ріст і продуктивність рослин. Вплив факторів зовнішнього середовища на розвиток і розмноження шкідників рослин та на появу і розвиток хвороб рослин. Моделювання життєвого циклу розвитку шкідливих організмів і швидкості інфекційного процесу.

Система захисту рослин від хвороб і шкідників є невід'ємною частиною технології вирощування кожної культури. При її здійсненні обов'язково потрібно враховувати довгостроковий і короткостроковий прогнози і сигналізацію розвитку хвороб, що дає можливість мати більш ефективні і економічно вигідні наслідки в роботі.

## 1. АГРОМЕТЕОРОЛОГІЧНІ УМОВИ І ФОТОСИНТЕТИЧНА ПРОДУКТИВНІСТЬ ПОСІВІВ СІЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР

### 1.1 Загальна характеристика продукційного процесу

*Продукційний процес рослин (ППР)* – це сукупність окремих взаємозалежних процесів, з яких фундаментальними є фотосинтез, дихання і ріст, у ході яких відбувається формування урожаю (рис. 1.1). ППР залежить від умов зовнішнього середовища і сам перетворює середовище, в основному через архітекtonіку, газообмін і транспірацію фітоценозу.

Рослини, поглинаючи листками з атмосфери  $\text{CO}_2$  і кореневою системою воду з ґрунту, створюють в процесі *фотосинтезу* під впливом енергії сонячної радіації органічну речовину у вигляді асимілятів. Одночасно відбувається транспірація, яка відповідає за постачання рослин водою й елементам мінерального живлення і за регуляцію теплового режиму рослин. В залежності від інтенсивності ФАР, водного і температурного режиму, швидкості вітру, концентрації  $\text{CO}_2$  у повітрі, родючості ґрунту і видових особливостей рослин процес фотосинтезу може йти з більшою або меншою швидкістю.

Другий фундаментальний процес – *дихання* – забезпечує постачання енергією різних біохімічних процесів синтезу, пов'язаних з ростом, побудовою нових структурних елементів рослин і з транспортом речовин, а також підтримка живих структур органів рослин. При цьому витрачається органічна речовина, накопичена в органах рослин.

Третій фундаментальний процес – *ріст*. Фотосинтез і ріст розглядаються як сполучені процеси. Енергетичне забезпечення ростової функції з боку фотосинтезу є неодмінною умовою росту. Система донорно-акцепторних відносин є основним проявом інтеграції фотосинтезу і росту на рівні цілого організму. Між донором і акцептором формуються тимчасові проміжні фонди асимілятів. Фонди можуть знаходитися в кожному органі але більш мобільні з них, імовірно, знаходяться в листках і стеблах. Асиміляти, які запасені на більш тривалий період, здебільшого накопичуються в коренях. В умовах екологічного стресу, коли пригнічується фотосинтез, величина фондів стає істотним фактором формування урожаю.

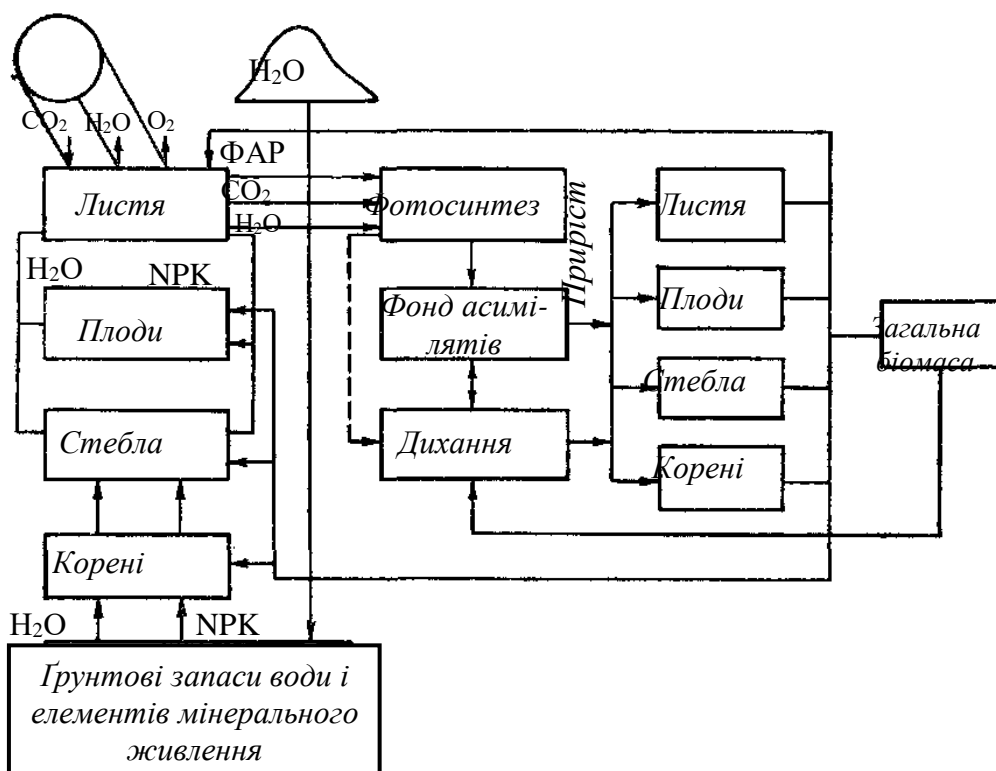


Рис. 1.1 – Блок-схема продукційного процесу (Х. Тоомінг, 1984)

Фонди забезпечують часткову автономність функції фотосинтезу і росту. Можливий обмежений ріст без фотосинтезу за умови, що енергетичне постачання відбувається за рахунок запасних субстратів попереднього фотосинтезу. Таким шляхом ростуть паростки, погони і листки з бруньок дерев. Так відбувається ріст у нічний години і т.д. Налив зерна в зернових культур і формування бульб у картоплі здійснюється також не тільки за рахунок «свіжих» асимілятів, що утворюються в листках, але і шляхом використання фондів асимілятів. Сучасні експериментальні і теоретичні дослідження і Дж.Х.М. Торнлі (1982) і Х. Молдау (1985) та ін. дозволили розширити наші знання про добову й онтогенетичну динаміку фондів.

Ріст – це складова частина продукційного процесу, який супроводжується збільшенням маси і розмірів органів, органел і живого організму в цілому.

Найбільш елементарний показник росту фітомаси – це *приріст*, тобто різниця між сухою фітомасою за визначений проміжок часу  $\Delta M = M_2 - M_1$ . Приріст сухої фітомаси не є вичерпною характеристикою при оцінці росту органів рослин, тому що не враховує хімічний склад фітомаси. Приріст сухої маси відбувається за якийсь часовий інтервал  $\Delta t$ , тому вживається поняття *абсолютної швидкості росту*:

$$\frac{\Delta M}{\Delta t} = \frac{M_2 - M_1}{t_2 - t_1} \quad (1.1)$$

і відносного приросту:

$$R_r = \frac{M_2 - M_1}{\bar{M}(t_2 - t_1)}, \quad (1.2)$$

де  $\bar{M}$  – середня суха маса рослини за період  $t_2 - t_1$ .

За даними Р.М. Олійника (1983) максимальні прирости загальної біомаси кукурудзи на зрошуваному полі досягають 430-460 кг/га за добу, на богарі – 130-208 кг/га за добу. Максимальні величини відносного приросту досягають 0,38-0,50 відн.од.

Дані, що наводяться на рис. 1.2, надають уявлення про вегетаційний хід відносних приростів біомаси озимої пшениці.

Динаміка площі листя характеризує роботу фотосинтетичного апарата протягом вегетаційного періоду. Посівами, що мають оптимальну структуру і гарний хід її розвитку і формування, вважаються такі, у яких площа листів, по можливості, швидко виростає до розмірів приблизно в 40 тис.  $m^2/га$ , потім, по можливості, довго (у залежності від тривалості вегетаційного періоду тієї чи іншої рослини) зберігається в активному стані на цьому рівні і, нарешті, значно зменшується чи цілком відмирає, віддаючи пластичні речовини на формування репродуктивних органів або що запасують.

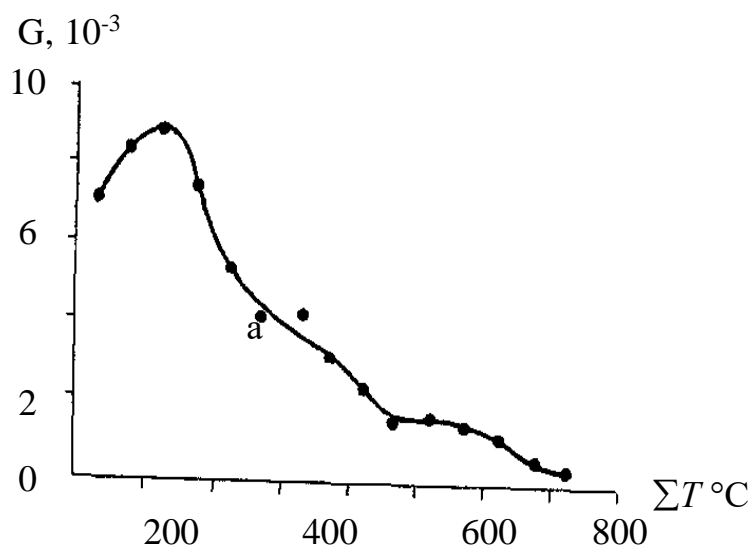


Рис. 1.2 – Динаміка відносної швидкості росту  $G$ (1/град.) рослин озимої пшениці Одеська 51. (В.С. Антоненко, 2002)

На рис.1.3 схематично зображені оптимальні ходи росту площі листків для рослин з різною тривалістю вегетаційного періоду (криві  $1a-2в$ ). Криві  $1a-1в$  означають кількість сонячної радіації (в процентах від

падаючої), що можуть поглинати посіви 1a–2в відповідно до ходів росту в них площі листків. Як видно, у середньому за весь період вегетації такі посіви можуть поглинати до 50–60 % падаючої на них фотосинтетично активної радіації. Для кожного графіка ходу росту площі листків (1a–2в) дається відповідний йому показник фотосинтетичного потенціалу посівів. Зміст цього показника полягає в наступному: робочою фотосинтетичною одиницею в посівах може вважатися 1 м<sup>2</sup> площі листків. За винятком витрат на дихання 1 м<sup>2</sup> в результаті фотосинтезу утворить за добу в середньому 4–7 г загальної сухої біомаси (однак ці показники можуть бути і значно більш високими). Інакше кажучи, одиницею міри фотосинтетичної роботи в посіві може вважатися робота 1 м<sup>2</sup> листків за добу.

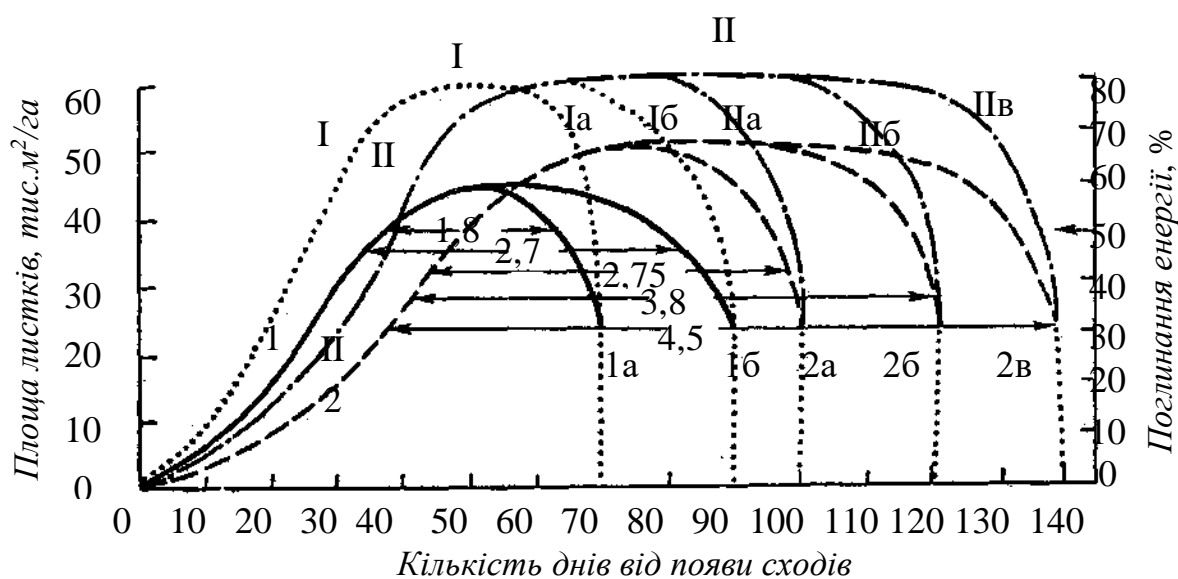


Рис. 1.3 – Оптимальні графіки росту площі листя у посівах рослин з різною тривалістю вегетаційного періоду (А.А. Ничипорович, 1963).

1a, 1б – з відносно коротким періодом вегетації; 2a, 2б, 2в – з довгим періодом. Ia, б; IIa, б, в – відповідні криві процентної кількості поглиненої посівами енергії сонячної радіації по мірі росту в них площі листя.

Для характеристики тривалості фотосинтетичної роботи посіву протягом усього вегетаційного періоду або частини його запропонований показник – фотосинтетичний потенціал який виражається в (м<sup>2</sup>·день)/га.

$$\Phi_n = \int_{t_1}^{t_2} L_0(t) dt, \quad (5.3)$$

Відповідно до визначення  $\Phi_n$ , він обчислюється як сума показників площі листя на гектар посіву за кожний день вегетаційного періоду або окремі його відрізки. Підсумовуємо показники площі листя на гектар посіву за кожний день вегетаційного періоду і ми визначаємо кількість одиниць можливої фотосинтетичної роботи посіву за весь вегетаційний період або за яку-небудь його частину.

Асиміляційна поверхня пшениці визначається не тільки листковими пластинками, але й іншими асимілюючими хлорофілоносними органами (соломина з листковими піхвами і колосся). В.А. Кумаковим був запропонований метод оцінки внеску всіх асимілюючих органів у фотосинтетичній діяльності рослин пшениці. Він заснований на аналізі структури їхнього фотосинтетичного потенціалу (ФП), тобто сумарної асиміляційної поверхні за окремі періоди і за весь вегетаційний період. Підставою для застосування цього методу служить той факт, що з усіх фотосинтетичних показників урожай рослини тісніше всього корелює з потужністю асиміляційного апарата, тобто з величиною фотосинтетичного потенціалу.

Якщо результати визначення ФП окремих органів зобразити графічно (рис. 1.4), то можна ясно представити склад працюючого асиміляційного апарата за будь-який відрізок часу.

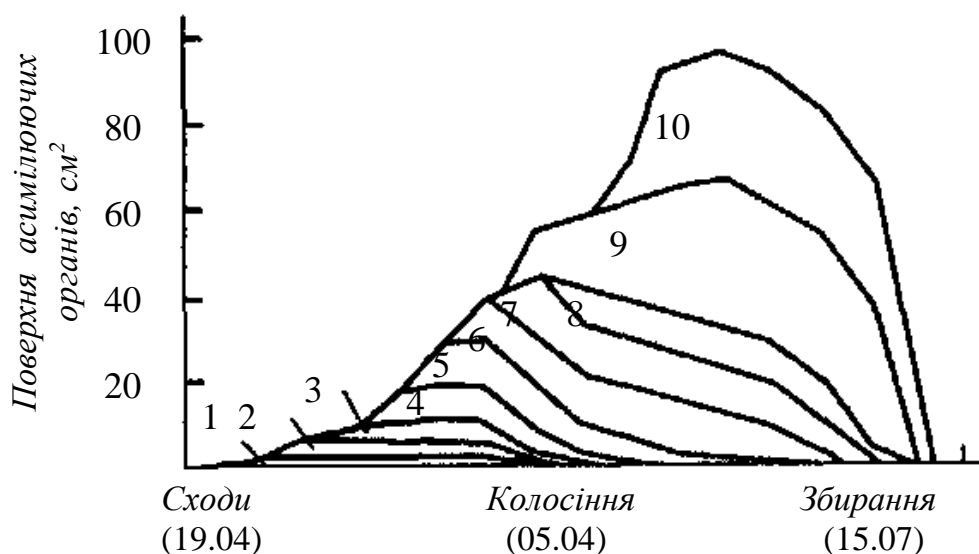


Рис. 1.4 – Структура ФП ярої пшениці сорту Альбідум 43 (Є.І. Кошкін, Г.Г. Гатауліна та ін., 2005).  
1 – 8 листя, 9 – соломина, 10 – колос.

У табл. 1.1 показана частка визначених листків у загальному ФП усіх листків за вегетацію сорту ярової пшениці Саратовська 29. Якщо відкинути дев'ятий листок, що з'являється дуже рідко, то майже 60 % усього ФП листків за вегетацію приходить на три верхніх листка, а за



період після колосіння 2/3 усієї роботи листків виконують два верхніх листки.

При оцінці ролі різних органів, з урахуванням соломини і колосся, встановлено, що в цілому за вегетацію на долю листових пластинок приходить менш половини усього ФП головного пагону, а за період від колосіння до збирання частка листків лише незначно перевищує 1/4 ФП пагонів.

Таблиця 1.1– Внесок окремих органів ярої пшениці Саратовська 29 у фотосинтетичний потенціал головного пагону в різні періоди вегетації (Є.І. Кошкін, Г.Г. Гатауліна, 2005).

Асимілюючий орган	ФП окремих органів (см <sup>2</sup> ·доба) в період					
	сходи – кущіння	кущіння – вихід у трубку	Вихід у трубку – колосіння	колосіння – початок молочної стиглості	початок молочної стиглості – збирання	всього за вегетаційний період
Листок:						96
1-й	48	37	11	–	–	
2-й	42	37	21	–	–	100
3-й	17	66	69	–	–	152
4-й	6	74	116	3	–	199
5-й	–	43	204	51	6	304
6-й	–	8	205	113	25	351
7-й	–	–	177	138	115	430
8-й	–	–	99	111	121	331
9-й	–	–	7	10	10	27
Усі	113	265	909	426	277	1990
Соломина	–	–	301	342	770	1413
Колос	–	–	–	361	669	1030
Рослина в цілому	113	265	1210	1129	1716	4433

При аналізі приросту біомаси використовується і величина  $E_{n,\phi}$ , яка дорівнює

$$E_{n,\phi} = \frac{1}{\bar{L}_0} \frac{\Delta M}{\Delta t}, \quad (1.4)$$

де  $\bar{L}_0$  – середня сумарна площа листя рослини за період  $\Delta t$ .

Величина  $E_{n,\phi}$  названа А.А. Ничипоровичем *чистою продуктивністю фотосинтезу посівів*. Вона широко використовується для характеристики фотосинтетичної активності листової поверхні.

Вивченню чистої продуктивності фотосинтезу як важливої складової урожаю пшениці приділяється велика увага. У цього показника три основні переваги:

- він визначається за тривалі проміжки часу, протягом яких коливання, пов'язані з ростовим станом листя, ярусною мінливістю, короткочасними змінами погодних умов та інших причин, згладжуються й елемент випадковості зводиться до мінімуму;
- у вивченні втягується велика кількість рослин, що дозволяє одержувати статистично достовірні дані;
- визначення ЧПФ не вимагають газометричних приладів, як при вимірюванні інтенсивності фотосинтезу, і більш доступні в польових умовах. ЧПФ характеризує власне не фотосинтез у чистому вигляді, а добову різницю між фотосинтезом і диханням цілої рослини (не листка), віднесена до одиниці листової поверхні.

Розрахунок ЧПФ широко використовують у дослідженнях, тому що він дає узагальнене і добре порівнюване по варіантах, фазах розвитку, роках і т.д. уявлення про питому продуктивність асиміляційного апарата (рис.1.5).

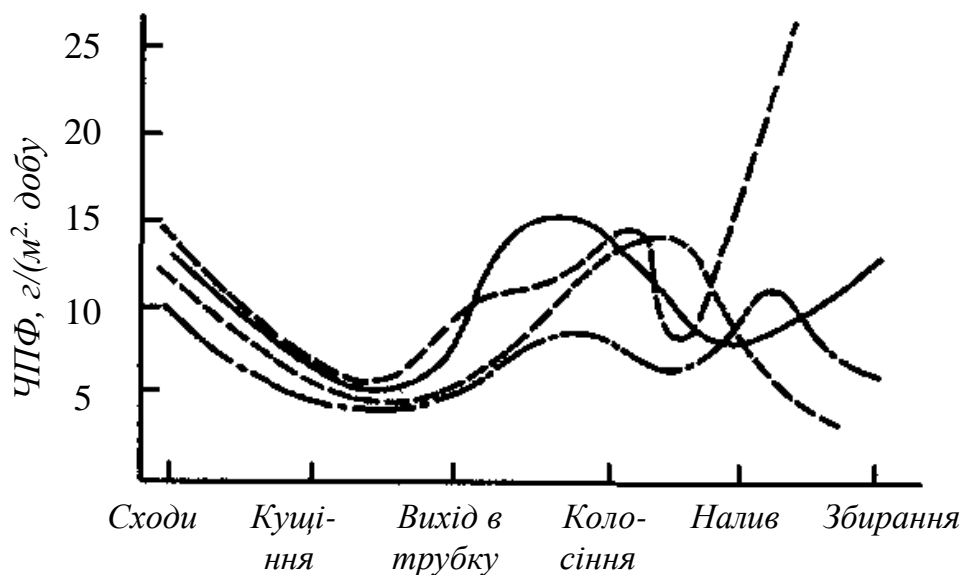


Рис. 1.5 – Динаміка ЧПФ фаз розвитку ярої пшениці Саратовська 29 за чотири різних роки дослідження (Є.І. Кошкін, Г.Г. Гатауліна та ін., 2005).

З поліпшенням умов живлення і водопостачання пшениці підвищуються інтенсивність фотосинтезу і продуктивність рослин, що супроводжується збільшенням показників ЧПФ.

В період вегетативного росту і при оптимальних умовах збільшення структурної маси відбувається пропорційно самій масі (стадія експонентного росту). Ріст окремих органів рослини в оптимальних умовах протягом всього онтогенезу має характерні для даного виду закономірності, задані генетичним кодом рослини. При недостатці якої-небудь фондової речовини

ріст обмежений і пропорційний концентрації фондової речовини. При повних фондах лімітування росту фондами відсутнє.

Крім фондів вуглеводів і N, P, K, істотний вплив на ріст мають температура і водний режим рослин. Ріст відбувається у визначеному температурному інтервалі, а всередині цього інтервалу при оптимальній температурі ріст досягає максимальної швидкості. При великих значеннях водного потенціалу  $\psi_k$   $k$ -го органа вода не лімітує його ріст, однак при погіршенні водного режиму рослин ( $\psi_k$  зменшується) ріст буде загальмований і припиниться, якщо  $\psi_k$  досягне деякого критичного значення  $\psi_{kкр}$ . З огляду на все вищевикладене, ріст структурної маси  $k$ -го органа рослини  $m_{sk}$  можна описати наступним емпіричним рівнянням (З. Бихеле, Х. Молдау, Ю. Росс, 1980)

$$\frac{dm_{sk}}{d\tau} = \frac{g_k(\tau) * f_T(T_k) f_W(\psi_k) m_{sk}}{1 + \frac{1}{\alpha_C x_k^{(C)}} + \frac{1}{\alpha_N x_k^{(N)}} + \frac{1}{\alpha_P x_k^{(P)}} + \frac{1}{\alpha_K x_k^{(K)}}}, \quad (1.5)$$

де  $f_T(T_k)$  – температурна функція росту, причому  $f_T = 0$  на крайніх точках температурного інтервалу росту і  $f_T = 1$  при оптимальній температурі росту.

Функція  $f_W(\psi_k)$  є спадною і враховує вплив водного режиму рослини на його ріст, причому  $0 \leq f_W \leq 1$ .

Функція  $g_k(\tau)$  визначає максимальну швидкість росту при відсутності лімітуючих факторів, і її хід визначається генетичним кодом.

Функції  $f_T$  і  $f_W$  – безрозмірні

Функція  $g_k$  виражена в 1/с.

Члени  $\frac{1}{\alpha_j x_k^{(j)}}$  характеризують залежність росту структурної маси від

концентрації фондів вуглеводів і N, P, K;

$\alpha_k$  – емпіричні постійні, виражені в грамах структурної маси × (грам фондової маси)<sup>-1</sup>.

## 1.2 Ефективність використання сонячної радіації фітоценозами

**Коефіцієнт ефективності фотосинтезу.** Оскільки продуктивність поряд з фотосинтезом визначається також і дихальною компонентою, встає питання про взаємозв'язок сумарного газообміну з нагромадженням біомаси у рослин. Ступінь використання засвоєної CO<sub>2</sub> на побудову біомаси рослин характеризується *коефіцієнтом ефективності фотосинтезу* (К<sub>еф</sub>). Він показує, яку кількість сухої біомаси рослина утворить протягом доби при засвоєнні одиниці (1 г, 1 кг) CO<sub>2</sub>. Теоретично можливий К<sub>еф</sub> дорівнює 0,68. За сприятливих умов значення К<sub>еф</sub> може наближатися до 0,5, а за несприятливих – знижуватися до нуля або навіть бути негативним. Найчастіше величини К<sub>еф</sub> коливаються, значно

змінюючись в онтогенезі. Так, у ярової пшениці  $K_{\text{еф}}$  був максимальним у фазі кушіння – 0,42, а у фазі молочної стиглості він знизився до 0,08. Отже, ефективність фотосинтезу від колосіння до початку молочної стиглості знизилася більш ніж у 5 разів. У озимої пшениці  $K_{\text{еф}}$  в середньому за вегетацію склав 0,4–0,42.

Мінливість  $K_{\text{еф}}$  у ході вегетації може залежати також від неповного врахування біомаси в результаті втрат речовин, виділених рослинами через корені в процесі екзоосмосу, від утворення гелеподібних коренеобволікаючих чохлів і від летучих газоподібних виділень. За розрахунками С.А. Самцевича, рослини озимої пшениці і кукурудзи за рахунок утворення гелеподібних речовин коренеобволікаючих чохлів можуть виділити у ґрунт 70–125 ц/га сухої речовини. Величина втрат визначається довжиною вегетаційного періоду й умовами вирощування.

Все це призводить до значних коливань ЧПФ і визначає невідповідність між інтенсивністю фотосинтезу, його добовою продуктивністю і біологічним урожаєм, а також між останніми і ЧПФ.

**Коефіцієнт корисної дії фітоценозів.** Ефективність використання сонячної радіації фітоценозами характеризується *коефіцієнтом корисної дії* (ККД), що визначається відношенням кількості енергії, запасеної в продуктах фотосинтезу або утвореної у фітомасі урожаю, до кількості поглиненої радіації

$$\eta = \frac{qY \cdot 100 \%}{\sum Q_{\phi}} \quad (1.6)$$

де  $q$  – калорійність рослини, кДж/г;

$Y$  – біологічний урожай загальної сухої фітомаси, г/см<sup>2</sup>;

$\sum Q_{\phi}$  – сума ФАР за вегетаційний період, МДж/м<sup>2</sup>.

Якщо вивчається динаміка ККД, то під величиною  $Y$  варто мати на увазі приріст сухої фітомаси за розглянутий період, а під  $\sum Q_{\phi}$  – суму ФАР за цей же період.

Середня калорійність сухої біомаси у різних видів рослин варіює в межах 16,7–20,5 кДж/г. Калорійність міняється в онтогенезі і для різних органів рослини вона різна. Калорійність листків кукурудзи знижується від 17,6 кДж/г на початку вегетаційного періоду до 10,5 кДж/г наприкінці.

В екстремальних умовах росту рослин калорійність вище, ніж за сприятливих умовах, це пояснюється адаптацією рослин до умов середовища.

ККД фітоценозу можна виразити як щодо падаючої, так і щодо поглиненої фітоценозом радіації. Вони пов'язані співвідношенням

$$\eta_n = a_n \eta_a \quad (1.7)$$

де  $\eta_n$  – ККД, визначений щодо падаючої радіації;

$\eta_a$  – ККД щодо поглиненої радіації;

$a_n$  – функція поглинання радіації фітоценозом.

ККД поглиненої фітоценозом радіації характеризує, насамперед, фотосинтетичну активність і економічність дихання самих рослин. ККД щодо падаючої на рослинний покрив ФАР характеризує ефективність використання рослинами поверхні землі. У посівах сільськогосподарських культур ККД щодо падаючої ФАР характеризує ефективність агротехніки і якість експлуатації землі. Наприклад, якщо експеримент показує, що ККД відносно поглиненої ФАР високий, а відносно падаючої ФАР низький, то це означає, що рослини інтенсивно й ефективно фотосинтезують. Але їх мало на одиницю площі землі, тому значна частина падаючої ФАР на поверхню ґрунту некорисна для рослин. Отже, або норма сівби була низькою, або фактори середовища перешкоджали збільшенню відносної площі листя рослинного покриву.

ККД посівів залежить від строків і густоти посіву, від кількості внесених мінеральних добрив, погодних умов і т.п. Спостерігається дуже велика зміна ККД окремих сільськогосподарських культур протягом вегетаційного періоду. Наприклад, ККД посіву кукурудзи відносно падаючої ФАР протягом вегетаційного періоду може змінюватися від 0,4 до 9,5 %. В особливо сприятливі для фотосинтезу періоди у поливних рослин кукурудзи ККД, розрахований для поглиненої ФАР, досягає 12,5 %.

КПД прихідної ФАР на формування урожаїв ярої й озимої пшениці в різних зонах країни в середньому за період вегетації варіює від 0,3 до 4 % (табл. 1.2).

В дуже засушливі роки КПД ФАР падає до 0,3 %. При достатній вологозабезпеченості на фоні різного мінерального живлення він складає 1–3 %, а при сполученні зрошення з мінеральним живленням – 3–4 %. З ростом КПД ФАР, як правило, збільшуються біологічні і господарські урожаї. Однак при високих урожаях біомаси  $K_{\text{госп}}$  трохи знижується. При цьому спостерігається зворотна залежність між величинами КПД ФАР і  $K_{\text{госп}}$ .

Таблиця 1.2 – Використання сонячної енергії (ФАР) посівами пшениці та її продуктивність (Є.І. Кошкін та ін., 2005).

ККД ФАР	$U_{\text{біолог}}$ , ц/га	$U_{\text{госп}}$ , ц/га	$K_{\text{госп}}$
Яра пшениця			
0,30	17,6	4,0	0,24
1,50	89,8	35,7	0,43
3,30	132,0	39,9	0,30
4,07	186,0	57,4	0,31
Озима пшениця			
0,90	58,8	18,5	0,31
1,50	98,5	32,4	0,39
2,83	141,0	49,3	0,35
3,43-3,67	215,0-230,0	67,3-69,4	0,25-0,28

У високопродуктивних сортів інтенсивного типу селекції академіка П.П. Лук'яненко, які мають високий вихід зерна (0,4–0,53) і зберігають його при зростаючих дозах добрив і водозабезпеченості, максимальні урожаї зерна в 70–80 ц/га і навіть більше 90 ц/га спостерігаються звичайно при біологічних урожаях 160–180 ц/га, тобто при ККД ФАР 3–4 %. Такі сорти мають великий потенціал урожайності і при подальшому збільшенні ККД ФАР і загальної біомаси можуть дати значну прибавку.

Теоретично можна одержувати урожаї з ККД прихідної ФАР 7–8 % і навіть 10 % (при оптимальному постачанні водою й елементами мінерального живлення). Це значить, що в районах, де прихід ФАР за період вегетації складає 2–3 млрд. ккал/га, урожай зерна пшениці може досягати 150 ц/га. Про реальність таких урожаїв свідчать приклади створення у вітчизняній і світовій селекції низькорослих (короткостеблових) сортів пшениці інтенсивного типу, які дають 100 ц/га і вище. Що стосується теоретично можливих ККД ФАР, то вони складають 28–29 % по газообміну і 20–22 % по енергії, що запасується в біомасі. Все це свідчить про значні резерви збільшення урожайності культур.

Потенційний ККД  $C_3$ -рослин за вегетаційний період складає близько 3 %; ККД  $C_4$ -рослин досягає 5 %. ККД природних пасовищ, у яких переважають види з  $C_4$ -циклом, як правило, не перевищують ККД пасовищ, які складаються з  $C_3$ -рослин. У період максимальних приростів потенційний ККД по ФАР у  $C_3$ -рослин складає 3–4 %, в окремих випадках досягає 9–11 %; ККД  $C_4$ -рослин досягає 5–6 % і більше.

**Коефіцієнт господарської ефективності урожаю.** Важливим показником продуктивності посівів сільськогосподарських культур є коефіцієнт господарської ефективності урожаю  $K_{госп.}$ , що виражає відношення кількості сухої фітомаси господарської частини урожаю (зерно, початки, бульби і т.д.) до маси загальної сухої фітомаси. Коефіцієнт господарської ефективності залежить від сорту сільськогосподарських культур і агрометеорологічних умов. Наприклад,  $K_{госп.}$  озимої пшениці в умовах Полтавської області варіює від 13 до 53 %. З причин, що знижують  $K_{госп.}$ , насамперед слід зазначити посуху і полягання рослин. При високій загальній продуктивності фотосинтезу і прирості загальної сухої фітомаси зниження  $K_{госп.}$  обумовлене погіршенням умов ФАР усередині посіву при інтенсивному вегетативному рості рослин, великою висотою рослин і недостатньою забезпеченістю рослин живильними речовинами при високій вологості ґрунту.

Мінеральні елементи при роздрібненому і диференціальному застосуванні підвищують  $K_{госп.}$  і якість урожаю. Спільне внесення азоту і фосфору, посилене фосфорне живлення, а також бор і марганець сприяють підвищенню  $K_{госп.}$ , тоді як посилене азотне живлення і мідь знижують  $K_{госп.}$  окремих культур. Аналіз отриманих унікальних даних дослідів з озимим житом і пшеницею на Полтавській дослідній станції протягом 72 років дозволяє зробити деякі важливі висновки:

1) у ході селекції урожай як загальної сухої фітомаси, так і зерна поступово підвищується при цьому відзначається тенденція росту  $K_{госп.}$ ;

2) показник  $K_{госп.}$  знижується при дуже низькому і при досить високому нагромадженні фітомаси, однак при деякому середньому значенні фітомаси він досягає найбільшої величини (рис. 1.6).

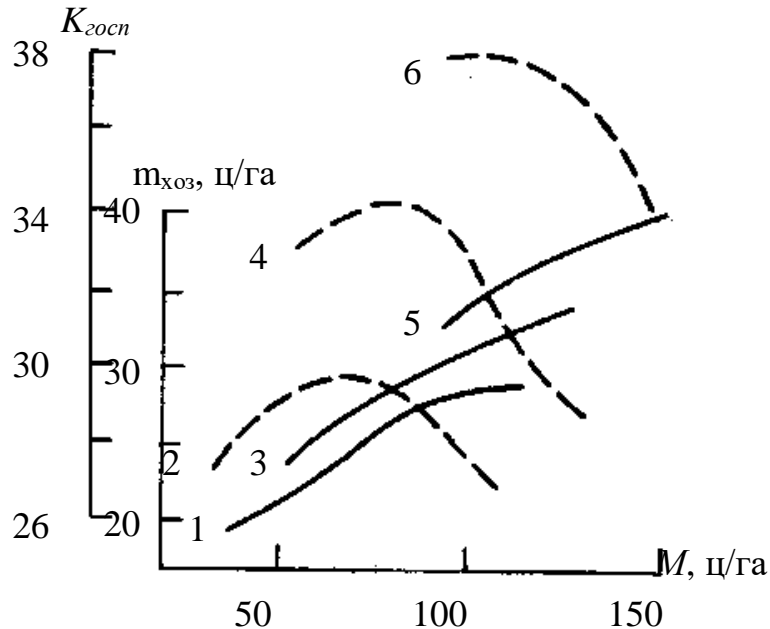


Рис. 1.6 – Зміна урожаю зерна  $m_{хоз}$  і показника  $K_{госп.}$  в залежності від урожаю сухої фітомаси озимої пшениці  $M$  в процесі сортозміни (Х. Тоомінг, 1977).

1, 3, 5 – маса зерна; 2, 4, 6 – показник  $K_{госп.}$ ; 1, 2 – дослідів 1886-1907 рр.; 3, 4 – 1923-1928 рр.; 5, 6 – 1952-1962 рр.

Таким чином, високий рівень нагромадження загальної фітомаси є, з одного боку, базою для створення високого урожаю зерна, з іншого – часто веде до зниження коефіцієнта господарської ефективності посівів. Отже, рівень господарської цінної кошовної частини урожаю не завжди пропорційний значенню ККД, розрахованому по загальній сухій фітомасі. Тому поряд із ККД посіву  $\eta$ , розрахованою за загальною сухою фітомасою, іноді можна розглядати окремо ККД господарсько-цінної частини урожаю за вегетаційний період:

$$\eta_{хоз} = \frac{qm_{хоз}}{\sum Q_{\phi}}, \quad (1.8)$$

де  $m_{хоз}$  – суха фітомаса господарсько-цінної частини урожаю;  
 $q$  – калорійність урожаю;  
 $\sum Q_{\phi}$  – сума ФАР за вегетаційний період.

Таким чином  $\eta_{хоз}$  – це частка ФАР, запасена протягом вегетаційного періоду у фітомасі господарсько-цінних органів рослин. ККД, розрахований за загальною сухою фітомасі, і  $\eta_{хоз}$  пов'язані співвідношенням

$$\eta_{\text{осп}} = \eta K_{\text{осп}} \quad (1.9)$$

Отже, щоб забезпечити високі значення ККД господарсько-цінної частини урожаю, виведення нових сортів і всі агротехнічні прийоми повинні бути спрямовані на забезпечення високого показника  $K_{\text{осп}}$  при високому значенні ККД загальної фітомаси посіву  $\eta$ .

ККД посіву в цілому значно нижче ККД листя. Природними причинами зниження ККД посівів є: 1) недостатня площа листкової поверхні на початку вегетаційного періоду, що не дозволяє повністю використовувати падаючу на посів ФАР; 2) поступове збільшення в ході росту витрат на дихання фотосинтезуючих і нефотосинтезуючих органів рослин; 3) наявність листків, фотосинтетично неактивних через їхній вік; 4) наявність листків, не адаптованих до існуючих умов ФАР усередині посіву.

О.О. Ничипорович (1956 р.) посіви за їхніми середніми значеннями ККД підрозділив на наступні групи:

звичайні	0,5–1,5%
хороші	1,5–3,0 %
рекордні	3,5–5,0 %
теоретично можливі	6,0–8,0 %

За оцінками Х. Тоомінга теоретично можливий ККД посіву ячменю трохи нижче передбачуваного Ничипоровичем і складає близько 5 %.

**Узагальнені показники фотосинтетичної діяльності посівів.** Розгляд основних факторів фотосинтетичної діяльності рослин у посівах показує, що будь-який агротехнічний прийом, спрямований на підвищення урожайності, ефективний у тому випадку, якщо він: 1) забезпечує швидкий розвиток і досягнення великих розмірів площі листя посіву; 2) підвищує продуктивність фотосинтезу листя; 3) зберігає їх в активному стані можливо більш тривалий період; 4) сприяє найкращому використанню продуктів фотосинтезу, спочатку на посиленій ріст живильних і провідних органів (листки, корені, стебла), а потім на ріст господарськоцінних органів і нагромадження в них можливо більшої кількості, можливо кращої якості органічних речовин, які складають основний урожай рослин.

Ріст площі листя і чиста продуктивність фотосинтезу як основні показники фотосинтетичної діяльності рослин у посівах визначають величину добових приростів сухої речовини й у кінцевому рахунку урожай рослин.

Внесення добрив при оптимальній вологості ґрунту (не нижче 75 % від НВ) збільшує рівень показників фотосинтетичної діяльності посівів (табл.1.3). Внесення повної дози мінеральних добрив у сполучі з внесенням органічних добрив майже в 1,5-2 рази підвищує рівень показників фотосинтетичної діяльності посівів, що в кінцевому результаті дозволяє отримати максимальні урожаї зерна.



Таблиця 1.3 – Вплив добрив, вологозарядкових поливів та зрошення на чисту продуктивність фотосинтезу кукурудзи, г/м<sup>2</sup>·доба (Г.П. Устенко, 1963).

Варіант досліджу	Густота посіву	Червень			Липень			Серпень		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3
Зимова волого зарядка										
Без добрив	40,0	8,0	7,8	8,6	6,9	4,2	1,4	1,1	5,1	4,6
Зимова вологозарядка і чотири вегетаційних поливи										
Гній 80 т + N <sub>300</sub> P <sub>136</sub>	56,0	10,0	10,0	8,8	10,0	7,9	6,7	6,6	11,6	10,0
N <sub>300</sub> H <sub>136</sub>	64,0	8,6	6,5	7,3	6,0	5,8	5,0	4,8	7,6	7,1
Чотири вегетаційних поливи										
N <sub>300</sub> P <sub>136</sub>	68,0	10,0	9,3	8,3	8,9	6,2	5,0	3,6	9,7	7,4
N <sub>300</sub> P <sub>176</sub>	68,0	10,0	9,3	8,3	8,9	6,2	5,0	5,2	10,3	7,6

### 1.3 Потенційний і дійсно можливий урожай посівів

О.О. Ничипорович в 50-і роки минулого століття сформулював основи теорії високої продуктивності посівів сільськогосподарських культур. Він запропонував рівняння зв'язку між фотосинтезом і нагромадженням органічної речовини в динаміці формування не тільки біологічного ( $Y_{біол}$ ) але і господарського ( $Y_{госп}$ ) урожаю в агрофітоценозі. О.О. Ничипорович ввів важливі елементи рівняння – коефіцієнт ефективності фотосинтезу ( $K_{еф}$ ) і коефіцієнт господарської ефективності ( $K_{госп}$ )

$$Y_{госп} = \frac{\sum (\Phi_{CO_2} L K_{еф} K_{госп}) \cdot 1, 2, 3, \dots, n}{100000}, \quad (1.10)$$

де  $\Phi_{CO_2}$  – денна продуктивність фотосинтезу;

$L$  – площа або індекс листової поверхні;

$K_{еф}$  – коефіцієнт ефективності фотосинтезу;

$K_{госп}$  – коефіцієнт господарської ефективності;

$n$  – час активної роботи фотосинтетичного апарата.

Таким чином, найвищі урожаї можуть бути отримані при інтенсивному рості розмірів площі листя рослин в агрофітоценозі, при найбільшому часі ( $n$ ) активної роботи фотосинтетичного апарата протягом кожної доби і вегетаційного періоду, тобто при найбільш високих значеннях фотосинтетичних потенціалів (ФП), при найбільш високих сумах денного засвоєння  $CO_2$ , а також високих коефіцієнтах ефективності фотосинтезу ( $K_{еф}$ ). Отже, всі агротехнічні заходи, включаючи використання добрив, поливи і т.п., а також селекційно-генетичні заходи повинні бути направлені на підтримку оптимального розвитку указаних процесів і узгодження процесів фотосинтетичного і дихального метаболізму.

На основі досліджень фотосинтетичної продуктивності сільськогосподарських культур та природних фітоценозів Х. Тоомінг (1977 р.) сформулював концепцію максимальної продуктивності посівів.

Відповідно до принципу максимальної продуктивності, адаптація рослин і фітоценозу спрямована на забезпечення максимально можливого газообміну  $\text{CO}_2$  в даних умовах середовища, тобто

$$F_c(L_0, t) \rightarrow \max. \quad (1.11)$$

Це відносний максимум газообміну  $\text{CO}_2$ , тобто рівень, який забезпечує на даному етапі еволюції структурами і функціями рослин і існуючими умовами середовища. Максимум газообміну може виявитися дуже високим, наприклад у  $\text{C}_4$ -рослин, при достатній вологозабезпеченості і високому приході ФАР. Максимальний рівень газообміну може виявитися і надзвичайно низьким, наприклад у пустелях або під лісом. У таких умовах газообмін  $\text{CO}_2$  тимчасово може мати навіть негативні значення, але все-таки максимальні для існуючих умов середовища.

Для оцінки потенційної продуктивності сільськогосподарських культур Х. Тоомінг (1984 р.) запропонував *метод еталонних урожаїв*, що є логічним виходом принципу максимальної продуктивності. Метод еталонних урожаїв розглядає і порівнює різні категорії урожаїв: потенційний урожай ПУ, дійсно можливий урожай ДМУ і урожай у виробництві УВ. Перший з них (ПУ) – це урожай сорту в ідеальних метеорологічних умовах, він визначається приходом ФАР, біологічними властивостями культур і сортів. Другий урожай (ДМУ) – це максимально можливий урожай культури або сорту в існуючих метеорологічних і ґрунтових умовах. ПУ – це абстрактне поняття, тому що не цілком ясно, які метеорологічні умови є ідеальними для формування урожаю культури або сорту. ПУ можна представити як урожай, що формувався в умовах оптимуму водно-теплового режиму. На даному етапі розглядаємо в основному ПУ і ДМУ за ідеальних ґрунтових умов. Дослідження еталонних урожаїв у такому випадку дозволяє з'ясувати їхні максимально можливі значення, вивчати вплив погодних і кліматичних умов на ДМУ. ДМУ в ідеальних ґрунтових умовах у роботах Н.Ф. Бондаренко названий також кліматично забезпеченим урожаєм (КУ). При визначенні ґрунтової родючості в першому наближенні ПУ і ДМУ для ідеальних ґрунтових умов можна помножити на бал ґрунту, нормований на одиницю.

Незважаючи на деяку абстрактність, поняття ПУ і ДМУ виявляються дуже корисними при вирішенні ряду задач сільськогосподарської науки і виробництва. ПУ – це рівень урожаю, до якого варто прагнути, узгоджуючи потреби рослин з умовами середовища шляхом агротехнічних заходів, меліорації земель, районування культур і сортів відповідно до клімату і мікроклімату. Підвищувати ж рівень ПУ можна

шляхом селекції. ДМУ – це рівень урожаю, до якого варто прагнути при програмуванні урожаїв.

**Потенційний урожай посівів (ПУ).** При розробці принципів максимального використання ФАР і програмування урожайності посівів сільськогосподарських культур, насамперед, слід уточнити значення теоретично максимально можливого урожаю. При цьому доцільно використовувати поняття *потенційний урожай* (ПУ). ПУ – це значення урожаю, що забезпечується приходом енергії ФАР при оптимальному режимі метеорологічних факторів протягом всього вегетаційного періоду. ПУ загальної сухої фітомаси ( $\text{г/см}^2$ ) можна розрахувати за формулою

$$Y_{nom} = \int_0^{\tau_0} \frac{\eta_{nom}(t)}{q(t)} Q_{\phi}(t) dt, \quad (1.12)$$

де  $\eta_{nom}(t)$  – функція (хід) потенційного ККД посіву протягом вегетаційного періоду;

$q(t)$  – калорійність рослин, кДж/м;

$Q_{\phi}(t)$  – функція денних сум ФАР протягом вегетаційного періоду, МДж/м<sup>2</sup>;  $\tau_0$  – довжина вегетаційного періоду, дні.

Потенційний урожай загальної сухої фітомаси можна приблизно розрахувати на підставі середнього за вегетаційний період потенційного ККД

$$Y_{nom} = \frac{\eta_{nom} \sum Q_{\phi}}{q}, \quad (1.13)$$

де  $\eta_{nom}$  – середній за вегетаційний період потенційний ККД;

$\sum Q_{\phi}$  – прихід ФАР за вегетаційний період.

ПУ господарсько-цінних органів (зерна, бульб картоплі й ін.) розраховується з використанням множника  $K_{зосн}$ . ПУ залежить не тільки від сум ФАР, але і від ходу потенційного ККД посіву протягом вегетаційного періоду. Потенційний ККД посіву – це максимальний ККД посіву, який забезпечений біологічними властивостями сорту, сучасною агротехнікою і рівнем родючості ґрунту в оптимальних для даного сорту метеорологічних умовах. Отже, при незмінному приході ФАР ПУ посівів залежить від біологічних властивостей культур і сортів, а також від родючості ґрунту, що відбиваються на ККД.

Значення потенційного ККД і ПУ непостійні. У зв'язку з інтенсифікацією сільськогосподарського виробництва, виведенням нових сортів, удосконаленням агротехніки і збільшенням доз добрив потенційний ККД і ПУ зростають.

**Дійсно можливий урожай (ДМУ)** – це урожай, який визначається значенням ПУ і лімітується дією режиму метеорологічних факторів протягом вегетації. ДМУ відрізняється від ПУ тим більше, чим більше метеорологічні фактори відрізняються від оптимальних.

У першому наближенні можна ігнорувати взаємозв'язком впливу метеорологічних факторів на урожай і виразити ДМУ формулою

$$Y_{ДМУ} = Y_{nom} F_1(f_1) F_2(f_2) \dots F_k(f_k) , \quad (1.14)$$

де  $Y_{ДМУ}$  – дійсно можливий максимальний урожай;

$F_i(f_i)$  – функція, що відображає залежність урожаю від фактора  $f_i$ .

Задача агротехніки, меліорації, районування культур, селекції і розробки принципів підвищення ефективності використання посівами ФАР є зменшення різниці між  $Y_{ДМУ}$  і  $Y_{nom}$ , тобто зменшити різницю

$$\Delta Y = Y_{nom} - Y_{ДМУ} = Y_{nom} \left[ 1 - \prod_{i=1}^k F_i(f_i) \right]. \quad (1.15)$$

Іншими словами, ця різниця визначає максимальний приріст урожаю, якщо вдасться оптимізувати фактор  $f_i$ .

Головною передумовою для одержання високого урожаю, близького до ПУ, є оптимальність водного режиму в посівах. Як функцію зниження урожаю водним дефіцитом можна використовувати відношення

$$F_1 = E / E_0 . \quad (1.16)$$

де  $F_1$  – функція зниження урожаю водним дефіцитом, що у даному випадку представляє собою коефіцієнт ґрунтово-атмосферного зволоження;

$E$  – сумарне випаровування рослинністю;

$E_0$  – випаровуваність рослинності.

За умови  $E = E_0$  водний режим посіву можна вважати оптимальним. Якщо  $E < E_0$ , то урожай лімітується водним дефіцитом.

На підставі формул (1.8) і (1.16) можна записати

$$Y_{ДМУ} = Y_{nom} E / E_0 . \quad (1.17)$$

Включаючи сюди вираз (1.4), одержуємо

$$Y_{ДМУ} = \eta_{nom} E \sum Q_{\phi} / q E_0 . \quad (1.18)$$

Недобір урожаю через водний дефіцит  $\Delta E = E_0 - E$  можна визначити за формулою

$$\Delta Y = Y_{nom} - Y_{ДМУ} = Y_{nom} (1 - E / E_0) \quad (1.19)$$

або

$$\Delta Y = \eta / q = \sum Q_{\phi} (1 - E / E_0) . \quad (1.20)$$

На основі формул (1.18)–(1.20) можна оцінити дійсно можливі урожаї і урожай, недоодержаний через дефіцит опадів, якщо  $E \leq E_0$ .

Розгляд цих формул показує, що втрати урожаю через водний дефіцит зростають з підвищенням ПУ і ККД посіву.

#### 1.4 Рівняння росту і функції розподілу асимілятів

Для опису кількісного росту (збільшення згодом) сухої фітомаси рослини довгий час використовувалися емпіричні криві росту. Як правило, вони мали сигмовидний вигляд, описуваний рівнянням

$$\frac{1}{m_p} \frac{dm_p}{d\tau} = k(m'_p - m_p), \quad (1.21)$$

де  $m_p$  – фітомаса рослини в момент часу  $\tau$ ;

$m'_p$  – остаточна маса рослини при  $\tau \rightarrow \infty$ ;

$k$  – постійна.

Значення рівнянь полягало в основному в можливості апроксимувати ріст фітомаси рослин математичним виразом. Але вони не дозволяли розкрити й аналізувати сутність росту рослин.

Принципово нове балансове рівняння, яке пов'язує фотосинтез і дихання з нагромадженням загальної сухої фітомаси було запропоновано Л.О. Івановим у 1946 р.

$$M + \Delta m_{on} = \Phi L \tau - R M_1 \tau_1, \quad (1.22)$$

де  $M$  – суха маса всієї рослини за період, що враховується;

$\Delta m_{on}$  – маса опалих за цей час частин;

$\Phi$  – інтенсивність фотосинтезу;

$L$  – робоча поверхня або маса;

$\tau$  – робочий час;

$R$  – інтенсивність дихання;

$M_1$  – дихаюча маса;

$\tau_1$  – час дихання.

Рівняння Іванова показує, що урожай визначається балансом фотосинтезу і дихання, тобто газообміном. Крім того, це рівняння враховує роль асимілюючої поверхні і тривалості її роботи в нагромадженні урожаю. Таким чином, рівняння (1.22) стало основою при початку нового етапу в кількісному описі росту рослин.

Фізіологічно обґрунтоване рівняння росту запропоноване Давідсоном і Філіппом

$$\frac{dM}{dt} = \varepsilon(\bar{\Phi} - \bar{R}), \quad (1.23)$$

Де  $\bar{\Phi}$  – сумарний фотосинтез рослини;

$\bar{R}$  – сумарне дихання рослини;

$\varepsilon$  – коефіцієнт переходу від маси засвоєного двоокису вуглецю до сухої фітомаси.

Якщо первинними продуктами фотосинтезу є вуглеводи, то  $\varepsilon = 0,67$  (г сухої маси/г  $\text{CO}_2$ ).

Рівняння Давідсона і Філіпа в принципі мало відрізняється від рівняння Іванова, але воно представлено математично в більш загальному вигляді і, власне кажучи, є елементарною динамічною моделлю.

Істотним кроком для подальшого розвитку математичного опису росту з'явилися роботи Ю. Росса. Його система рівнянь росту послужила основою для інтенсивного розвитку динамічного моделювання продукційного процесу і стала до цього часу загальновизнаною. Запишемо запропоновану Россом систему диференціальних рівнянь для опису росту окремих органів рослин

$$\frac{dm_j}{dt} \varepsilon_{\Phi} \sum_{i=1}^4 A_{ij} \bar{\Phi}_{ci} - \varepsilon_R \bar{R}_{cj} - V_j + M \sum_{i=1}^4 B_{ij}, \quad (1.24)$$

де  $i$  і  $j$  позначають органи рослини ( $i=1$  – листки,  $i=2$  – стебла, стовбури,  $i=3$  – корені,  $i=4$  – репродуктивні органи);

$m_j$  – суха маса органа  $j$ ;

$\varepsilon_{\Phi}$  – коефіцієнт ефективності фотосинтезу, г сухої маси/г  $\text{CO}_2$ ;

$\varepsilon_R$  – коефіцієнт ефективності дихання;

$\bar{\Phi}_{ci}$  – сумарний фотосинтез органа  $i$  за добу, г  $\text{CO}_2$ /(д. росл);

$\bar{R}_{cj}$  – сумарне дихання органа  $j$  за добу;

$V$  – втрати сухої фітомаси за добу внаслідок опадів, г/(д. росл);

$M$  – сумарна суха маса рослин;

$A_{ij}$  – частка створених за добу в  $i$ -му органі рослини «свіжих» асимілятів, які відтікають протягом доби в  $j$ -й орган;

$B_{ij}$  – обмін «старих» асимілятів (г/д.) між  $i$ -м і  $j$ -м органами, віднесений до 1 г сухої фітомаси цілої рослини;

$A_{ij}$  і  $B_{ij}$  представляють у вигляді «ростових матриць».

У спрощеному випадку, коли основними фотосинтезуючими органами є листки, замість "ростових матриць" для періоду вегетативного росту розглядаються функції вегетативного росту  $A_j$ , а для періоду репродуктивного росту – функції репродуктивного росту або так названі функції притоку – відтоку  $B_j$ .

Рівняння росту для  $j$ -го органа тоді записується у вигляді

$$\frac{\Delta m_j}{\Delta t} = A_j \frac{\Delta M}{\Delta t} + MB_j, \quad (1.25)$$

причому  $\sum A_j = 1$  і  $\sum B_j = 0$ .

В період вегетативного росту  $B_j \approx 0$ , і тоді з (1.25) отримаємо

$$\frac{\Delta m_j}{\Delta t} = A_j \frac{\Delta M}{\Delta t}, \quad \text{або} \quad \frac{\Delta m_j}{\Delta M} = A_j. \quad (1.26)$$

Звідси стає ясним значення функції  $A_j$  – вона визначає частку від приросту всієї рослини  $\Delta M/\Delta t$ , яка в даний момент часу приходить на приріст  $j$ -го органа. Функцію росту Монсі і Мурата називають *відношенням розподілу асимілятів*.

Протягом онтогенезу розвиток окремих органів відбувається по-різному, тому  $A_j(t)$  змінюється в часі. Крім того,  $A_j(t)$  залежить від погодних умов, які впливають на  $A_j(t)$ , можуть впливати на весь вигляд рослини.

Тільки в період репродуктивного росту  $\frac{\Delta M}{\Delta t} = 0$  і

$$\frac{\Delta m_j}{\Delta t} = MB_j, \quad (1.27)$$

звідки виходить, що функція  $B_j$  визначає частку від усієї фітомаси, яка переміщається у вигляді «старих», запасених асимілятів з інших органів у  $j$ -й орган. Якщо  $B_j > 0$ , то відбувається притік асимілятів у  $j$ -й орган, якщо ж  $B_j < 0$ , то, навпаки, асиміляти відтікають з  $j$ -го органа в інші органи. Таким чином, функції  $A_j$  і  $B_j$  окремих органів рослини характеризують внутрішні закономірності росту, розкривають характер загального приросту по окремих органах.

Виходячи з припущення, що відтік асимілятів з  $j$ -го органа пропорційний масі живої частини то  $m_j$  цього органа, Е. П. Галямін (1974) запропонував функцію репродуктивного росту визначати за виразом

$$b_j = \frac{\Delta m_j}{\Delta t} \frac{1}{\tilde{m}_j}, \quad (1.28)$$

де  $m$  – біомаса, у складі якої є компоненти, які здійснюють і регулюють обмін речовин, називається *функціонуючою біомасою* (А.М. Польовий, 1979). Її кількість оцінюється на основі використання універсального закону старіння біологічних систем.

Для періоду активного росту вся біомаса є функціонуючою, отже, приріст загальної і функціонуючої біомаси однаковий

$$\frac{\Delta \tilde{m}_j}{\Delta t} = \frac{\Delta m_j}{\Delta t} \geq 0, \quad (1.29)$$

У випадку виникнення стресових умов або при природному старінні рослини, коли кількість загальної біомаси знижується внаслідок переваги процесів розпаду над процесами синтезу, зміни кількості функціонуючої біомаси визначається за виразом

$$-\frac{\Delta \tilde{m}_j}{\Delta t} = -\left(\frac{\Delta m_j}{\Delta t} \frac{1}{k_s}\right), \quad (1.30)$$

де  $k_s$  – параметр, який характеризує частку життєдіяльних структур і рухливих вуглеводів у загальній біомасі органа, безрозмірний.

У роботі Х. Тоомінга рівняння Росса трохи модифіковане, включивши в (1.25) замість  $\Delta M/\Delta t$  добовий газообмін посіву він одержав рівняння

$$\frac{\Delta m_j}{\Delta t} = \varepsilon A_j(t) \left[ \int_t^{t+1} \int_0^{L_0(t)} (\Phi_1 - R_1) dL d\tau - \sum_{i=2}^n \bar{R}_{ci} \right] + MB_j, \quad (1.31)$$

де  $\sum_{i=2}^n \bar{R}_{ci}$  – сумарне за добу дихання всіх органів, крім листя;

$t$  – час у добі.

У цьому рівнянні значення приросту  $\Delta m_j/\Delta t$  є функціями відносної площі листя посіву  $L_0(t)$ . Отже, для визначення приросту фітомаси окремих органів рослин у посівах, насамперед, необхідно знайти відносну площу листків посіву в будь-який момент вегетаційного періоду. Відносна площа листків визначається по її початкових значеннях та окремих приростах. Приріст площі листків посіву визначається шляхом підстановки в рівняння (1.31) питомої поверхневої щільності листя  $m_t(t)$ . Питома поверхнева щільність листя є суха маса одиниці площі поверхні листків, г/м<sup>2</sup>.

$$\frac{\Delta L}{\Delta T} = \frac{\varepsilon A_1(t)}{m_t(t)} \left[ \int_t^{t+1} \int_0^{L_0(t)} (\Phi_1 - R_1) dL d\tau - \sum_{i=2}^n \bar{R}_{ci} \right] - v_1(t), \quad (1.32)$$

де  $v_1(t)$  – швидкість зменшення площі зелених листків, яка вважається пропорційною площі діючої листової поверхні (Є. П. Галямін, 1974).

Для опису динаміки фітомаси посівів О.Д. Сиротенко (1977) запропонував наступну систему рівнянь:



$$\left. \begin{aligned} m_l^{j+1} &= m_l^j + \varepsilon_R (\alpha_l^j \Phi^j - \varphi^j R_{0l} m_l^j - \lambda_l^j m_l^j + k^j \delta_r^j m_r^j), \\ m_s^{j+1} &= m_s^j + \varepsilon_R (\alpha_s^j \Phi^j - \varphi^j R_{0s} m_s^j - \lambda_s^j m_s^j + (1 - k^j) \delta_r^j m_r^j), \\ m_r^{j+1} &= m_r^j + \varepsilon_R (\alpha_r^j \Phi^j - \varphi^j R_{0r} m_r^j - \lambda_r^j m_r^j - \delta_r^l m_r^l), \\ m_R^{j+1} &= m_R^j + \varepsilon_R (\alpha_r^j \Phi^j - \varphi^j R_{0R} m_R^j + L_R \lambda_l^j m_l^j + S_R \lambda_s^j m_s^j + r_R \lambda_r^j m_r^j), \end{aligned} \right\} (1.33)$$

де  $m_l^j, m_s^j, m_r^j, m_R^j$  – фітомаси відповідно листя, стебел, коріння та репродуктивних органів на  $j$ -ту добу;

$\alpha_l^j, \alpha_s^j, \alpha_r^j, \alpha_R^j$  – ростові функції листя, стебел, коріння і репродуктивних органів;

$\lambda_l^j, \lambda_s^j, \lambda_r^j$  – ростові функції, які визначають втрати фітомаси на опад та відтік у репродуктивні органи;

$L_R, S_R, r_R$  – коефіцієнти ( $\leq 1$ ), що показують, яка частка втрат реутилізується у репродуктивних органах;

$\Phi^j$  – сумарний фотосинтез посіву за добу;

$R_{0l}, R_{0s}, R_{0r}, R_{0R}$  – коефіцієнти дихання підтримки листя, стебел, коріння та репродуктивних органів;

$\varepsilon_R = \Delta\tau / (1 + R_r)$ , де  $\Delta\tau$  – часовий крок;  $R_R$  – коефіцієнт дихання росту;

$k^j = \alpha_l^j / (\alpha_l^j + \alpha_s^j)$ ;

$\delta_r^j$  – функція, яка визначає швидкість переміщення асимілятів із підземних у надземні органи на початку весняної вегетації.

Ростові рівняння в (1.33) підпорядковуються наступним обмеженням:

$$\alpha_l^j + \alpha_s^j + \alpha_r^j + \alpha_R^j = 1 \quad \text{і} \quad \alpha_l^j \geq 0 \quad p \in l, s, r, R.$$

Для функції  $\delta_r^j$  характерно, що

$$\delta_r^j = \begin{cases} \delta_r^j, & \text{якщо} \quad \omega^j \leq \omega_0, \\ 0, & \text{якщо} \quad \omega^j > \omega_0, \end{cases}$$

де  $\omega^j$  – поточна сума ефективних температур;

$\omega_0$  – сума ефективних температур, за якої припиняється переміщення асимілятів із підземних у надземні органи на початку весняної вегетації.

Для опису динаміки площі листя О.Д. Сиротенко ввів поняття про функцію «пожовтіння», яка представляє собою відношення

$$\gamma = LG / L, \quad (1.34)$$

де  $LG$  – зелена площа фотосинтезуючого органа рослини;

$L$  – його загальна площа.

Для опису динаміки росту сухої біомаси окремих органів з

врахуванням зміни активності дихання органів рослини в онтогенезі А.М. Польовим (1978) запропонована така система рівнянь:

$$\left. \begin{aligned} \frac{\Delta m_i^j}{\Delta t} &= \frac{\beta_i^j \Phi^j}{1 + c_{Gi}} - \frac{(\alpha_{Ri}^j c_{mi} \varphi_R^j + \mathcal{G}_i^j) \tilde{m}_i^j}{1 + c_{Gi}}, \\ \frac{\Delta m_p^j}{\Delta t} &= \frac{\beta_p^j \Phi^j}{1 + c_{Gi}} - \frac{\left( \alpha_{Rp}^j c_{mp} \varphi_R^j \tilde{m}_p^j - \sum_i^{l,s,r} \mathcal{G}_i^j \tilde{m}_i^j \right)}{1 + c_{Gi}}, \\ \frac{\Delta m_g^j}{\Delta t} &= \frac{\Delta m_{g \max}^j}{\Delta t} \cdot \frac{\Delta \tilde{m}_p^j / \Delta t}{k_g + \Delta \tilde{m}_p^j / \Delta t}, \end{aligned} \right\} \quad (1.35)$$

де  $\frac{\Delta m_{i(p)}}{\Delta t}$  – приріст біомаси  $i$ -го вегетативного (репродуктивного) органа;

$\tilde{m}_{i(p)}$  – функціонуюча біомаса  $i$ -го вегетативного (репродуктивного) органа;

$\Delta m_g / \Delta t$  – приріст сухої біомаси зерна;

$\Delta m_{g \max} / \Delta t$  – максимально можлива в реальних умовах швидкість приросту сухої біомаси зерна;

$\beta_i$  – ростова функція вегетативного періоду;

$\mathcal{G}_i$  – ростова функція репродуктивного періоду;

$c_G$  – коефіцієнт дихання росту;

$\alpha_R$  – онтогенетична крива дихання;

$c_m$  – коефіцієнт дихання підтримки;

$\varphi_R$  – температурна крива дихання;

$k_g$  – константа Міхаеліса-Ментен;

$i$  – органи:  $l$  – листя;  $s$  – стебла;  $r$  – корені;  $p$  – колосся.

Виходячи з представлень про динаміку функціонуючої біомаси, вирази (1.29) і (1.30), швидкість зміни площі асимілюючої поверхні  $j$ -го органа за сприятливих умов росту і розвитку рослин, впливу стресових умов і в період старіння А.М. Польовий описує таким виразом

$$\frac{\Delta L_j}{\Delta t} = \frac{\Delta \tilde{m}_j}{\Delta t} \cdot \frac{1}{m_t(t)}. \quad (1.36)$$

Приріст сухої фітомаси значно залежить від метеорологічних умов. Хоча і функції росту до деякої міри залежать від факторів зовнішнього середовища, зокрема, на перших фазах розвитку вони, насамперед, властиві даному генотипу, характеризують вид або сорт. Вони показують, як відбувається ріст окремих органів рослини, коли починається і коли закінчується ріст того чи іншого органа, коли відносний приріст органа є максимальним і т.д.

Ячмінь сорту Домен, наприклад, характеризується функцією вегетативного росту листків (рис. 1.7 а), яка на початку вегетаційного періоду порівняно швидко досягає максимуму, а потім протягом 20 днів знижується до нуля – ріст листків припиняється. Частина «старих» асимілятів з листків відтікає в колосся, яке характеризуються функціями  $B_1$  і  $B_3$ . У той період як ріст листків припиняється, ріст стебел максимальний, починається також швидко підвищення функції росту колосся.

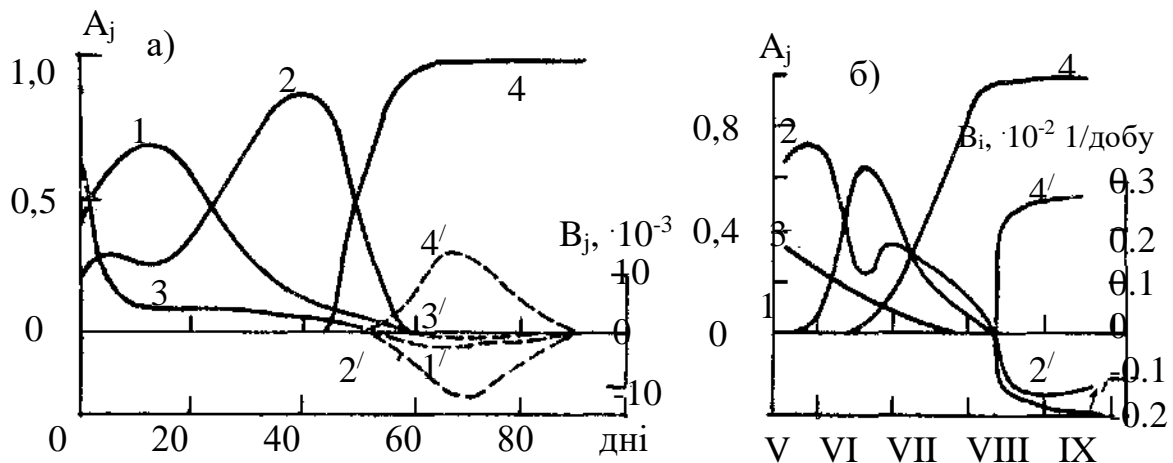


Рис. 1.7 – Функції росту окремих органів:

а) ячменю (Ю. Росс, Х. Мягі, 1969).  $A_j$  – функція росту  $j$ -го органа;  $B_j$  – функції, які характеризують перерозподіл асимілятів по органах:

1 – листя, 2 – стебла, 3 – коріння, 4 – репродуктивні органи;

1', 2', 4' – криві  $B_j$  ( $j = 1, 2, 3, i 4$ ).

б) картоплі сорту Сулев (Х. Тоомінг, Х. Мьеталу, 1978)

$A_i$  – вегетативні органи;  $B_i$  – репродуктивні: 1 – листя, 2 – стебла,

3 – коріння, 4 – бульби;

Функції росту картоплі (рис. 1.7 б) істотно відрізняються від функцій росту зернових. Ріст картоплі можна розділити на три періоди: 1) від посадки до виснаження запасів материнської бульби, 2) ріст бадилля, 3) ріст бульб. Ці періоди частково перекриваються.

Ріст бадилля починається з моменту появи сходів і закінчується на початку інтенсивного бульбоутворення. Протягом 40 днів відбувається одночасно ріст бадилля і бульбоутворення. На початку утворення бадилля ріст його відбувається як за рахунок фотосинтезу листків, так і за рахунок фондів, що знаходяться в материнських бульбах. Після появи сходів найбільший приріст мають стебла і корені, їхній ріст йде за рахунок фондів материнської бульби. При максимумі функції росту стебел починається ріст листків. Їхній приріст досягає максимуму через 25–30 днів. Максимум приросту листків складає близько 70 % усього приросту рослини. При максимумі функції росту листків спостерігається мінімум функції росту стебел. З моменту максимуму приросту листків починається і ріст бульб.

Приріст листків припиняється до початку інтенсивного бульбоутворення. У цей період бульби ростуть за рахунок фотосинтезу листків і припливу асимілятів із старіючих органів – листків і стебел.

## **2. БАЗОВА МОДЕЛЬ ОЦІНКИ АГРОКЛІМАТИЧНИХ РЕСУРСІВ ФОРМУВАННЯ ПРОДУКТИВНОСТІ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР А. М. ПОЛЬОВОГО**

Однією з основних умов високої культури землеробства є найбільш повне використання кліматичних ресурсів. У цьому аспекті вивчення кліматичної забезпеченості формування урожаю сільськогосподарських культур з врахуванням особливостей мікроклімату конкретних територій має важливе наукове і практичне значення. При врахуванні впливу клімату на ефективність сільськогосподарського виробництва головним є визначення агрокліматичних ресурсів території, реалізоване шляхом їх агрокліматичного районування.

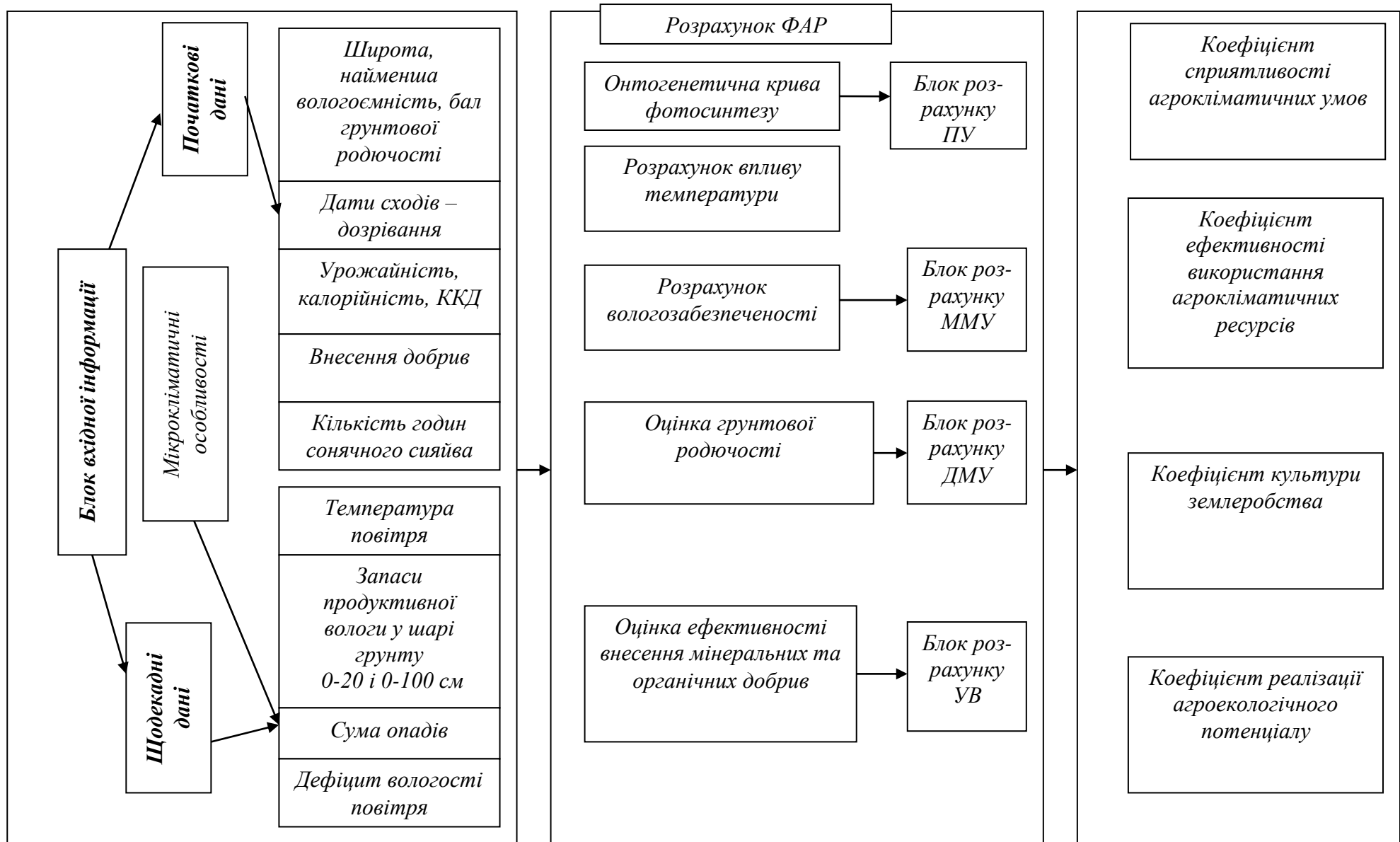
### **2.1. Концепція моделювання**

Базова модель оцінки агрокліматичних ресурсів формування продуктивності сільськогосподарських культур заснована на концепції максимальної продуктивності рослин Х.Г. Тоомінга, результатах моделювання формування урожаю рослин А.М. Польового і методах оцінки мікрокліматичної мінливості елементів клімату у горбистому рельєфі Е.Н. Романової.

Базова модель оцінки агрокліматичних ресурсів має блокову структуру і містить шість блоків (рис. 2.1):

- блок вхідної інформації;
- блок показників сонячної радіації і волого-температурного режиму з врахуванням експозиції схилів;
- блок функцій впливу фази розвитку і метеорологічних факторів на продукційний процес рослин;
- блок родючості ґрунту і забезпеченості рослин мінеральним живленням;
- блок агроекологічних категорій урожайності;
- блок узагальнюючих оцінюючих характеристик.

Розглянемо більш докладно ці блоки.



2.1. Блок–схема агрокліматичної моделі формування урожаю сільськогосподарських культур

## 2.2 Блок вхідної інформації

Цей блок складається із даних стандартних метеорологічних і агрометеорологічних спостережень та містить у собі всі необхідні для виконання розрахунків характеристики. Вони поділяються на три групи:

Перша група – запаси продуктивної вологи у ґрунті, середньодекадна температура повітря, середня за декаду кількість годин сонячного сяйва, сума опадів за декаду, середній за декаду дефіцит насичення повітря, кількість днів у розрахунковій декаді.

Друга група – інформація про внесення доз азотних, фосфорних і калійних добрив, дані про оптимальні дози цих добрив, дані про внесення органічних добрив та їхній оптимальній дозі, рік внесення органічних добрив, бал ґрунтового бонітету.

Третя група – інформація про експозицію та крутість схилу, на якому розташоване поле, характеристика типу схилу і місця розташування поля на схилі.

## 2.3. Блок показників сонячної радіації і волого-температурного режиму з врахуванням експозиції поля

Для розрахунку інтенсивності сумарної сонячної радіації використовується формула С.І. Сівкова

$$Q_o^j = 12,66 \cdot (SS^j)^{1,31} + 315 \cdot (A^j + B^j)^{2,1}, \quad (2.1)$$

де  $Q_o$  – сумарна сонячна радіація, що приходить на горизонтальну поверхню, кал/см<sup>2</sup>·доба;

$SS$  – середня за декаду кількість годин сонячного сяйва;

$j$  – номер розрахункової декади;

$A$  і  $B$  – проміжні характеристики, що визначаються в залежності від широти місцевості та схилення Сонця.

Інтенсивність сумарної сонячної радіації з урахуванням експозиції і крутості схилу визначається за виразом

$$Q_{eks}^j = k_{eks}^{Q(j)} \cdot Q_o^j, \quad (2.2)$$

де  $Q_{eks}$  – сумарна сонячна радіація в залежності від експозиції і крутості схилу, кал/см<sup>2</sup>·доба;

$k_{eks}^Q$  – коефіцієнт для перерахунку середньої за декаду сумарної сонячної радіації з горизонтальної поверхні для схилів різної крутості, відн. од.

Величина  $k_{eks}^Q$  визначається в залежності від широти місцевості, календарного місяця, експозиції і крутості схилу (табл. 2.1).

Таблиця 2.1 – Поправки для розрахунку середньої за декаду сумарної сонячної радіації

Широта, град.	Місяць					
	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Північний схил 200 44	0,86	0,91	0,92	0,91	0,87	0,75
46	0,85	0,90	0,92	0,91	0,86	0,75
48	0,85	0,90	0,92	0,91	0,86	0,75
50	0,84	0,90	0,91	0,90	0,85	0,75
52	0,83	0,89	0,91	0,90	0,85	0,75
Північний схил 100 44	0,93	0,95	0,96	0,96	0,94	0,89
46	0,93	0,95	0,96	0,96	0,94	0,89
48	0,93	0,95	0,96	0,96	0,94	0,89
50	0,92	0,94	0,96	0,96	0,94	0,88
52	0,92	0,94	0,96	0,96	0,94	0,88
Південний схил 200 44	1,07	1,02	0,99	1,01	1,05	1,15
46	1,07	1,02	0,99	1,01	1,06	1,15
48	1,08	1,03	1,0	1,01	1,06	1,16
50	1,08	1,03	1,0	1,01	1,06	1,16
52	1,09	1,04	1,0	1,02	1,07	1,16
Південний схил 100 44	1,05	1,01	1,0	1,01	1,04	1,08
46	1,05	1,02	1,0	1,01	1,04	1,08
48	1,05	1,02	1,0	1,01	1,04	1,08
48	1,05	1,02	1,0	1,01	1,04	1,08
50	1,05	1,02	1,0	1,01	1,04	1,08
52	1,06	1,02	1,0	1,02	1,04	1,08

Для розрахунку температури повітря на схилі використовується вираз

$$T_{S_{eks}}^j = k_{eks}^{T(j)} \cdot T_S^j, \quad (2.3)$$

де  $T_{S_{eks}}$  – середньодекадна температура повітря на схилі, °С;

$k_{eks}^T$  – коефіцієнт для перерахунку температури повітря на схилі, відн. од.;

$T_s$  – середньодекадна температура повітря на горизонтальній поверхні, °С.

Величина  $k_{eks}^T$  визначається в залежності від широти місцевості і крутості схилу:

а) північний схил

$$k_{eks}^{T(j)} = 1 - 0,003 \cdot (1 + 0,02\varphi) \cdot \beta_{kp}, \quad (2.4)$$

б) південний схил

$$k_{eks}^{T(j)} = 1 + 0,001 \cdot (1 + 0,007\varphi) \cdot \beta_{kp}, \quad (2.5)$$

в) східний і західний схили

$$k_{eks}^{T(j)} = 1 - 0,001 \cdot (1 - 0,005\varphi) \cdot \beta_{kp}, \quad (2.6)$$

г) північно-східний і північно-західний схили

$$k_{eks}^{T(j)} = 1 - 0,0025 \cdot (1 + 0,02\varphi) \cdot \beta_{kp}, \quad (2.7)$$

д) південно-східний і південно-західний схили

$$k_{eks}^{T(j)} = 1 - 0,00085 \cdot (1 + 0,07\varphi) \cdot \beta_{kp}, \quad (2.8)$$

де  $\varphi$  – широта пункту, град;

$\beta_{kp}$  – крутість схилу, град.

Режим зволоження ґрунту з урахуванням експозиції схилу визначається двома способами:

– перший спосіб – при наявності даних про вологість ґрунту

$$W_{eks}^j = k_{eks}^{W(j)} W_o^j, \quad (2.9)$$

де  $W_o$  – запаси продуктивної вологи у метровому шарі ґрунту на горизонтальній поверхні, мм;

$W_{eks}$ -запаси продуктивної вологи в шарі ґрунту 0–100 см на схилі, мм;

$k_{eks}^W$  – коефіцієнт для перерахунку запасів вологи на схилі, відн. од.

Величина  $k_{eks}^W$  визначається в залежності від зволоження місцевості, пори року, експозиції схилу і форми рельєфу (табл. 2.2);

– другий спосіб – при відсутності даних про вологість ґрунту визначається сума опадів з урахуванням факторів зволоження території, експозиції схилу та форми рельєфу

$$O_{S_{eks}}^j = k_{eks}^{O_s} \cdot O_s^j, \quad (2.10)$$

де  $O_{S_{eks}}$  – сума опадів за декаду з урахуванням схилу, мм;



$k_{eks}^{O_s}$  – коефіцієнт для перерахунку опадів на схилі, відн. од;  
 $O_s$  – сума опадів за декаду на горизонтальну поверхню.

Таблиця 2.2 – Поправки для розрахунку запасів продуктивної вологи

Форма рельєфу	Пора року			Середня величина
	весна	літо	осінь	
а) Схили прямого та ввігнутого профілю				
Вершина	0,54	0,46	0,42	0,47
Північний схил:				
верхня частина	1,0	0,86	0,98	0,95
середня –"–	1,0	1,0	1,0	1,03
нижня –"–	1,5	1,49	1,08	1,36
підніжжя	2,0	1,50	1,60	1,70
Південний схил:				
верхня частина	0,45	0,41	0,37	0,41
середня –"–	0,62	0,50	0,48	0,53
нижня –"–	0,93	0,93	0,96	0,95
підніжжя	1,22	1,20	1,14	1,19
Рівна місцевість	1,0	1,0	1,0	1,0
б) Схили випуклого профілю				
Водороздільне плато	1,0	1,0	1,0	1,0
Північний схил:				
верхня частина	0,95	0,97	0,98	0,97
середня –"–	1,03	1,0	1,0	1,01
нижня –"–	1,03	0,92	0,82	0,92
підніжжя	2,18	1,88	1,99	2,02
Південний схил:				
верхня частина	0,85	0,82	0,76	0,81
середня –"–	0,73	0,77	0,71	0,74
нижня –"–	0,78	0,72	0,66	0,72
підніжжя	1,22	1,18	1,14	1,18

Величина  $k_{eks}^{O_s}$  визначається в залежності від зволоження території, експозиції схилу і форми рельєфу (табл. 2.3).

Для розрахунку випаровуваності  $E_0$  використовується метод А.М. Алпатьєва:

$$E_0^j = 0,65 \cdot DWW^j \cdot dv^j \cdot 0,75, \quad (2.11)$$

де  $DWW$  – середній за декаду дефіцит насичення повітря;

$dv$  – кількість днів у розрахунковій декаді.

Таблиця 2.3 – Поправки для розрахунку суми опадів в залежності від зволоження території, експозиції схилу та форми рельєфу

Зона зволоження	Північний схил				Південний схил			
	верхня частина	середня частина	нижня частина	Підніжжя	верхня частина	середня частина	нижня частина	підніжжя
Грунт типу «а»								
Надмірно зволожена	0,82	0,87	0,92	1,50	0,88	0,90	0,92	1,38
Достатньо зволожена	0,83	0,85	0,88	1,56	0,88	0,94	0,96	1,32
Слабко посушлива	0,84	0,88	0,90	1,48	0,90	0,94	0,96	1,26
Посушлива	0,88	0,92	0,95	1,25	0,93	0,96	0,98	1,19
Дуже посушлива	0,93	0,95	0,98	1,15	1,0	1,0	1,0	1,0
Суха	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
Грунт типу «б»								
Надмірно зволожена	0,86	0,89	0,90	1,37	0,92	0,96	0,98	1,28
Достатньо зволожена	0,88	0,90	0,92	1,33	0,94	0,97	0,99	1,14
Слабко посушлива	0,89	0,92	0,95	1,20	0,96	0,98	1,0	1,06
Посушлива	0,95	0,97	0,89	1,15	0,98	1,0	1,0	1,02
Дуже посушлива	0,98	0,98	1,0	1,05	1,0	1,0	1,0	1,0
Суха	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0

Примітка:

Ґрунти типу «а»: підзолисті супіски, потужний чорнозем, типові і південні чорноземи, світло-каштанові.

Ґрунти типу «б»: підзолисті суглинки, лучні та деградовані чорноземи, терасовий чорнозем.

Розрахунок випаровуваності з врахуванням експозиції схилу виконується за співвідношенням

$$E_{0eks}^j = k_{eks}^{E(j)} \cdot E_O^j, \quad (2.12)$$

де  $E_{0eks}$  – випаровуваність на схилі;

$k_{eks}^E$  – коефіцієнт для перерахування випаровуваності на схилі.

Сумарне випаровування визначається за формулою С.І. Харченко

$$E_{eks}^j = \frac{2W_{eks}^j + O_{S_{eks}}^j + P_{нор}^j}{1 + \frac{2W_{HB}}{E_{O_{eks}}^j}}, \quad (2.13)$$

де  $E_{eks}$  – сумарне випаровування на схилі;

$P_{нор}$  – норма вегетаційних поливів;

$W_{HB}$  – найменша вологоємність у шарі ґрунту 0-100 см;

$O_{S_{eks}}$  – сума опадів за декаду з урахуванням схилу;

$W_{eks}$  – запаси продуктивної вологи у метровому шарі ґрунту на схилі.

Величина коефіцієнта для перерахунку випаровуваності на схилі  $k_{eks}^E$  знаходиться в залежності від зволоження території, пори року, експозиції і крутості схилу (табл. 2.4).

Таблиця 2.4 – Поправки для розрахунку випаровуваності весною

Зона зволоження	Експозиція та крутизна схилу							
	Північний схил				Південний схил			
	50	100	150	200	50	100	150	200
Достатньо зволожена	0,94	0,84	0,77	0,72	1,08	1,12	1,19	1,25
Слабко посушлива	0,92	0,87	0,76	0,69	1,05	1,11	1,17	1,20
Посушлива	0,91	0,82	0,75	0,66	1,05	1,10	1,17	1,19
Дуже посушлива	0,91	0,83	0,73	0,64	1,03	1,08	1,14	1,18

Примітка:

Зони зволоження визначаються на основі середньорічних даних про зволоження ґрунту:

- 1) надмірно зволожена 70–90 % ПВ;
- 2) достатньо зволожена 50–60 % ПВ;
- 3) слабо посушлива 40–50 % ПВ;
- 4) посушлива 30–40 % ПВ;
- 5) дуже посушлива 20–30 % ПВ;
- 6) суха < 20 % ПВ;

ПВ - повна вологоємність ґрунту, мм

За допомогою наступного співвідношення розраховується інфільтрація у нижні шари ґрунту

$$F_{ilt\,eks}^j = W_{eks}^j + O_{S\,eks}^j + P_{nor}^j - E_{eks}^j - W_{HB}, \quad (2.14)$$

де  $F_{ilt\,eks}^j$  – інфільтрація в нижні шари ґрунту на схилі за декаду, мм.

Для розрахунку запасів продуктивної вологи на схилі використовується рівняння водного балансу

$$W_{eks}^{j+1} = W_{eks}^j + O_{S\,eks}^j + P_{nor}^j - E_{eks}^j - F_{ilt\,eks}^j. \quad (2.15)$$

#### 2.4. Блок функцій впливу фази розвитку і метеорологічних факторів на продукційний процес рослин

В основі продукційного процесу рослин лежить фотосинтез. Його інтенсивність обумовлюється фазою розвитку рослин і умовами навколишнього середовища. Для розрахунку онтогенетичної кривої фотосинтезу використовується формула

$$\alpha_{\Phi}^j = \exp \left[ -a_{\Phi} \left( \frac{TS_2 - \Sigma t_1}{10} \right)^2 \right], \quad (2.16)$$

де величина  $\alpha_{\Phi}$  знаходиться за виразом

$$\alpha_{\Phi} = \frac{-100 \cdot \ln \alpha_{\Phi}^0}{(\Sigma t_1)^2}, \quad (2.17)$$

де  $\alpha_{\Phi}$  – онтогенетична крива фотосинтезу, відн. од.;

$\alpha_{\Phi}^0$  – початкове значення онтогенетичної кривої фотосинтезу, відн. од.;

$\Sigma t_1$  – сума ефективних температур повітря від сходів, при якій спостерігається максимальна інтенсивність фотосинтезу рослин, °С;

$TS_2$  – сума ефективних температур, °С.

Функція впливу температури повітря на продукційний процес рослин визначається як

$$\psi_{\Phi} = \begin{cases} 13,7 \cdot \sin(0,077 \cdot x_1^j) & \text{при } (T^j - T_{\Phi}) < T_{opt1}^j, \\ 1 & \text{при } T_{opt1}^j \leq (T^j - T_{\Phi}) \leq T_{opt2}^j, \\ 1,13 \cdot \cos(1,570 \cdot x_2^j) & \text{при } (T^j - T_{\Phi}) > T_{opt2}^j, \end{cases} \quad (2.18)$$

де  $\psi_{\Phi}$  – температурна крива фотосинтезу, відн. од.;  
 $T$  – середньодекадна температура повітря, °С;  
 $T_{\Phi}$  – середньодекадна температура повітря, при якій починається фотосинтез, °С;

$T_{opt1}$  – нижня межа температурного оптимуму для фотосинтезу, °С;

$T_{opt2}$  – верхня межа температурного оптимуму для фотосинтезу, °С.

У рівнянні (2.18) проміжні величини знаходяться за формулами

$$x_1^j = (T_s^j \cdot k_{eks}^T - T_{\Phi}) / (T_{opt1}^j - T_{\Phi}), \quad (2.19)$$

$$x_2^j = (T_s^j \cdot k_{eks}^T - T_{opt2}^j) / (T_{max} - T_{opt2}^j), \quad (2.20)$$

де  $T_{max}$  – середньодекадна температура повітря, при якій припиняється фотосинтез, °С;

$T_s$  – температура повітря на горизонтальній поверхні, °С;

$k_{eks}^T$  – коефіцієнт для перерахування температури повітря на схилі.

Значення нижньої і верхньої межі температурного оптимуму для фотосинтезу визначаються як функції часу.

Функція впливу вологості ґрунту на фотосинтез  $\gamma_{\Phi}$  знаходиться як

$$\gamma_{\Phi} = \begin{cases} -1,163 \cdot (x_3^j)^2 + 2,187 \cdot x_3^j & \text{при } W^j \cdot k_{eks}^W < W_{opt1}^j, \\ 1 & \text{при } W_{opt1}^j \leq W^j \cdot k_{eks}^W \leq W_{opt2}^j, \\ -0,654 + 3,824 \cdot x_4^j - 2,633 \cdot (x_4^j)^2 + 0,467 \cdot (x_4^j)^3 & \\ \text{при } W^j \cdot k_{eks}^W > W_{opt2}^j, \end{cases} \quad (2.21)$$

де  $W$  – запаси продуктивної вологи у метровому шарі ґрунту, мм;

$W_{opt1}$  – нижня межа оптимальних запасів вологи, мм;

$W_{opt2}$  – верхня межа оптимальних запасів вологи, мм.

$$x_3^j = W^j \cdot k_{eks}^W / W_{opt1}^j, \quad (2.22)$$

$$x_4^j = W^j \cdot k_{eks}^W / W_{opt2}^j, \quad (2.23)$$

де  $k_{eks}^W$  – коефіцієнт для перерахування запасів вологи на схилі, відн. од..

Функція впливу вологозабезпеченості посівів розглядається як сполучення двох функцій. Враховується функція впливу вологості ґрунту на продуктивність рослин (за даними про фактичні запаси вологи) і відношення сумарного випаровування посівів до випаровуваності з врахуванням експозиції і крутості схилів:

$$FW = \left( \gamma_{\Phi}^j \cdot \frac{E_{eks}^j}{E_{0\ eks}^j} \right)^{0,5}, \quad (2.24)$$

де  $FW$  – відносна вологозабезпеченість посівів, відн. од..

Аналогічно визначається узагальнена функція впливу термічного режиму і вологозабезпеченості  $FTW_1$  на фотосинтез:

$$FTW_1 = (\psi_{\Phi} FW)^{0,5}, \quad (2.25)$$

До цієї функції вводиться корекція на рівень температури в сполученні з вологозабезпеченістю

$$FTW_2 = \begin{cases} FTW_1 [1 + (1 - \Psi_{\Phi})(1 - FW)] & \text{при } t_n < t_{opt1} \\ FTW_1 & \text{при } t_{opt1} \leq t_n \leq t_{opt2} \\ FTW_1 [1 - (1 - \Psi_{\Phi})(1 - FW)] & \text{при } t_n > t_{opt2} \end{cases}. \quad (2.26)$$

## 2.5. Блок родючості ґрунту і забезпеченості рослин мінеральним живленням

Родючість ґрунту характеризується вмістом у ній гумусу, що залежить від міри впливу ерозії ґрунту.

$$G_{umeks} = k_{er}^G \cdot G_{um}, \quad (2.27)$$

$$F_{Gum} = \frac{G_{umeks}}{G_{umopt}}, \quad (2.28)$$

де  $G_{um}$  – вміст гумусу у ґрунті, %;

$G_{umeks}$  – вміст гумусу у ґрунті на схилах з врахуванням ерозії, %;

$k_{er}^G$  – функція впливу ерозії ґрунту на вміст гумусу у ґрунті, відн. од;

$G_{umopt}$  – оптимальний для вирощування сільськогосподарської культури вміст гумусу у ґрунті, %.

Функція впливу вмісту гумусу у ґрунті визначається за формулою О.С. Образцова для розрахунку забезпеченості рослин елементами мінерального живлення

$$FW_{Gum} = (F_{Gum})^{1,35} \cdot \exp[1,1 \cdot (1 - F_{Gum})], \quad (2.29)$$

де  $FW_{Gum}$  – функція впливу вмісту гумусу у ґрунті на формування урожаю, відн. од..

Значення функцій оптимальності азотного, фосфорного і калійного живлення розрахується за методом О.С. Образцова з деякими модифікаціями

$$F_N = \frac{N_m}{N_{opt}}, \quad (2.30)$$

$$FW_N^j = \left\{ (F_N)^{1,35} \cdot \exp[1,1 \cdot (1 - F_N)] \right\} \cdot k_{ef}^j, \quad (2.31)$$

де  $N_m$  – внесена доза азотних добрив, кг/га;

$N_{opt}$  – оптимальна доза азотних добрив, необхідна для одержання максимального урожаю, кг/га;

$FW_N$  – функції впливу забезпеченості азотом, відн. од.;

$k_{ef}$  – коефіцієнт ефективності добрив в залежності від вологості ґрунту, відн. од.

Аналогічно визначаються функції впливу забезпеченості фосфором  $FW_P$  і калієм  $FW_K$ .

Вплив режиму зволоження ґрунту на ефективність добрив враховується за виразом:

$$k_{ef}^j = \begin{cases} 1 & \text{при } \frac{W_{eks}^j}{W_{opt}^j} \geq 0,85, \\ 0,8 & \text{при } 0,70 < \frac{W_{eks}^j}{W_{opt}^j} < 0,85, \\ 0,6 & \text{при } \frac{W_{eks}^j}{W_{opt}^j} \leq 0,70, \end{cases} \quad (2.32)$$

Аналогічно визначається співвідношення дози органічних добрив до їх оптимальної величини і розраховується функція впливу внесення органічних добрив з врахуванням року внесення добрив

$$F_{Org} = \frac{O_{rg}}{O_{rg\,opt}}, \quad (2.33)$$

$$FW_{Org}^j = \left\{ (F_{Org})^{1,35} \cdot \exp[1,1 \cdot (1 - F_{Org})] \right\} \cdot k_{Org}^g \cdot k_{ef}^j, \quad (2.34)$$

де  $FW_{Org}$  – функція впливу внесення органічних добрив на урожай;

$O_{rg}$  – внесена доза органічних добрив, т/га;

$O_{rg\,opt}$  – оптимальна для вирощування сільськогосподарської культури доза внесення органічних добрив, т/га;

$k_{Org}^g$  – коефіцієнт впливу року внесення органічних добрив, відн. од.

Узагальнена функція впливу родючості ґрунту і внесення мінеральних та органічних добрив розраховується за принципом Лібіха

$$FWM_{ef}^j = \min \left\{ FW_{Org}^j, FW_N^j, FW_P^j, FW_K^j \right\}, \quad (2.35)$$

де  $FWM_{ef}$  – функція впливу ефективної родючості на урожай, відн. од.

## 2.6. Блок агроекологічних категорій урожайності

Визначення величини різних агроекологічних категорій урожайності здійснюється з врахуванням внесених модифікацій, із залученням більш повної інформації і наповненням цих категорій новим змістом.

Збільшення потенційної урожайності загальної біомаси за декаду визначається в залежності від інтенсивності фотосинтетично активної радіації (ФАР) і біологічних особливостей культури з врахуванням зміни здатності рослин до фотосинтезу протягом вегетації

$$\frac{\Delta ПУ^j}{\Delta t} = \alpha_\Phi^j \frac{\eta \cdot Q_{\text{фар}}^j \cdot k_{\text{eks}}^j \cdot d\nu^j}{q}, \quad (2.36)$$

де  $\frac{\Delta ПУ}{\Delta t}$  – приріст потенційної урожайності загальної біомаси за декаду, г/м<sup>2</sup>;

$\alpha_\Phi$  – онтогенетична крива фотосинтезу, відн. од.;



$\eta$  – КПД посівів, відн. од.;

$Q_{\text{фар}}$  – середньодекадна за добу сума ФАР, кал/см<sup>2</sup> доба;

$k_{\text{eks}}^Q$  – коефіцієнт для перерахування середньої за декаду сумарної сонячної радіації з горизонтальної поверхні для схилів різної експозиції і крутості, відн. од.;

$q$  – калорійність.

Приріст метеорологічно-можливої урожайності загальної біомаси являє собою приріст потенційної урожайності, який буде обмежений впливом волого-температурного режиму:

$$\frac{\Delta \text{ММУ}^j}{\Delta t} = \frac{\Delta \text{ПУ}^j}{\Delta t} \cdot \text{FTW}_2, \quad (2.37)$$

де  $\frac{\Delta \text{ММУ}}{\Delta t}$  – приріст метеорологічно-можливої урожайності загальної біомаси за декаду, г/м<sup>2</sup>;

$\text{FTW}_2$  – узагальнена функція впливу волого-температурного режиму з корекцією на сполучення різних екстремальних умов, відн. од.

Формування дійсно можливої урожайності загальної біомаси обмежується рівнем природної родючості ґрунту:

$$\frac{\Delta \text{ДМУ}^j}{\Delta t} = \frac{\Delta \text{ММУ}^j}{\Delta t} B_{\text{нл}} F_{\text{Гум}}, \quad (2.38)$$

де  $\frac{\Delta \text{ДМУ}}{\Delta t}$  – приріст дійсно можливої урожайності загальної біомаси за декаду, г/м<sup>2</sup>;

$B_{\text{нл}}$  – бал ґрунтового бонітету, відн. од.

Одержання рівня господарської урожайності загальної біомаси обмежується реально існуючим рівнем культури землеробства й ефективністю внесених мінеральних і органічних добрив:

$$\frac{\Delta \text{УВ}^j}{\Delta t} = \frac{\Delta \text{ДМУ}^j}{\Delta t} k_{\text{земл}} FWM_{\text{ef}}^j, \quad (2.39)$$

де  $\frac{\Delta \text{УВ}}{\Delta t}$  – приріст урожайності загальної біомаси у виробництві, г/м<sup>2</sup>;

$k_{\text{земл}}$  – коефіцієнт, що характеризує рівень культури землеробства і господарської діяльності, відн. од.;

$FWM_{\text{ef}}$  – функція ефективності внесення органічних і мінеральних добрив в залежності від умов вологозабезпеченості декад вегетації, відн. од.

Різні агроекологічні категорії врожаю зерна при його стандартній 14 %-ій вологості визначаються за виразом

$$ПУ_{зерна} = ПУ \cdot K_{зосп}^{ПУ} 1,14 \cdot 0,1, \quad (2.40)$$

де  $ПУ_{зерна}$  – потенційний урожай зерна, ц/га;

$K_{зосп}^{ПУ}$  – частка зерна в загальній масі потенційного урожаю, відн. од., яка визначається в залежності від розмірів урожаю загальної біомаси.

Аналогічно визначаються відповідно метеорологічно-можливий  $ММУ_{зерна}$ , дійсно можливий  $ДМУ_{зерна}$  і урожай у виробництві  $УВ_{зерна}$  зерна.

## 2.7. Блок узагальнених оціночних характеристик

Аналіз різноманітних агроекологічних категорій врожайності ( $ПУ$ ,  $ММУ$ ,  $ДМУ$ ,  $УВ$ ), а також їхніх співвідношень і відмінностей дозволяє судити про природні й антропогенні ресурси сільського господарства, а також про ефективність господарського використання цих ресурсів стосовно вирощування сільськогосподарських культур.

Розглянемо п'ять узагальнених характеристик:

1. Ступінь сприятливості метеорологічних умов вирощування культури характеризує співвідношення метеорологічно-можливої врожайності і потенційної врожайності

$$K_m = ММУ_{зерна} / ПУ_{зерна}, \quad (2.41)$$

де  $K_m$  – коефіцієнт сприятливості метеорологічних умов, відн. од.

2. Сприятливість ґрунтових умов показує відношення дійсно можливої врожайності до метеорологічно-можливої врожайності

$$K_z = ДМУ_{зерна} / ММУ_{зерна}, \quad (2.42)$$

де  $K_z$  – коефіцієнт сприятливості ґрунтових умов, відн. од.

3. Співвідношення врожайності у виробництві і метеорологічно можливої врожайності встановлює ефективність використання агрокліматичних ресурсів. Якщо це співвідношення розраховується за середніми багаторічними даними, то воно відображає ефективність використання агрокліматичних ресурсів

$$K_{акл} = УВ_{зерна} / ММУ_{зерна}, \quad (2.43)$$

де  $K_{акл}$  – коефіцієнт ефективності використання агрокліматичних ресурсів, відн. од.

4. При реальних ґрунтових умовах співвідношення урожайності у виробництві і дійсно можливої урожайності можна розглядати як показник досконалої агротехнології

$$K_{земл} = UB_{зерна} / ДМУ_{зерна}, \quad (2.44)$$

де  $K_{земл}$  – коефіцієнт ефективності використання існуючих агрометеорологічних і ґрунтових умов (характеризує рівень культури землеробства з погляду ефективності господарського використання існуючого комплексу агрометеорологічних і ґрунтових умов), відн. од.

5. Величина відношення урожайності у виробництві до потенційної урожайності характеризує рівень реалізації агроекологічного потенціалу

$$K_{аек.пот} = UB_{зерна} / ПУ_{зерна}, \quad (2.45)$$

де  $K_{аек.пот}$  – коефіцієнт реалізації агроекологічного потенціалу, відн. од.

Підвищення рівня  $UB_{зерна}$  і доведення його до  $ДМУ_{зерна}$  вимагає ретельного дотримання всіх засобів агротехніки, виконання їх у повній відповідності з агрометеорологічними умовами на конкретному полі. Це є першочерговою задачею програмування урожаїв, спрямованого на усунення дії різноманітних господарських факторів, які знаходяться у мінімумі.

Наближення  $ДМУ_{зерна}$  до  $ММУ_{зерна}$  вимагає виконання різноманітних заходів для підвищення родючості ґрунту. Різниця між  $ММУ_{зерна}$  і  $ПУ_{зерна}$  компенсується за рахунок меліоративних заходів, а також внаслідок правильного підбору сортів і культур, що краще пристосовані до особливостей конкретного клімату. Підвищення рівня  $ПУ_{зерна}$  забезпечується головним чином шляхом селекції нових сортів, які будуть мати більш високий рівень урожайності за рахунок ефективного використання сонячної радіації.

Формули (2.1)–(2.45) дозволяють визначити основні агроекологічні категорії урожайності сільськогосподарських культур для різних елементів рельєфу, що формуються під впливом ґрунтово-кліматичних умов і мікрокліматичних особливостей досліджуваних територій та виконати для цих територій оцінку агрокліматичних ресурсів формування продуктивності сільськогосподарських культур.

### 3. МОДЕЛЮВАННЯ ПРОДУЦІЙНОГО ПРОЦЕСУ РОСЛИН

#### 3.1. Загальна характеристика продукційного процесу рослин

Продукційний процес рослин – це сукупність окремих взаємопов'язаних процесів, з яких фундаментальними є фотосинтез, дихання і ріст, в ході яких відбувається формування урожаю (рис. 3.1). Продукційний процес рослин залежить від умов зовнішнього середовища і сам перетворює довкілля, в основному через архітекtonіку, газообмін та транспірацію фітоценозу.

Рослини, поглинаючи листям з атмосфери  $\text{CO}_2$  і кореневою системою воду з ґрунту, створюють в процесі фотосинтезу під впливом енергії сонячної радіації органічну речовину у вигляді асимілятів. Одночасно відбувається транспірація, яка відповідальна за забезпечення рослин водою і елементами мінерального живлення і за регуляцію теплового режиму рослин. У залежності від інтенсивності ФАР, водного і температурного режимів, швидкості вітру, концентрації  $\text{CO}_2$  у повітрі, родючості ґрунту і видових особливостей рослин процес фотосинтезу може йти з більшою або меншою швидкістю.

Другий фундаментальний процес – дихання забезпечує постачання енергією різних біохімічних процесів синтезу, пов'язаних із ростом, побудовою нових структурних елементів рослин і з транспортом речовин, а також підтримкою життєдіяльних структур органів рослин. При цьому затрачуються органічні речовини, накопичені в органах рослин.

Третій фундаментальний процес – ріст. Фотосинтез і ріст розглядаються як взаємопов'язані процеси. Енергетичне забезпечення ростової функції з боку фотосинтезу є неодмінною умовою росту. Система донорно-акцепторних відносин є основним виявленням інтеграції фотосинтезу і росту на рівні цілого організму. Між донором і акцептором формуються тимчасові проміжні фонди асимілятів. Фонди можуть знаходитися у кожному органі, але більш мобільні з них, ймовірно, знаходяться у листках і стеблах. Запасні асиміляти, на більш тривалий період, переважно накопичуються у коренях.

В умовах екологічного стресу, коли пригнічується фотосинтез, величина фондів стає істотним чинником формування урожаю. Фонди забезпечують часткову автономність функції фотосинтезу і росту. Можливе обмеження росту без фотосинтезу за умови, що енергетичне постачання відбувається за рахунок запасних субстратів попереднього фотосинтезу. Таким шляхом ростуть паростки, пагони і листя з бруньок дерев, так відбувається ріст у нічні години і т.д. Налив зерна у зернових культур і формування бульб у картоплі здійснюється також не тільки за рахунок "свіжих" асимілятів, що утворюються в листках, але і шляхом використання фондів асимілятів. Ріст є складовою частиною продукційного процесу, який супроводжується збільшенням маси і розмірів органів, органел і живого організму в цілому.

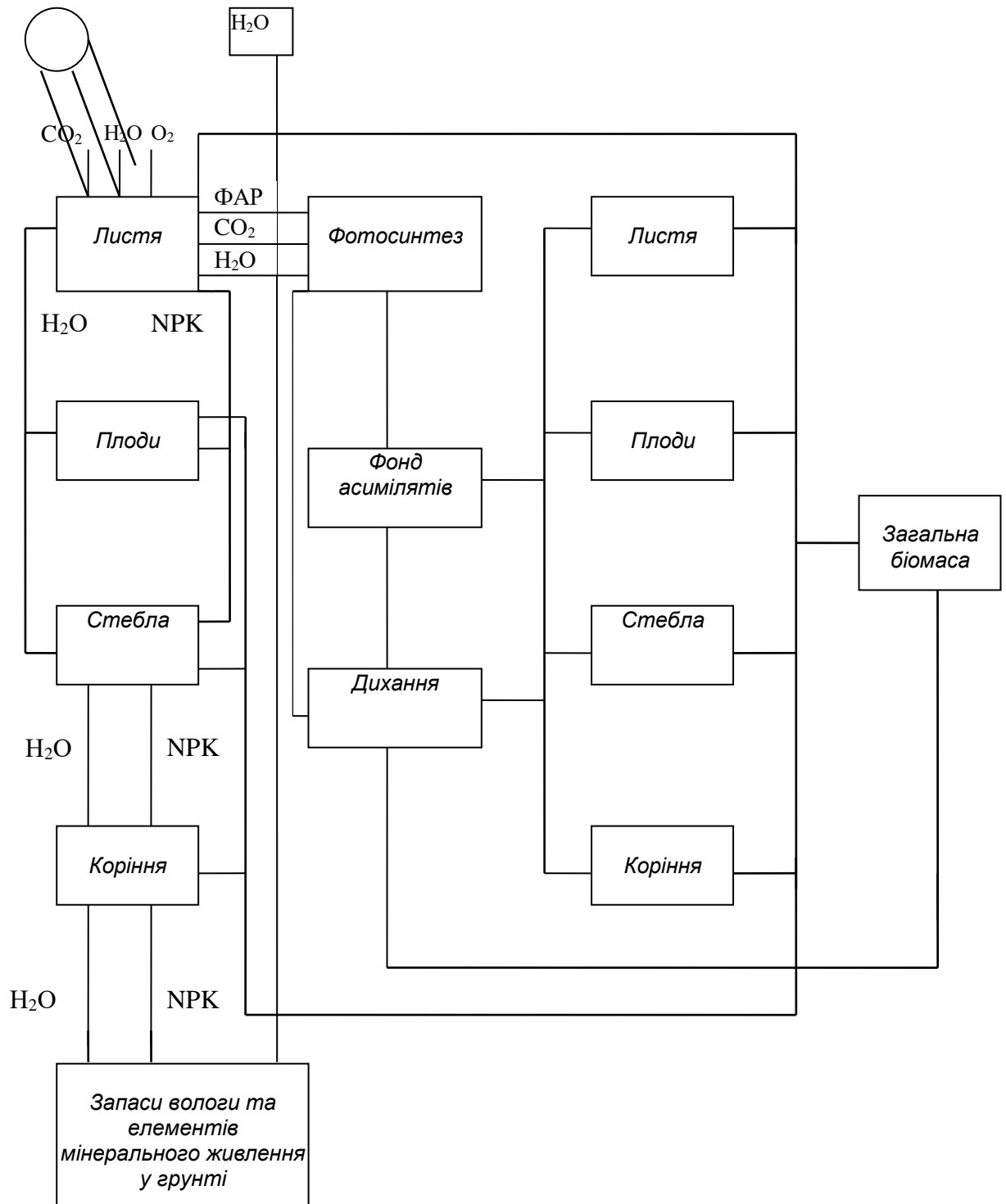


Рис. 3.1. Блок-схема продуційного процесу

Ріст є складовою частиною продуційного процесу, який супроводжується збільшенням маси і розмірів органів, органел і живого організму в цілому.

Найбільш елементарний показник росту фітомаси – це приріст, тобто різниця між сухою фітомасою за певний проміжок часу

$$\Delta M = M_2 - M_1. \quad (3.1)$$

Приріст сухої фітомаси не є вичерпною характеристикою при оцінці росту органів рослин, оскільки не враховує хімічний склад фітомаси. Приріст сухої маси відбувається за якийсь інтервал часу  $\Delta t$  тому вживається поняття абсолютної швидкості росту

$$\Delta M / \Delta t = (M_2 - M_1) / (t_2 - t_1) \quad (3.2)$$

відносного приросту

$$R_r = (M_2 - M_1) / [\bar{M} (t_2 - t_1)], \quad (3.3)$$

де  $\bar{M}$  – середня суха маса рослини за період часу  $t_2 - t_1$ .

При аналізі приросту біомаси використовується і величина чистої продуктивності фотосинтезу посівів  $E_{n.ф.}$ , яка розраховується за формулою

$$E_{n.ф.} = \frac{1}{\bar{L}_0} \cdot \frac{\Delta M}{\Delta t}, \quad (3.4)$$

де  $\bar{L}_0$  – середня сумарна площа листя рослини за період  $\Delta t$ .

Величина  $E_{n.ф.}$  широко використовується для характеристики фотосинтетичної активності листкової поверхні.

За період вегетативного росту і в оптимальних умовах збільшення структурної маси відбувається пропорційно самій масі (стадія експоненціального росту). Ріст окремих органів рослини в оптимальних умовах протягом всього онтогенезу має характерні для даного виду закономірності, що задані генетичним кодом рослини. При нестачі будь-якої фондової речовини ріст обмежений і пропорційний концентрації фондової речовини. При повних фондах лімітування росту фондами відсутнє.

Крім фондів вуглеводів і N, P, K, істотний вплив на ріст проявляють температура і водний режим рослин. Ріст відбувається в певному температурному інтервалі, в середині цього інтервалу при оптимальній температурі ріст досягає максимальної швидкості. При великих значеннях водного потенціалу вода не лімітує його ріст, однак при погіршенні водного режиму ріст рослини буде затримуватись і припиниться, якщо водний потенціал досягне деякого критичного значення.

Згідно з роботами Х.Г. Тоомінга найвища продуктивність посівів сільськогосподарських культур може бути досягнута за наступних умов:

- формується оптимальний за розмірами і по тривалості роботи фотосинтетичний апарат;
- досягається найкраща по інтенсивності і по якійсній спрямованості його робота в різних фазах росту та розвитку рослин;
- забезпечується найкраще використання продуктів фотосинтезу з найменшими їх витратами на процеси загального метаболізму і росту;
- хід цих процесів підтримується оптимальним співвідношенням чинників середовища: світла, тепла, вологи, вуглекислого газу і елементів мінерального живлення.

Передумовою для створення математичних моделей продукційного процесу розвитку рослин є знання закономірностей залежності вищеназваних фундаментальних процесів від чинників зовнішнього середовища і від внутрішніх біологічних, видових та адаптивних особливостей рослин у взаємозв'язку і в динаміці онтогенезу.

### 3.2. Моделювання фотосинтезу, дихання і газообміну CO<sub>2</sub> листка

Загальноновизнаним прийомом розглядання енерго- і масообмінних процесів у системі ґрунт – рослина – атмосфера є аналог у вигляді електричних ланцюжків з інтерпретацією зв'язків між об'єктами системи як опору на шляху потоку субстанції (рис. 3.2).

Теплообмін між листком і повітрям проходить через поверхню листка, він визначається опором ламінарного шару повітря у міжлистковому просторі – опором примежового шару листка  $r_a$  (рис. 3.2). Зовні листок має одношаровий епідерміс (на верхньому та нижньому боці листка). Зовнішні стінки епідермісу покриті кутикулою – вологозахисним шаром. Епідерміс разом з кутикулою створює ефективний бар'єр на шляху руху води. Між верхнім і нижнім епідермісом розміщені два види рослинної тканини (зверху – палісадний (стовпчастий) мезофіл, внизу – губчастий мезофіл) та велика кількість міжклітинників. Завдяки розвинутій системі міжклітинників мезофіл має величезну поверхню, що в багато разів перевищує зовнішню поверхню листка. Вода в міжклітинниках випаровується із всіх відкритих ділянок клітин мезофілу. У більшості видів рослин на нижньому епідермісі містяться устячкові (отвори) щілини – устячки (продихи).

Під транспірацією листя розуміють перенесення водяної пари уздовж градієнта концентрації з поверхонь, що випаровують, усередині листка до зовнішньої його поверхні і далі у повітря. Випаровування з листка відбувається в двох місцях: із зовнішніх стінок клітин епідермісу і зі стінок клітин мезофілу, що виходять у міжклітинні простори, заповнені повітрям. Звідси пара рухається до поверхні листка: у першому випадку через кутикулу, долаючи кутикулярний опір  $r_{cut}$  а в другому – через продихові (устячкові) щілини, долаючи устячковий опір (рис. 3.2 а).

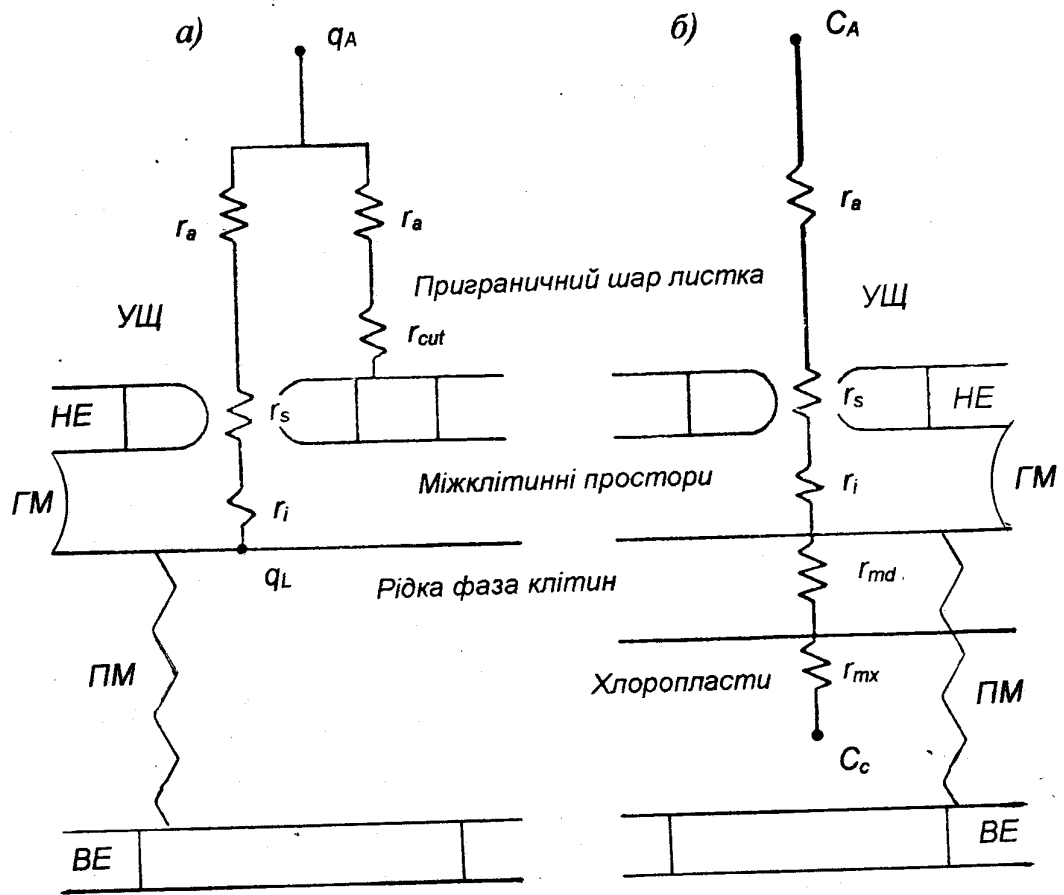


Рис.3.2. Опір на шляху потоку водяної пар(а) та вуглекислого газу (б) в системі "листок – атмосфера"

*BE* – верхній епідерміс; *HE* – нижній епідерміс; *ГМ* – губчастий мезофіл; *ПМ* – палисадний мезофіл; *УЩ* – устячко ва щілина;  $r_a$  – опір при граничного шару;  $r_{cut}$  – опір кутикули;  $r_i$  – опір міжклітинників;  $r_{md}$  – опір мезофілу;  $r_{mx}$  – опір в центрах карбоксилювання;  $r_s$  – опір устячок;  $q_A$  – питома вологість повітря між листками;  $q_L$  – питома вологість повітря в міжклітинному просторі;  $C_A$  – концентрація  $CO_2$  в повітрі між листками;  $C_c$  – концентрація  $CO_2$  в центрах карбоксилювання.

Коли устячка відкриті, роль кутикулярної транспірації мала. Оскільки шляхи руху водяної пари – через кутикулу і через устячка – паралельні, то й сумарний внутрішній опір водяній парі  $r_W$  виражається через устячковий опір  $r_s$  і кутикулярний опір  $r_{cut}$  формулою

$$\frac{1}{r_W} = \frac{1}{r_{cut}} + \frac{1}{r_s}. \quad (3.5)$$



На поверхні листка на перенесення водяної пари впливає, як і при теплообміні, опір примежового шару  $r_a$ . На шляху водяної пари опори  $r_w$  і  $r_a$  послідовні.

Інтенсивність транспірації листка визначається формулою

$$E_L = \rho_A \frac{q_L - q_A}{r_a + r_w}, \quad (3.6)$$

де  $E_L$  – інтенсивність транспірації листка, г  $\text{H}_2\text{O} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ;

$\rho_A$  – об'ємна густина повітря, г  $\cdot \text{см}^{-3}$ ;

$q_L$  і  $q_A$  – питома вологість повітря відповідно у міжклітинному просторі всередині листка і між листками, г  $\text{H}_2\text{O}/\text{г}$  повітря.

Газообмін  $\text{CO}_2$  між листком і повітрям є результатом протікання в листку процесів фотосинтезу і дихання. При фотосинтезі листок поглинає  $\text{CO}_2$  з повітря у міжлистковому просторі. Молекули  $\text{CO}_2$  рухаються через примежовий (приграничний) шар повітря над листком і через продихові (устячкові) отвори в міжклітинний простір всередині листка, де вони дифундують крізь стінки мезофільних клітин (рис. 3.2б). Цей шлях  $\text{CO}_2$  описується дифузійним рівнянням типу:

$$F_{Li} = \frac{q_{Li} - q_{Ai}}{r_i}, \quad (3.7)$$

де  $F_{Li}$  – потік  $i$ -тої субстанції між листком і повітрям, що визначає інтенсивність джерела, г  $\cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ;

$q_{Li}$  і  $q_{Ai}$  – концентрація субстанції відповідно у листку й у повітрі, г  $\cdot \text{см}^{-3}$ ;

$r_i$  – сумарний дифузійний опір на шляху  $i$ -тої субстанції, с  $\cdot \text{см}^{-1}$ .

На стінках мезофільних клітин молекули  $\text{CO}_2$  розчиняються, і подальший їхній шлях у центри карбоксилювання в хлоропластах описується законом дифузії розчинених газів у рідині і характеризується опором мезофіла  $r_{md}$ . У центрах карбоксилювання молекули  $\text{CO}_2$  вступають у біохімічний цикл фотосинтезу.

У процесі темного дихання молекули  $\text{CO}_2$  виділяються в мітохондріях, що знаходяться усередині клітини на деякій відстані від центрів карбоксилювання. Тому вони можуть дифундувати або до стінок клітин і потрапити в міжклітинний простір, або до центрів карбоксилювання в межах клітини і поглинатися в процесі фотосинтезу.

У процесі світлового дихання молекули  $\text{CO}_2$  виникають у безпосередній близькості від центрів карбоксилювання й імовірність їх дифундування в міжклітинний простір мала. Дифузійний шлях молекул  $\text{CO}_2$ , що виділяються в процесі дихання, істотно залежить від побудови і структури клітин.

Процес фотосинтезу у листку підрозділяється на два етапи: дифузія молекул  $\text{CO}_2$  з повітря до центрів карбоксилювання у клітині, що описується

законами біофізики, і біохімічний цикл фотосинтезу в хлоропластах, який описується законами фотобіології і біохімії.

Для опису дифузії молекул  $\text{CO}_2$  у листку Гаастра застосовував закон Фіка

$$\Phi_L = \frac{c_A - c_c}{r_{ac} + r_{sc} + r_{md}}, \quad (3.8)$$

де  $\Phi_L$  – інтенсивність фотосинтезу,  $\text{мг CO}_2 \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1}$ .

$c_A$  і  $c_c$  – концентрація  $\text{CO}_2$  відповідно в повітрі і в центрах карбоксилування,  $\text{мг CO}_2 \cdot \text{см}^{-3}$ ;

$r_{ac}$ ,  $r_{sc}$ ,  $r_{md}$  – дифузійні опори для молекул  $\text{CO}_2$  відповідно в приграничному шарі листка, устячках і клітинах мезофіла.

Біохімічний цикл фотосинтезу описується рівнянням Міхаеліса-Ментен

$$\Phi_L = \frac{1}{\frac{1}{\chi_{\Phi} a_{\Phi} I_{\Phi}} + \frac{r_{mx}}{c_c}}, \quad (3.9)$$

де  $a_{\Phi}$  – нахил світлової кривої фотосинтезу;

$I_{\Phi}$  – інтенсивність ФАР;

$\chi_{\Phi}$  – коефіцієнт поглинання листком ФАР;

$r_{mx}$  – ефективний опір карбоксилування.

Для оцінки залежності інтенсивності фотосинтезу від щільності світлового потоку існує багато різноманітних формул, але найчастіше фотосинтез листя описують формулою Монсі і Саєкі

$$\Phi_o^j = (\Phi_{\max} \cdot a_{\Phi} \cdot I_{\Phi}) / (\Phi_{\max} + a_{\Phi} \cdot I_{\Phi}), \quad (3.10)$$

де  $\Phi_o^j$  – інтенсивність фотосинтезу при оптимальних умовах тепло- і вологозабезпеченості в реальних умовах освітленості;

$\Phi_{\max}$  – інтенсивність фотосинтезу при світловому насиченні і нормальній концентрації  $\text{CO}_2$ ;

$a_{\Phi}$  – початковий нахил світлової кривої фотосинтезу.

Формула Росса і Біхеле поєднує залежність фотосинтезу від радіації, концентрації  $\text{CO}_2$  і від дифузійних опорів

$$\Phi_L = \frac{1}{\frac{1}{\Phi_m} + \frac{1}{\chi_{\Phi} a_{\Phi} I_{\Phi}} + \frac{r_{ac} + r_{sc} + r_m}{c_A}}, \quad (3.11)$$

де  $\Phi_m$  – потенційний фотосинтез, тобто  $\lim_{\substack{I_{\Phi} \rightarrow \infty \\ c_A \rightarrow \infty}} \Phi_L = \Phi_m$ , що залежить від

$$I_{\Phi} \rightarrow \infty$$

$$c_A \rightarrow \infty$$

температури і віку листка, а  $r_m = r_{md} + r_{mx}$ .

Вплив інших факторів зовнішнього середовища (температури, водного режиму, швидкості вітру і вологості повітря) на фотосинтез враховується побічно, в основному через дифузійні опори.

У формулі (3.11) фотобіологічна сторона фотосинтезу визначається через кут нахилу світлової кривої  $a_\phi$ . Біохімічний цикл фотосинтезу виражається через параметри  $\Phi_m$  і  $r_{mx}$ .

Процес дихання усієї рослини охоплює дихання листка, а також дихання інших органів у денний час і дихання всіх органів у нічні години доби.

Мак-Крі на підставі лабораторних експериментів запропонував розділити темнове дихання рослин на дві складові – дихання росту  $R_G$  і дихання підтримки  $R_M$ , тобто

$$R = R_G + R_M. \quad (3.12)$$

Дихання росту характеризує витрату енергії на створення нової структурної маси, причому добове дихання росту пропорційно денній сумі фотосинтезу  $\Phi$ , тобто

$$R_G = k_1 \Phi, \quad (3.13)$$

де  $k_1$  – безрозмірна постійна.

Дихання підтримки характеризує витрату енергії на підтримку життєздатності живих структур рослини, причому дихання підтримки всієї рослини  $R_M$  пропорційно масі рослини, тобто

$$R_M = m_P c / \varepsilon, \quad (3.14)$$

де  $m_P$  – суха фітомаса всієї рослини, г;

$\varepsilon$  – перехідний коефіцієнт від засвоєного вуглекислого газу до сухої фітомаси, г сухої речовини (г  $\text{CO}_2$ )<sup>-1</sup>;

$c$  – постійна величина, час<sup>-1</sup>.

### 3.3. Моделювання розподілу асимілятів і елементів мінерального живлення

Очевидно, що розподіл сухої речовини між різними органами рослини і різних хімічних сполук впливає як на урожайність сільськогосподарської культури, так і на її поживну цінність. Дослідження зазначеної проблеми викликає дуже серйозні труднощі. Дотепер немає єдиної думки про те, який з підходів до неї є найкращим чи, принаймні, задовільним.

Найбільш важливою характеристикою досліджуваного процесу є його динаміка, оскільки саме вона в остаточному підсумку (після інтегрування за

часом) визначає структуру розподілу, що спостерігається. У загальному вигляді проблема формулюється просто. Нехай  $x$  є деяка хімічна речовина, це може бути елемент, з'єднання чи група з'єднань. Тоді група з  $n$  речовин може бути позначена, як

$$x = \{x_1, x_2, \dots, x_n\} \quad (3.15)$$

Ці речовини  $x$  розміщені в елементах структури рослини  $L$  (тканинах, органах чи групах органів); усього таких елементів  $m$ , тобто

$$L = \{L_1, L_2, \dots, L_m\}. \quad (3.16)$$

Нехай  $M_{i,j}$  – маса речовини  $X=x_i$ , розміщеної в елементі  $L_j$  (параметри  $M_{i,j}$  – це змінні стану).

Тоді можна побудувати рівняння (число їх  $m \times n$ ) типу:

$$dM_{i,j}/dt = \text{функція змінних стану та інших величин}, \quad (3.17)$$

які цілком визначають досліджувану систему, у тому числі й остаточну структуру розподілу сухої речовини. Цей загальний підхід дозволяє адаптувати моделі розподілу речовини між органами і між хімічними сполуками. З біологічної точки зору найбільший інтерес представляють собою такі елементи, як вуглець і азот.

Нехай  $\Delta C_{\text{загал.}}$  – загальна кількість вуглецю, що поглинається рослиною при фотосинтезі за час  $\Delta t$ . Тоді можна записати

$$\Delta C_{\text{загал.}} = \text{втрати (дихання, старіння і т.д.)} + \Delta C_{\text{чист.}} \quad (3.18)$$

Розподіл поглиненого в «чистому» вигляді кількості вуглецю  $\Delta C_{\text{чист}}$  між органами рослини задається таким виразом

$$\Delta C_{\text{чист}} = \sum_{\text{орган}} \Delta M_{C_{\text{орган}}} \quad (3.19)$$

Головне завдання надалі – відшукати й інтерпретувати постійні рівняння (3.19), де  $\Delta M_{C_{\text{орган}}}$  означає збільшення маси вуглецю в кожному органі.

### 3.3.1. Емпіричний підхід

На найпростішому рівні в рамках цього підходу здійснюються безпосередні виміри результатів розподілу для того, щоб визначити коефіцієнти рівняння (3.19). Наприклад, якщо суха речовина розподіляється між коренем, пагоном і суцвіттям, то це рівняння набуває вигляду

$$\Delta C_{\text{чист}} = \Delta M_{C_k} + \Delta M_{C_n} + \Delta M_{C_c}. \quad (3.20)$$

Коефіцієнти розподілу  $\varphi_k$ ,  $\varphi_n$  і  $\varphi_c$  задовольняють співвідношенню типу

$$\varphi_n = \Delta M_{C_n} / \Delta C_{\text{чист}} \quad (3.21)$$

за умови

$$\varphi_k + \varphi_n + \varphi_c = 1. \quad (3.22)$$

Числові значення коефіцієнтів визначаються, як правило, експериментально.

*Ростові функції Ю.К. Росса.* Істотним кроком у розвитку математичного опису росту стали роботи Ю.К. Росса. Його система рівнянь росту послужила основою для інтенсивного розвитку динамічного моделювання продукційного процесу і стала загальновизнаною. Система диференціальних рівнянь Росса для опису росту органів рослини має вигляд:

$$\frac{DM_j}{dt} = \varepsilon_{\Phi} \sum_{i=1}^4 A_{ij} \bar{\Phi}_{ci} - \varepsilon_R \bar{R}_{cj} - V_j + M \sum_{i=1}^4 B_{ij}, \quad (3.23)$$

де  $i$  та  $j$  – органи рослини (1 – листя, 2 – стебла, 3 – корені, 4 – репродуктивні органи);

$M_j$  – суха маса органа  $j$ ;

$\varepsilon_{\Phi}$  – коефіцієнт ефективності фотосинтезу;

$\varepsilon_R$  – коефіцієнт ефективності дихання;

$\bar{\Phi}_{ci}$  – сумарний фотосинтез органа  $i$  за добу;

$\bar{R}_{cj}$  – сумарне дихання органа  $j$  за добу;

$V$  – втрати сухої фітомаси за добу внаслідок її опадів;

$M$  – сумарна суха маса рослин;

$A_{ij}$  – частка утворених за добу в  $i$ -му органі рослини "свіжих" асимілятів, які перетікають на протязі доби в  $j$ -й орган;

$B_{ij}$  – обмін "старих" асимілятів між  $i$ -м та  $j$ -м органами, віднесений до одиниці сухої фітомаси всієї рослини.

$A_{ij}$  і  $B_{ij}$  надаються у вигляді "ростових матриць". У спрощеному випадку, коли основними синтезуючими органами є листя, замість ростових матриць для періоду вегетативного росту розглядаються функції вегетативного росту  $A_j$ , а для періоду репродуктивного росту – функції репродуктивного росту або так звані функції притоку – відтоку  $B_j$ .

Рівняння росту для  $j$ -го органа тоді записується так

$$\frac{\Delta m_j}{\Delta t} = A_j \frac{\Delta M}{\Delta t} + MB_j, \quad (3.24)$$

де  $\sum A_j = 1$  то  $\sum B_j = 0$ .

Функції періоду вегетативного росту  $A_j$  визначаються за формулою

$$A_j = \frac{\Delta m_j}{\Delta t} : \frac{\Delta M}{\Delta t}. \quad (3.25)$$

та показують частку загального приросту біомаси цілої рослини, що приходить на  $j$ -й орган.

Функції періоду репродуктивного росту або так звані функції притоку - відтоку  $B_j$  знаходяться як

$$B_j = \frac{\Delta m_j}{\Delta t} M^{-1} \quad (3.26)$$

та показують загальний притік "старих" асимілятів у  $j$ -й орган, якщо  $B_j \geq 0$ , або їх відтік з  $j$ -го орган в інші органи, якщо  $B_j \leq 0$ .

Отримані за формулами (3.25) та (3.26) ростові функції ярого ячменю представлені на рис. 3.3. Ростові функції показують, коли починається і коли закінчується ріст того чи іншого органу, як проходить ріст окремих органів, коли відносний приріст маси органа буде максимальним. Як видно з рис. 3.3, функція вегетативного росту листя на початку вегетаційного періоду порівняно швидко досягла максимуму, а потім протягом 20 днів знижується до нуля – листя перестає рости, в цей час ріст стебла максимальний, починається також швидко підвищення функції росту колосся.

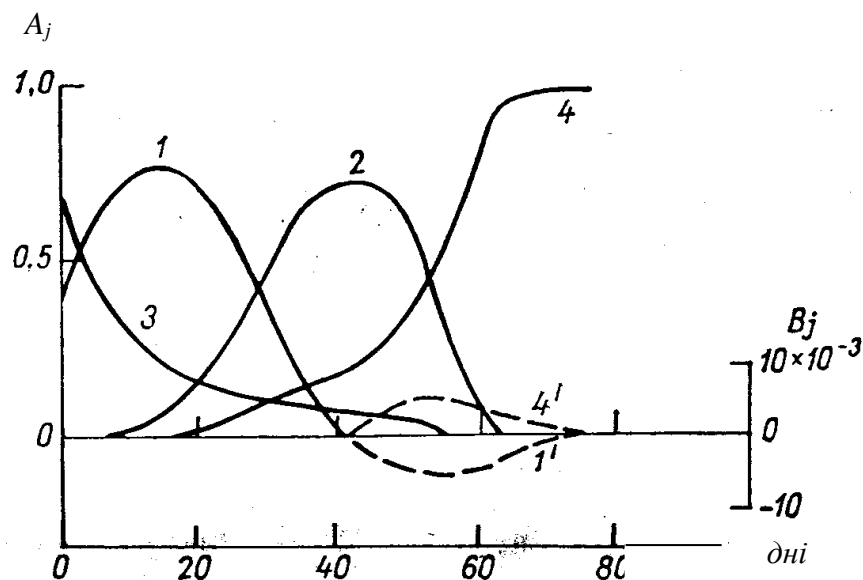


Рис. 3.3. Функції росту окремих органів ярого ячменю.

$A_j$  – функції росту  $j$ -го органу;  $B_j$  функції, які характеризують перерозподіл "старих" асимілятів в органах  $j$ : 1 – листя, 2 – стебла, 3 – коріння, 4 – репродуктивні органи,  $j=1'$ ,  $j=4'$  – криві  $B_j$ .

*Рівняння Х.Г. Тоомінга.* У роботі Х.Г. Тоомінга рівняння Ю.К. Росса трохи модифіковане. Він включив у рівняння (3.23) замість  $\Delta M/\Delta t$  добовий газовий обмін посіву і одержав таке рівняння

$$\frac{\Delta m_j}{\Delta t} = \varepsilon A_j(t) \left[ \int_t^{t+1} \int_0^{L_0(t)} (\Phi_1 - R_1) dL d\tau - \sum_{i=2}^n \bar{R}_{ci} \right] + MB_j, \quad (3.27)$$

де  $\sum_{i=2}^n R_{ci}$  – сумарне за добу дихання всіх органів, крім листя;

$t$  – тривалість світлого часу доби.

*Ростові функції Е.П. Галяміна.* Виходячи з припущення, що відтік асимілятів із  $j$ -го органа пропорційний масі живої частини  $\tilde{m}_j$  цього органа, Є.П. Галямін запропонував функцію репродуктивного росту визначати за виразом

$$b_j = \frac{\Delta m_j}{\Delta t} \cdot \frac{1}{\tilde{m}_j}, \quad (3.28)$$

де  $\tilde{m}$  – біомаса, у складі якої є компоненти, що здійснюють і регулюють обмін речовин, названа А.М. Польовим *функціонуючою біомасою*.

Згідно з роботами А.М. Польового її кількість оцінюється на основі використання універсального закону старіння біологічних систем. Для періоду активного росту рослини вся біомаса є функціонуючою, отже приріст загальної і функціонуючої біомаси однаковий

$$\frac{\Delta \tilde{m}_j}{\Delta t} = \frac{\Delta m_j}{\Delta t} \geq 0. \quad (3.29)$$

При виникненні стресових умов або при старінні рослин, коли кількість загальної біомаси знижується внаслідок переваги процесів розпаду над процесами синтезу, зміна кількості функціонуючої біомаси знаходиться за виразом

$$\frac{\Delta \tilde{m}_j}{\Delta t} = - \left( \frac{\Delta m_j}{\Delta t} \frac{1}{k_s} \right), \quad (3.30)$$

де  $k_s$  – параметр, що характеризує частку життєдіяльних структур у загальній біомасі органа.

*Рівняння О.Д. Сиротенка.* Для опису динаміки фітомаси посіву О.Д. Сиротенко запропонував наступну систему рівнянь:

$$\left. \begin{aligned} m_l^{j+1} &= m_l^j + \varepsilon_R(\alpha_l^j \Phi^j - \varphi^j R_{0l} m_l^j - \lambda_l^j m_l^j + k^j \delta_r^j m_r^j), \\ m_s^{j+1} &= m_s^j + \varepsilon_R(\alpha_s^j \Phi^j - \varphi^j R_{0s} m_s^j - \lambda_s^j m_s^j + (1 - k^j) \delta_r^j m_r^j), \\ m_r^{j+1} &= m_r^j + \varepsilon_R(\alpha_r^j \Phi^j - \varphi^j R_{0r} m_r^j - \lambda_r^j m_r^j - \delta_r^l m_r^l), \\ m_R^{j+1} &= m_R^j + \varepsilon_R(\alpha_r^j \Phi^j - \varphi^j R_{0R} m_R^j + L_R \lambda_l^j m_l^j + S_R \lambda_s^j m_s^j + r_R \lambda_r^j m_r^j), \end{aligned} \right\} (3.31)$$

де  $m_l^j, m_s^j, m_r^j, m_R^j$  – фітомаси відповідно листя, стебел, коріння та репродуктивних органів на  $j$ -ту добу;

$\alpha_l^j, \alpha_s^j, \alpha_r^j, \alpha_R^j$  – ростові функції листя, стебел, коріння і репродуктивних органів;

$\lambda_l^j, \lambda_s^j, \lambda_r^j$  – ростові функції, які визначають втрати фітомаси на опад та відтік у репродуктивні органи;

$L_R, S_R, r_R$  – коефіцієнти ( $\leq 1$ ), які показують яка частка втрат реутилізується у репродуктивних органах;

$\Phi^j$  – сумарний фотосинтез посіву за добу;

$R_{0l}, R_{0s}, R_{0r}, R_{0R}$  – коефіцієнти дихання підтримки листя, стебел, коріння та репродуктивних органів;

$\varepsilon_R = \Delta\tau / (1 + R_r)$ , де  $\Delta\tau$  – часовий крок;  $R_R$  – коефіцієнт дихання росту;

$k^j = \alpha_l^j / (\alpha_l^j + \alpha_s^j)$ ;

$\delta_r^j$  – функція, яка визначає швидкість переміщення асимілятів із підземних у надземні органи на початку весняної вегетації.

Ростові рівняння в (9.31) підпорядковуються наступним обмеженням:

$$\alpha_l^j + \alpha_s^j + \alpha_r^j + \alpha_R^j = 1$$

і

$$\alpha_p^j \geq 0 \quad p \in l, s, r, R$$

Для функції  $\delta_r^j$  характерно, що

$$\delta_r^j = \begin{cases} \delta_r^j, & \text{якщо } \omega^j \leq \omega_0, \\ 0, & \text{якщо } \omega^j > \omega_0, \end{cases}$$

де  $\omega^j$  – поточна сума ефективних температур;

$\omega_0$  – сума ефективних температур, за якої припиняється переміщення асимілятів із підземних у надземні органи на початку весняної вегетації.

Рівняння А.М. Польового. Для опису динаміки росту сухої біомаси окремих органів А.М. Польовим запропонована така система рівнянь:



$$\left. \begin{aligned} \frac{\Delta m_i^j}{\Delta t} &= \frac{\beta_i^j \Phi^j}{1 + c_{G_i}} - \frac{(\alpha_{R_i}^j c_{m_i} \varphi_R^j + \mathcal{G}_i^j) \tilde{m}_i^j}{1 + c_{G_i}}, \\ \frac{\Delta m_p^j}{\Delta t} &= \frac{\beta_p^j \Phi^j}{1 + c_{G_i}} - \frac{\left( \alpha_{R_p}^j c_{m_p} \varphi_R^j \tilde{m}_p - \sum_i^{l,s,r} \mathcal{G}_i^j \tilde{m}_i^j \right)}{1 + c_{G_i}}, \\ \frac{\Delta m_g^j}{\Delta t} &= \frac{\Delta m_{g_{\max}}^j}{\Delta t} \cdot \frac{\Delta \tilde{m}_p^j / \Delta t}{k_g + \Delta \tilde{m}_p^j / \Delta t}, \end{aligned} \right\} \quad (3.32)$$

де  $\frac{\Delta m_{i(p)}}{\Delta t}$  – приріст біомаси  $i$ -го вегетативного (репродуктивного) органа;

$\tilde{m}_{i(p)}$  – функціонуюча біомаса  $i$ -го вегетативного (репродуктивного) органа;

$\Delta m_g / \Delta t$  – приріст сухої біомаси зерна;

$\Delta m_{g_{\max}} / \Delta t$  – максимально можлива в реальних умовах швидкість приросту сухої біомаси зерна;

$\beta_i$  – ростова функція вегетативного періоду;

$\mathcal{G}_i$  – ростова функція репродуктивного періоду;

$c_G$  – коефіцієнт дихання росту;

$\alpha_R$  – онтогенетична крива дихання;

$c_m$  – коефіцієнт дихання підтримки;

$\varphi_R$  – температурна крива дихання;

$k_g$  – константа Міхаеліса-Ментен;

$i$  – органи:  $l$  – листя;  $s$  – стебла;  $r$  – корені;  $p$  – колосся.

Ростові функції за методами Ю.К. Росса та Е.П. Галяміна визначаються за експериментальними даними спостережень над приростами сухої біомаси окремих органів рослин.

### 3.3.2. Напівемпіричний підхід до визначення ростових функцій

На основі закономірностей індивідуального розвитку рослин та розглядання частинного випадку закону росту і моделювання найбільш загального процесу, що характеризує старіння живих організмів – розпаду життєдіяльних структур, А.М.Польовий запропонував напівемпіричні методи визначення функцій періоду вегетативного і репродуктивного росту.

Головним блоком прикладних динамічних моделей формування урожаю є блок росту. Параметри цього блоку визначаються по кожній культурі для конкретної території. Ця група параметрів об'єднує функції

періоду вегетативного росту  $\beta_i$  та функції періоду репродуктивного росту  $v_i$ . Функції періоду вегетативного росту визначаються як

$$\beta_i = \frac{\Delta m_i}{\sum_{l,s,r,p} \Delta M_i}, \quad i \in l, s, r, p. \quad (3.33)$$

Ростові функції вегетативного періоду показують частку сумарного приросту всієї рослини або частку "свіжих", тільки що утворених асимілятів, яка приходить на  $i$ -й орган.

Функції періоду репродуктивного росту визначаються так

$$v_i = \frac{\Delta m_i}{m_i}, \quad i \in l, s, r \quad (3.34)$$

і показують відтік (перерозподіл) асимілятів ("старих", раніше створених – запасних) із кожного  $i$ -го вегетативного органа після закінчення його росту у репродуктивні органи.

Розрахунок функцій вегетативного і репродуктивного періодів у прикладних моделях формування урожаїв полягає в тому, що динаміка біомаси із кожного органа у відносних одиницях представляється у вигляді логістичної кривої росту, яка симетрична відносно точки перегину. Схематично динаміка біомаси всіх органів рослини представлена у вигляді сім'ї кривих (рис. 3.4), точки перегину яких  $\sum t_{2i}$ ,  $i \in l, s, r, p$  збігаються з сумами температур, які дорівнюють половині всієї суми, необхідної для завершення росту кожного органа.

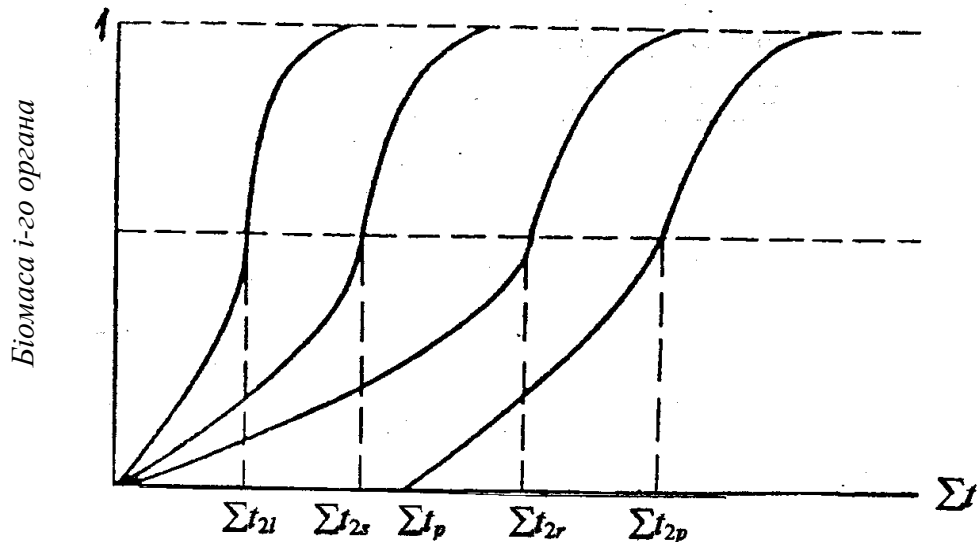


Рис. 3.4. Динаміка накопичення відносної біомаси  $\theta_i$  окремих органів рослин (схема).

$\sum t_{2l}$ ,  $\sum t_{2s}$ ,  $\sum t_{2r}$ ,  $\sum t_{2p}$  – 1/2 суми температур, яка необхідна для закінчення росту органів:  $l$  - листя;  $s$  - стебла;  $r$  - коріння;  $p$  - колосся;  $\sum t_p$  – сума температур, з накопичення якої починається ріст колоса.

Наведена на осі абсцис сума  $\sum t_p$ , представляє собою суму температур, з якої починається ріст репродуктивних органів. Якщо описати кожну криву рівнянням логістичної кривої, продиференціювати ці рівняння та помножити на коефіцієнт  $c_i$ , який характеризує частку органа в загальній біомасі під час дозрівання, то отримаємо такий вираз для визначення функцій періоду вегетативного росту:

$$\beta_i^j = \frac{\Delta\theta_i^j}{\sum_{l,s,r,p} \Delta\theta_i^j}, \quad (3.35)$$

у якому

$$\Delta\theta_i^j = \frac{c_i 4,6052 \cdot 10^{\frac{2(\sum t_{2i} - TS_2^j)}{\sum t_{2i}}}}{\sum t_{2i} \left( 1 + 10^{\frac{2(\sum t_{2i} - TS_2^j)^2}{\sum t_{2i}}} \right)}, \quad (3.36)$$

$i \in l, s, r, p$

де  $\sum t_{2i}$  – сума ефективних температур, яка дорівнює половині суми температур, необхідної для закінчення росту кожного  $i$ -го ( $l, s, r, p$ ) органа;  $TS_2$  – поточна сума температур, яка накопичується з початку вегетації культури;

$c_i$  – коефіцієнт співвідношення різних органів у рослині на час дозрівання;

$j$  – часовий крок моделі.

Перерозподіл "старих" асимілятів із листя, стебел та коріння в репродуктивні органи починається з моменту закінчення росту кожного з цих органів. Ростові функції періоду репродуктивного росту  $v_i$  для кожного вегетативного органа знаходяться за виразом:

$$v_i^j = \frac{K_S TS_1^j}{(2\sum t_{2p} - \sum t_p) - 2\sum t_{2i}}, \quad (3.37)$$

$i \in l, s, r$

де  $K_S$  – частка життєдіяльних структур у загальній біомасі кожного  $i$  – го органа;

$TS_1$  – сума ефективних температур за будь-який інтервал часу (за добу або декаду);

$\sum t_p$  – сума температур, з якої починається ріст репродуктивного органа – колосся.

Зовнішній вигляд та чисельні значення функцій періоду вегетативного росту, що описують розподіл між органами рослин знову створених "свіжих" асимілятів, а також функцій періоду репродуктивного росту, що визначають перерозподіл між вегетативними та репродуктивними органами "старих", раніше створених запасних асимілятів, визначається сумами температур, які необхідні для закінчення росту листя, стебел, коріння, початку росту колосся, настання воскової стиглості. Для визначення цих сум необхідно розрахувати дати настання фаз виходу в трубку, появи нижнього вузла соломини, колосіння, цвітіння та підрахувати середні багаторічні суми ефективних температур вище 5 °C за періоди:

- відновлення вегетації (сходи) – вихід у трубку  $\Sigma t_1$ ;
- відновлення вегетації (сходи) – колосіння  $\Sigma t_2$ ;
- відновлення вегетації (сходи) – цвітіння  $\Sigma t_3$ .
- відновлення вегетації (сходи) – воскова (повна) стиглість  $\Sigma t_4$ .

Тоді сума температур, яка визначає вигляд ростової функції будь-якого  $i$  – органу, тобто сума  $\Sigma t_{2i}$  буде становити: для листя  $(\Sigma t_{2l}) - 1/2$  суми ефективних температур за період від відновлення вегетації до колосіння; для стебел  $(\Sigma t_{2s}) - 1/2$  суми ефективних температур за період від відновлення вегетації до цвітіння; для коріння  $(\Sigma t_{2r}) = \Sigma t_{2s}$ , подібно до стебел.

Необхідно визначити суму температур  $\Sigma t_p$ , з якої починається ріст репродуктивного органа – колоса. Ця сума визначається як середня з двох сум: суми температур за період від відновлення вегетації (сходів) до виходу в трубку та суми температур за період від відновлення вегетації до колосіння:

$$\Sigma t_p = \frac{\Sigma t_1 + \Sigma t_2}{2}. \quad (3.38)$$

Положення ростової функції колосся визначається сумою температур  $\Sigma t_{2p}$ , яка знаходиться за виразом

$$\Sigma t_{2p} = \frac{\Sigma t_4 - \Sigma t_p}{2} + \Sigma t_p. \quad (3.39)$$

На рис. 3.5 приведені ростові функції ярого ячменю, отримані за допомогою напівемпіричних методів визначення функцій періоду вегетативного та репродуктивного росту. Для порівняння також наведені згладжені ростові функції, які отримані на основі експериментальних даних за методом Ю.К. Росса. Як видно із рис. 3.5, хід розрахункових ростових функцій ідентичний ходу згладжених ростових функцій, отриманих експериментально.

Визначення ростових функцій виконується на основі багаторічних матеріалів агрометеорологічних спостережень мережі гідрометеорологічних

станцій. Це дозволяє на основі стандартної агрометеорологічної інформації оцінювати географічну мінливість ростових функцій та вести їх визначення для різноманітних сільськогосподарських культур за допомогою доступних фенологічних даних.

### 3.3.3. Функціональний підхід до розподілу

Відома гіпотеза про те, що між розмірами пагона і його активністю при постачанні вуглеводами, з одного боку, і розмірами кореня і його активністю при постачанні водою і живильними речовинами, з іншого боку – існує функціональна рівновага. Формально це виражається так:

$$\begin{aligned} & (\text{маса пагона} \times \text{питома активність пагона}) \approx \\ & \approx (\text{маса кореня} \times \text{питома активність кореня}). \end{aligned} \quad (3.40)$$

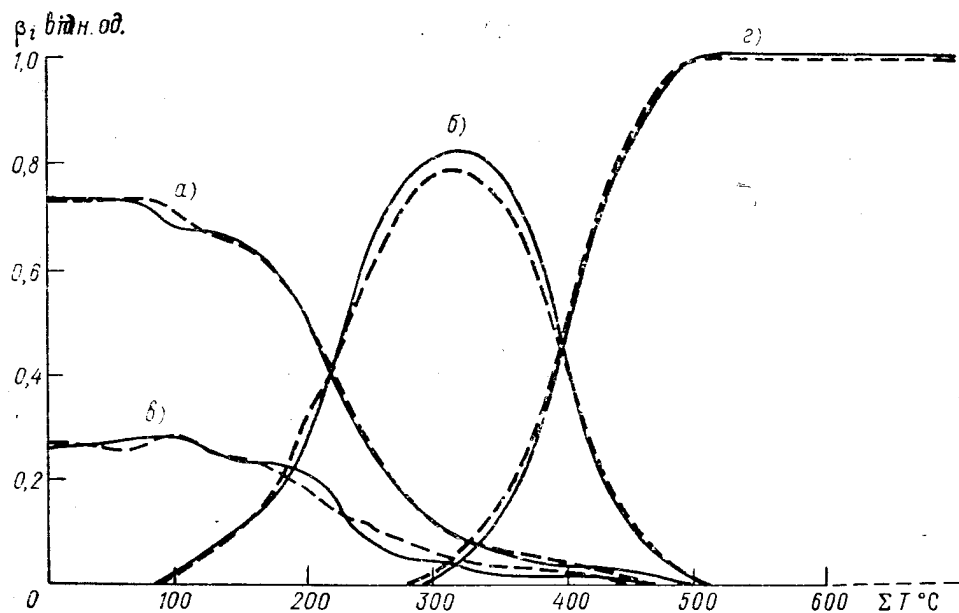


Рис. 3.5. Функції росту окремих органів ячменю, розраховані за напівемпіричним методом Польового (1) і отримані на підставі експериментальних даних за методом Росса (2). а) листя; б) стебла; в) корені; г) колосся.

Якщо маса пагона  $M_n$ , дійсна інтенсивність фотосинтезу у пагоні  $P_n$ , то питома активність пагона  $\sigma_n$  може бути знайдена за співвідношенням

$$\sigma_n = P_n / M_n. \quad (3.41)$$

Вимірюючи активність кореня в одиницях інтенсивності споживання азоту  $U_N$ , можна записати за аналогією

$$\sigma_k = U_N / M_k, \quad (3.42)$$

де  $M_k$  – маса кореня.

Співвідношення (3.40) справедливо тільки для рослин, що адаптувалися до навколишнього середовища. Якщо ж активність пагона чи кореня раптово міняється в зв'язку зі зміною, наприклад, щільності світлового потоку, який падає на пагін або температури кореня, то залежність (3.40) втрачає силу. Функціональний підхід передбачає можливість ревізії згаданого рівняння, коли того вимагає специфіка розподілу заново синтезованої сухої речовини. Однак перед цим необхідно з'ясувати, чи залишаться в силі коефіцієнти динамічного розподілу  $\varphi$ , що обчислюються за формулами (3.21) і (3.22), за умови дисбалансу рослини, що розцінюється як порушення залежності (3.40).

На рис. 3.6 показано, як досягається динамічний розподіл у системі пагін – корінь у випадку, коли, по-перше, існує обмеження на воду, яка доставляється коренем, і по-друге, прийнято допущення, що коефіцієнти  $\varphi_k$  і  $\varphi_n$  відповідають відносному вмісту води у рослині.

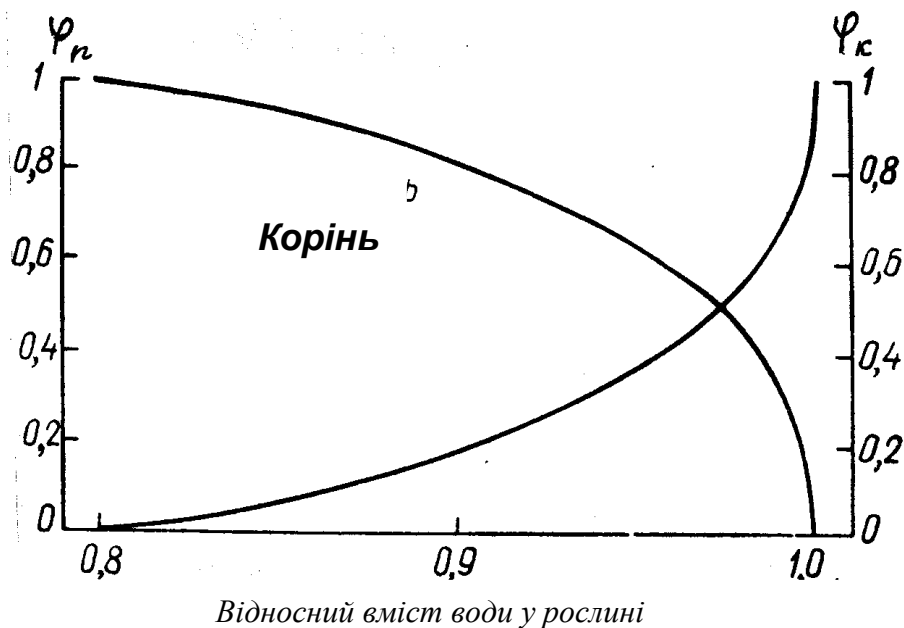


Рис. 3.6. Залежність динамічного розподілу сухої речовини у системі

пагін – корінь від відносного вмісту води у рослині.

$\varphi_n$  – доля сухої речовини, яка розподіляється у пагін;

$\varphi_k$  – доля сухої речовини, яка розподіляється у корінь.

Ясно, що концепція функціонального балансу, яка покладена в основу співвідношення (3.40), підходить для будь-якого органа, функції якого впливають на життєздатність рослини.

Для вуглецю й азоту стосовно до розподілу сухої речовини в тій же системі пагін – корінь Рейнолдс і Торнлі запропонували таке рівняння

$$\frac{\Delta M_n / M_n}{\Delta M_k / M_k} = K \left( \frac{N}{C} \right)^q, \quad (3.43)$$

де  $N$  і  $C$  – концентрація накопичених у клітинах азоту і вуглецю;

$K$  – константа;

$q$  – параметр.

Використання залежності (3.43) у моделі росту стабілізуюче впливає на відношення корінь – пагін. Останнє, у свою чергу, залежить від числового значення відношення  $N/C$  і, отже, від активності, з яким пагін і корінь засвоюють ці речовини з навколишнього середовища. Параметр  $q$  визначає чутливість, властиву згаданому відгуку.

М.О. Строганова запропонувала проводити розподіл асимілятів за метаболічним градієнтом, який створюється структурним обміном речовин. Під структурним обміном речовин розуміється обмін речовин зростаючих тканин, тому що «ріст – це новоутворення елементів структури». Метаболічний градієнт створюється в системі «донор (функціонуюча тканина – джерело асимілятів) – акцептор (зростаюча тканина – споживач асимілятів)» (source-sink) за рахунок запиту з боку споживаючої тканини. Таким чином, моделювання розподілу асимілятів при такому підході – це фактично моделювання донор-акцепторних взаємин між тканинами (і органами) у процесі росту рослини, тобто взаємин у системі «джерело – споживач».

Метаболічний градієнт вводиться як співвідношення між основними компонентами структур: вуглецем, азотом і фосфором. Відомо, що співвідношення  $C/N$  міняється в ході розвитку органа, а в органах, які закінчили ріст, воно підтримується на постійному, досягнутому до моменту завершення росту, рівні. З огляду на те, що фосфор входить до складу найважливіших компонентів рослин, таких як нуклеїнові кислоти і фосфорильовані нуклеотиди (в останніх акумулюється енергія, необхідна для росту), то в модель вводиться співвідношення  $N/P$ , що в процесі росту органа аналогічно співвідношенню  $C/N$ . Введення цих параметрів дозволяє врахувати не тільки розподіл найважливіших елементів у системі «зріла, функціонуюча тканина – зростаюча тканина», але і різний ступінь «запиту» з боку органів, які знаходяться в даний момент на різних фазах росту.

Як правило, у будь-який даний момент у рослині є декілька атрагуючі центри, що орієнтують на себе потік асимілятів. Розподільна функція розраховується як функція суми ефективних температур і ємності пулів для росту, що за інших рівних умов визначається впливом факторів зовнішнього середовища.

У феноменологічній двофондовій моделі морфогенезу і продуктивності ярової пшениці О.Д. Сиротенко розглядається, що посів складається з  $n$  однакових (середніх) рослин, де  $n$  – кількість рослин на одиниці площі посіву. Кожна рослина протягом життєвого циклу проходить ряд якісно різних етапів розвитку, зовнішнім вираженням яких служить послідовна поява вегетативних, а потім і генеративних органів. В зв'язку з цим опис процесу розвитку – це, власне кажучи, моделювання виникнення і росту кожного окремого органа – фітомера, виходячи зі стану рослини й умов зовнішнього середовища. Аналіз морфологічних змін ярової пшениці показує, що кількість фітомерів однієї рослини досить велике, але в той же час це кінцева кількість, а головне, вони можуть бути згруповані у відносно невелику кількість класів, що складаються з однойменних фітомерів. Усього для ярової пшениці виділено дев'ять класів фітомерів: зернівка, паросток, головний корінь, первинні пари коренів, вторинні пари коренів, листя, стебла, колосся (оболонки), зерна. Фітомери, що входять в один клас, однотипні з погляду правил появи і подальшого росту. Це дає можливість у моделі описувати ріст кожного фітомера.

При моделюванні прийнята концепція фондів, тобто прийнято, що усі фітомери рослини складаються зі структурної маси і фондів, а ріст фітомера – це зміна його структурної маси, що будується за рахунок фондів. Модель двофондова, тобто розглядаються фонди азоту і вуглеводів.

В основу моделювання морфогенезу пагонів злаків А.Н. Польовим покладена існуюча у злаків висока специфічність і одноманітність формування й будівлі вегетативної і репродуктивної сфери.

Формування пагона у злаків йде шляхом послідовного вичленювання на конусі наростання повторюваних метамерних утворень пагона – вузла з зачатком листка і міжвузлям, бруньки і придаткових коренів. Ці метамерні утворення, що періодично вичленяються, являють собою одиниці росту – фітомери. За рахунок самостійного автономного росту фітомерів здійснюється загальний «суглобистий» чи «ярусний» ріст пагонів злаків.

При моделюванні формування вегетативної і репродуктивної сфери злаків розглядається, як обумовлений ендегенними й екзогенними факторами процес поновлення ростових процесів насіння (проростання), розгортання зародкових фітомерів, їхнього самостійного росту і розвитку, функціонування послідовності фітомерів у їх складному корелятивному зв'язку (рис. 3.7).

Функціональна діяльність фітомера, що складається з вузла з міжвузлям, листком, брунькою і придатковими коренями, розглядається як функціонування елементарної одиниці росту і розвитку злаків.

Загальна кількість фітомерів пагона злакових складається з зародкових фітомерів і тих, що знову сформувалися. Це величина порівняно постійна для даного виду, різновиду, сорту. Послідовні фітомери, що складають пагін змінюються закономірно, відповідно до внутрішнього ритму розвитку пагона і під впливом зовнішніх факторів. Після закладення цілком визначеної кількості фітомерів у злакових настає закладення суцвіття.



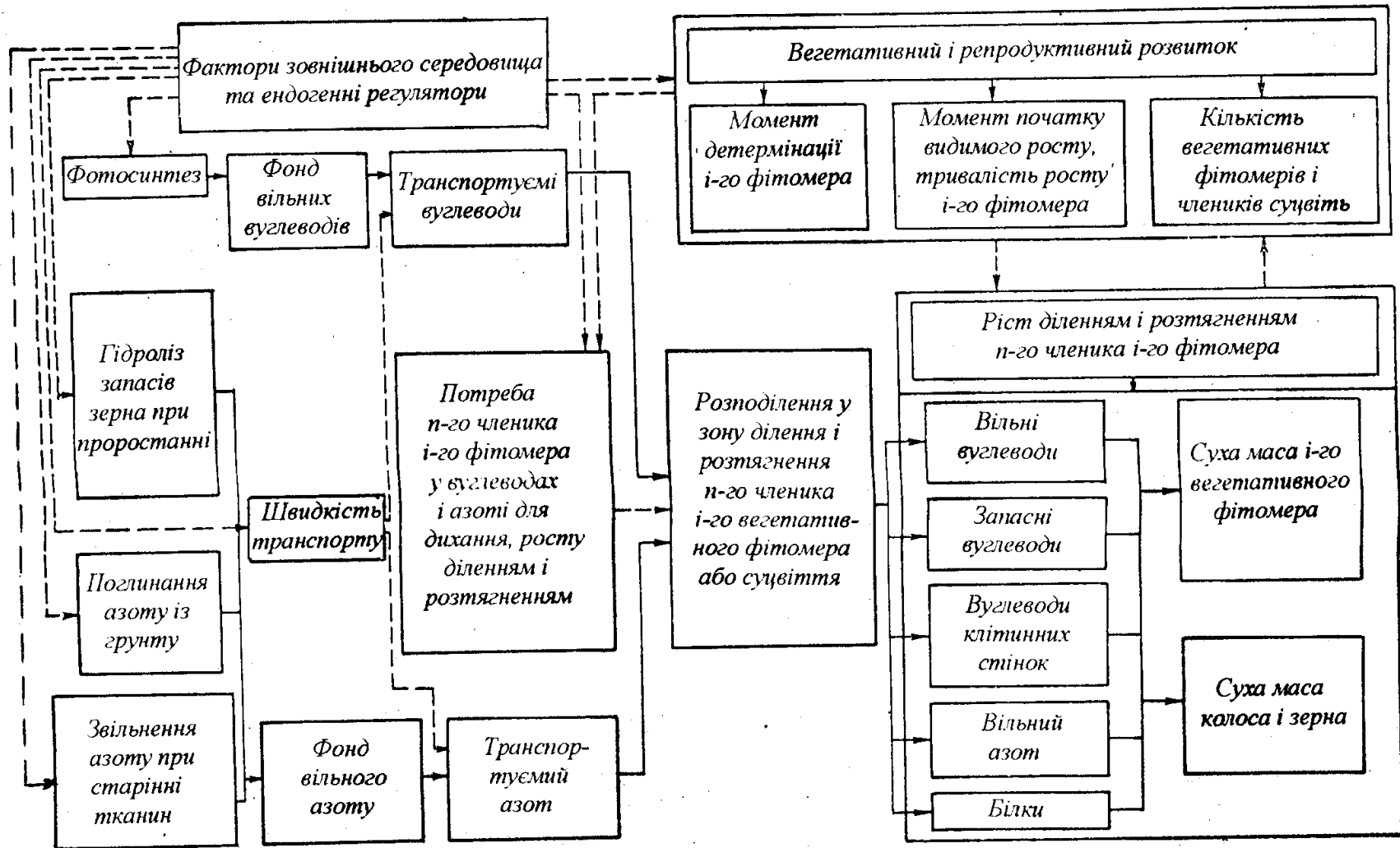


Рис. 3.7. Блок-схема моделі росту, розвитку і формування продуктивності злаків

Швидкість закладення нових фітомерів (темп формообразуючої діяльності конуса наростання) визначається тривалістю пластохронів. Пластохрон виявляється зручною і найбільш прийнятною часовою одиницею внутрішнього ритму розвитку пагона.

Концепція розподілу асимілятів за потребою передбачає врахування потреби зростаючих за рахунок ділення або розтягання тканин члеників фітомера і на цій основі – врахування потреби всього фітоміра. Під потребою розуміється запит активно зростаючих меристем і зони розтягання на одержання азоту і вуглеводів у кількостях, що забезпечують найбільш інтенсивне протікання процесів ділення і розтягання клітинок при певних умовах навколишнього середовища. Таким чином, безпосередньо оцінюється запит на асиміляти в період росту діленням і в період росту розтяганням окремих члеників і фітомера в цілому. Закономірності, що визначають процеси росту метамерів рослини, визначають закономірності організації загального метаболізму рослини. Ріст органа рослини визначається співвідношенням інтенсивності ділення клітин і їхнього розтягування.

#### **4. МОДЕЛЮВАННЯ РОСТУ РОСЛИН І ПРОЦЕСУ ФОРМУВАННЯ УРОЖАЮ ПОСІВІВ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР. РІВНЯННЯ РОСТУ.**

##### **4.1. Підходи до емпіричного опису процесів росту**

При вивченні розвитку рослинних і тваринних організмів вже протягом багатьох років використовують функції росту. Звичайно їхнє призначення – зв'язати часові ряди даних, які відносяться до росту організму чи його частини, у рамках єдиного математичного виразу. Термін «функція росту» у зв'язку з цим найчастіше означає деяку аналітичну залежність. Зокрема, функція росту, яка пов'язує в загальному вигляді суху масу речовини  $M$  і час  $t$ , записується як

$$M = f(t), \quad (4.1)$$

де  $f$  – визначений функціональний зв'язок.

Використання функцій росту звичайно має емпіричну орієнтацію: вигляд виразу  $f$  часто підбирають, виходячи з припущень, обумовлених характером фактичного експериментального матеріалу. Проте краще спробувати вибрати або побудувати таку функцію, яка б відрізнялась визначеною біологічною правдоподібністю і інтерпретуемістю параметрів, тобто відображала б фізіологічні або біохімічні механізми й обмеження, які лежать в основі досліджуваного процесу. Так, автокаталіз добре описується кривою експоненціального росту; ріст в умовах дефіциту поживних речовин – асимптотичною кривою; старіння або інші видозміни організму, які

знижують темп його росту, також добре відображаються асимптотичними функціями, зокрема рівнянням Гомпертца. Виявилось, що досить важко знайти таку аналітичну функцію, яка описувала б ріст рослини або тварини в широкому діапазоні зовнішніх умов і параметри якої були б при цьому біологічно інтерпретуємі. Саме ця обставина стимулювала розвиток моделювання рослин і тварин. Зараз уже не викликає сумнівів, що дати простий опис такої складної системи, як рослина чи тварина, практично неможливо. Тому усе більше поширення отримують моделі, які використовують дві або більше залежностей, містять багато параметрів і засновані на застосуванні різних чисельних методів і імітацій. Було б бажано саме за допомогою таких процедур отримувати конкретні залежності (4.1) кількості сухої речовини від часу. Тут, однак, розглядається декілька залежностей, які базуються на теоретичній структурі моделі, що містить гіпотези про дію фізіологічних і біохімічних механізмів. Хоча будь-яка модель на якомусь рівні є емпіричною, функції росту, які конструюються за її допомогою, виявляються корисними як при вивченні окремих органів, тканин і клітин, так і при дослідженні всього організму. Аналіз динаміки кількості сухої речовини  $M$  зручно (це стало також традиційним) починати з обговорення питання про темпи росту, тобто про похідну  $dM/dt$ . Диференціюючи вираз (4.1) за часом, отримаємо

$$\frac{dM}{dt} = g(t), \quad \text{де} \quad g(t) = \frac{df(t)}{dt}. \quad (4.2)$$

Потім виключимо із рівнянь (4.1) і (4.2) перемінну  $t$ , та отримаємо вираз

$$\frac{dM}{dt} = h(M), \quad (4.3)$$

де  $h$  – деяка функція.

Зауважимо, що рівняння (4.3) являє собою конструкцію «темпи є функція стану», де як змінна стану виступає кількість сухої речовини  $M$ . Залежність у формі рівняння (4.3) часто виявляється біологічно інтерпретуємою, як правило, у біохімічних термінах. Однак для деяких функцій росту (наприклад, для визначеного типу експонентних поліномів) аналітичний висновок залежності (4.3) з рівнянь (4.1) і (4.2) може виявитися практично недоцільним. У ряді випадків функція росту може бути записана відразу ж у вигляді рівняння типу (4.3), а іноді, як, наприклад, для рівняння Гомпертца, більш зручнішою виявляється така форма

$$\frac{dM}{dt} = u(M, t), \quad (4.4)$$

де  $u$  є функція від  $M$  і  $t$ .

Оскільки кількість сухої речовини представляє для нас великий інтерес, подальше обговорення буде стосуватися саме цього параметра, хоча ясно, що отримані результати можуть бути поширені і на такі

характеристики, як зелена маса, площа поверхні листя, сира маса і т.д. Крім того, хоча одиниці вимірювання повинні вибиратися виходячи з понять найкращого узгодження з конкретною ситуацією, у даному випадку доцільно внести визначеність: за одиницю виміру часу прийнято день, а за одиницю виміру маси – кілограм. Величина  $\frac{1}{M} \cdot \frac{dM}{dt}$ , яка має розмірність, зворотну часу, також часто зустрічається при визначенні функцій росту. На жаль, для темпу росту, заданого зазначеним образом, використовуються різні терміни: *відносний темп росту*; *питомий темп росту*; *пропорційний темп росту*. Надалі в залежності від контексту будемо вживати кожний з названих трьох термінів.

У цьому розділі дається огляд найбільш поширених рівнянь росту. Там, де це можливо, ці рівняння виводяться на основі аналізу простих моделей, звичайно шляхом інтегрування диференціального рівняння типу (4.3) або (4.4). Такий підхід полегшить інтерпретацію параметрів залежностей типу «суха маса – час». На практиці для апроксимації часових рядів росту найчастіше застосовується напівлогарифмічна шкала, але при цьому можлива така ситуація, при якій крива складної форми на такому графіку може повністю утратити свою специфіку. Щоб цього уникнути, вирішення рівнянь, буде зображуватись як у лінійному, так і в напівлогарифмічному масштабі. На рис. 4.1 схематично зображена проста двокомпонентна модель.

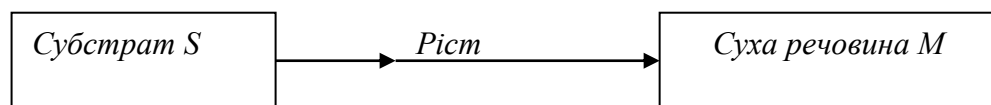


Рис. 4.1. Замкнута двокомпонентна модель росту

Система на рис 4.1 замкнута, оскільки не має ні входів, ні виходів: передбачається, що в процесі росту перетворення матеріалу першого компонента (субстрату –  $S$ ) у матеріал другого компонента (суха речовина –  $M$ ) відбувається без втрат. Різні припущення щодо залежності швидкості процесу (темпів росту) від  $M$  і  $S$  приводять до різних формалізацій.

Якщо допустити, що на розглянутому відрізку часу система не одержує з зовнішнього середовища і не втрачає ніякого матеріалу, то справедливо

$$\frac{dM}{dt} = -\frac{dS}{dt};$$

$$\frac{dM}{dt} + \frac{dS}{dt} = \frac{d}{dt}(M + S) = 0, \quad (4.5)$$

так що

$$M + S = \text{const} = M_0 + S_0 = M_f + S_f = C, \quad (4.6)$$

де  $M_0$  і  $S_0$  – вихідні значення  $M$  і  $S$  за момент  $t = 0$ ;

$M_f$  і  $S_f$  значення, до яких наближаються ці параметри при  $t \rightarrow 0$  (при допущенні, що система згодом приходить у стабільний стан);

$C$  – постійна величина.

Далі темп росту можна представити у вигляді деякої функції  $v$

$$\frac{dM}{dt} = v(M, S). \quad (4.7)$$

Оскільки з рівняння (4.6) видно, що  $S = C - M$ , шляхом підстановки  $S$  у рівняння (4.7) можна отримати

$$\frac{dM}{dt} = v(M, C - M) = h(M), \quad (4.8)$$

де  $h$  – функція тільки одної перемінної  $M$ , як і у рівнянні (4.3).

Таким чином, рішення зводиться до задачі з одною змінною стану. Тепер треба розв'язати кардинальне питання – яку функцію варто використовувати у рівнянні (4.7). Відповідь на нього визначить вигляд рівняння (4.8) і після інтегрування – вигляд самого рівняння росту, тобто залежності (4.1). Подальші висновки будуть спиратися на різні припущення щодо функції  $v$  у рівнянні (4.7), тобто на деяких цілком визначених рівняннях росту, кожне з яких можна інтерпретувати в термінах зображеної на рис. 4.1 моделі.

## 4.2. Простий експоненціальний ріст з різкою відсічкою, мономолекулярне рівняння

*Простий експоненціальний ріст з різкою відсічкою.* Прийняті допущення: кількість енергії росту пропорційно кількості сухої маси  $M$ ; механізм росту «працює» з максимальним темпом протягом усього часу, поки існує живильне середовище; процес росту необоротний і припиняється, як тільки виснажується живильне середовище. Рівняння (4.7) набуває вигляду

$$\frac{dM}{dt} = \mu M, \quad (4.9)$$

де  $\mu$  – параметр, який вже згадувався під назвою питомого чи відносного темпу росту.

Параметр  $\mu$  залежить, по-перше, від виду сухої маси  $M$ , що відповідає (у заданій пропорції) ресурсу живильного середовища і, по-друге, – від продуктивності або швидкості, з якою «працює» механізм росту. Інтегрування рівняння (4.9) дає

$$M = M_0 e^{\mu t} \quad \text{при} \quad 0 \leq t \leq t_f;$$

$$M = M_f \quad \text{при} \quad t > t_f. \quad (4.10)$$

Коли  $M = M_f$ ,  $S = 0$ , то з рівняння (4.6) виходить

$$M_f = M_0 + S_0 \quad (4.11)$$

і ріст раптово припиняється, якщо

$$t_f = \frac{\ln[(M_0 + S_0)/M_0]}{\mu}. \quad (4.12)$$

Тут приводиться результат підстановки  $t = t_f$  і  $M = M_0 + S_0$  у вираз (4.10).

Простий експоненціальний ріст, обмежений реальним ресурсом живильного середовища, графічно представлений на рис. 4.2, на якому суха речовина  $M$ , і час  $t$  надані в довільних одиницях. Криві задані виразом (4.10) при  $M_0 = 1$ ;  $M_f = 100$ ;  $\mu = 2,2$ ;  $t_f = 23,0$ .

При використанні напівлогарифмічного масштабу крива росту перетвориться в пряму лінію, тому що з виразу (4.10) виходить

$$\ln M = \ln M_0 + \mu t. \quad (4.13)$$

*Мономолекулярне рівняння.* Це рівняння описує хід простої необоротної хімічної реакції першого порядку. Прийняті допущення: кількість енергії росту незмінне і не залежить від кількості сухої маси  $M$ ; механізм росту «працює» зі швидкістю, пропорційно ресурсу живильного середовища  $S$ ; ріст необоротний. В даному випадку замість рівняння (4.9) маємо

$$\frac{dM}{dt} = kS, \quad (4.14)$$

де  $k$  – постійна величина.

Користуючись співвідношенням (4.6), зробимо підстановку в рівняння (4.14), що при значеннях  $S(f) = 0$  і  $S = M_f - M$  дає

$$\frac{dM}{dt} = k(M_f - M). \quad (4.15)$$

Інтегруємо праву і ліву частини

$$\int_{M_0}^M \frac{dM}{M_f - M} = \int_0^t k dt$$

і отримаємо

$$\ln \left( \frac{M_f - M_0}{M_f - M} \right) = kt.$$

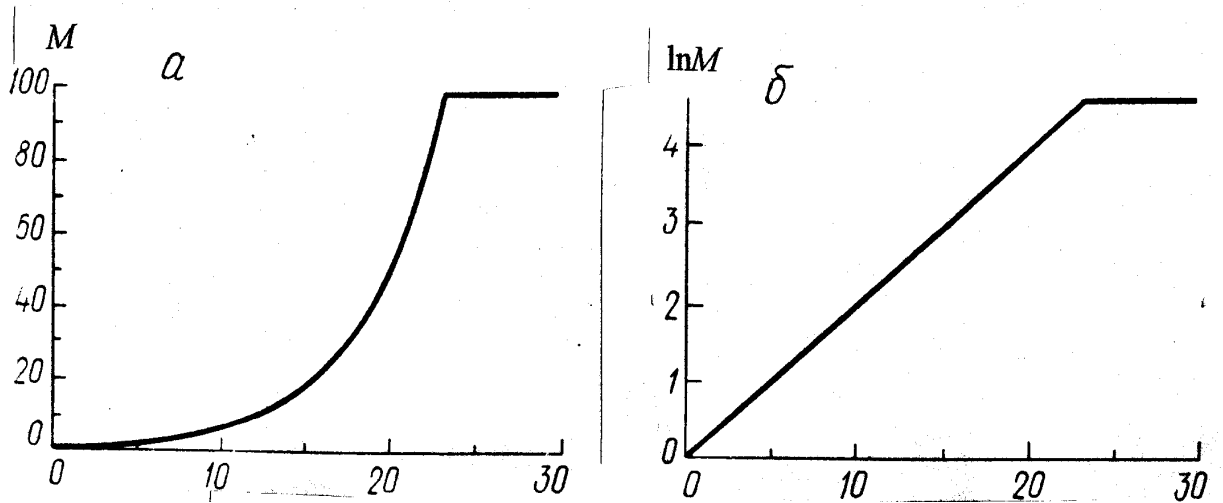


Рис. 4.2. Простий експоненціальний ріст із різким відсіканням.

Останній вираз можна записати у вигляді співвідношення

$$M = M_f - (M_f - M_0)e^{-kt}. \quad (4.16)$$

Якщо задати початкову масу  $M_0 = 0$ , то співвідношення (4.16) набуває ще більш простішої форми

$$M = M_f(1 - e^{-kt}).$$

Залежність (4.16) графічно представлена на рис. 4.3, де суха речовина  $M$  і час  $t$  подані в довільних одиницях. Криві задані співвідношенням (4.16) при  $M_0=1$ ,  $M_f = 100$ ,  $k = 0,2$ .

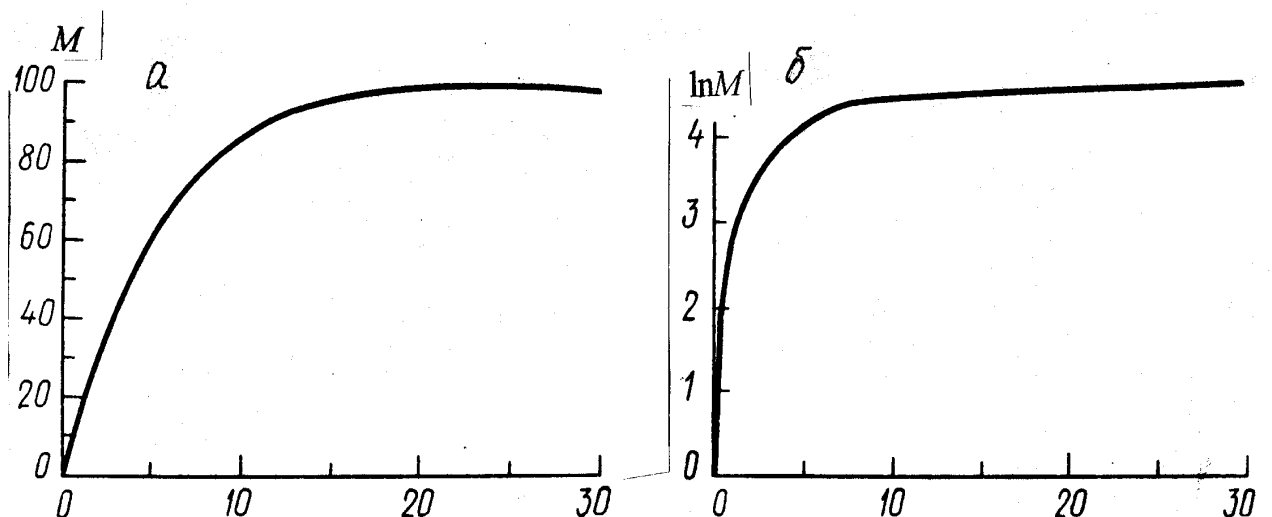


Рис. 4.3. Мономолекулярний ріст.

Темп росту безупинно падає, і крива не має точки перегину. У цьому можна переконатися, досліджуючи другу похідну

$$\frac{d^2M}{dt} = -k^2(M_f - M) = -(M_f - M_0)k^2 e^{-kt},$$

яка перетворюється в нуль тільки при  $t \rightarrow 0$  або при  $M \rightarrow M_f$ .

### 4.3. Рівняння логістичного росту і крива росту Гомпертца

*Рівняння логістичного росту.* У попередніх розділах були розглянуті дві крайні ситуації: у рівнянні (4.9) темп росту залежить тільки від енергії росту, яка пропорційна кількості сухої маси  $M$  і не залежить від ресурсу живильного середовища; у рівнянні (4.15) темп росту залежить тільки від ресурсу живильного середовища і не залежить від сухої маси. При виведенні рівняння логістичного росту робиться двояке припущення: енергія росту пропорційна сухій масі  $M$ ; механізм росту «працює» зі швидкістю пропорційною ресурсу живильного середовища  $S$ ; процес росту необоротний. Відповідно до (4.9) і (4.14) за цих умов справедливо рівняння

$$\frac{dM}{dt} = k'MS, \quad (4.17)$$

де  $k'$  — постійна величина.

Далі підставимо із (4.6)  $S = M_f - M$  і приймемо  $S_f = 0$ , тоді отримаємо

$$\frac{dM}{dt} = k'M(M_f - M). \quad (4.18)$$

Скориставшись співвідношенням

$$k' = \mu/M_f, \quad (4.19)$$

можна перейти від константи  $k'$  до уже відомого нам параметра  $\mu$ , тобто

$$\frac{dM}{dt} = \mu M \left( 1 - \frac{M}{M_f} \right). \quad (4.20)$$

Отриманий вираз із залученням методу елементарних дробів можна переписати у вигляді

$$\int_{M_0}^M \left( \frac{1}{M_f - M} + \frac{1}{M} \right) dM = \int_0^t \mu dt \quad (4.20a)$$

і потім після інтегрування й елементарних перетворень отримати



$$M = \frac{M_0 M_f e^{\mu t}}{M_f - M_0 + M_0 e^{\mu t}}. \quad (4.21)$$

Частіше логістичне рівняння записують у вигляді

$$M = \frac{M_0 M_f}{M_0 + (M_f - M_0) e^{-\mu t}}. \quad (4.22)$$

Аналіз будь-якого з двох останніх виразів показує, що при  $M_0 \ll M_f$  для малих значень  $t$  (підстановка  $M_0 = 0$  у знаменник) справедлива наближена рівність

$$M \approx M_0 e^{-\mu t}, \quad (4.23)$$

з якої випливає, що при зазначених умовах має місце експоненціальний ріст з початковим темпом, рівним  $\mu$ . Якщо  $t \rightarrow \infty$  і  $M \rightarrow M_f$ , процес росту носить асимптотичний характер. Диференціювання (4.20) дає

$$\frac{1}{\mu} \frac{d^2 M}{dt^2} = \frac{dM}{dt} \left( 1 - \frac{2M}{M_f} \right). \quad (4.20б)$$

Прирівнюючи праву частину нулю, переконуємося, що існує точка перегину при

$$M = \pm 1/2 M_f. \quad (4.24)$$

Підстановкою останнього виразу у рівняння (4.22) можна установити, що ця точка відповідає моменту часу  $t = t^*$ , де

$$t^* = \frac{1}{\mu} \ln \left( \frac{M_f - M_0}{M_0} \right). \quad (4.25)$$

Відповідна крива росту зображена на рис. 4.4, на якому суха маса  $M$  і час  $t$  – у довільних одиницях. Криві задані виразом (4.22) при  $M_0=1$ ,  $M_f=100$ ,  $\mu=0,3$ . Через  $t^*$  позначена точка перегину: відповідно до виразу (4.25)  $t^*=15,32$ . Логістичне рівняння – перше серед розглянутих тут, яке дає криву з точкою перегину.

*Крива росту Гомпертца.* При виведенні логістичного рівняння виходили з припущення, що темп автокаталітичного росту регулюється ресурсом живильного середовища у відповідності з залежністю (4.17). Рівняння ж Гомпертца виводять, виходячи з наступних припущень: ресурс живильного середовища не обмежений, так що з цієї сторони енергія росту

не зазнає впливу, енергія росту пропорційна сухій масі  $M$ , причому коефіцієнт пропорційності  $\mu$  є величина постійна.

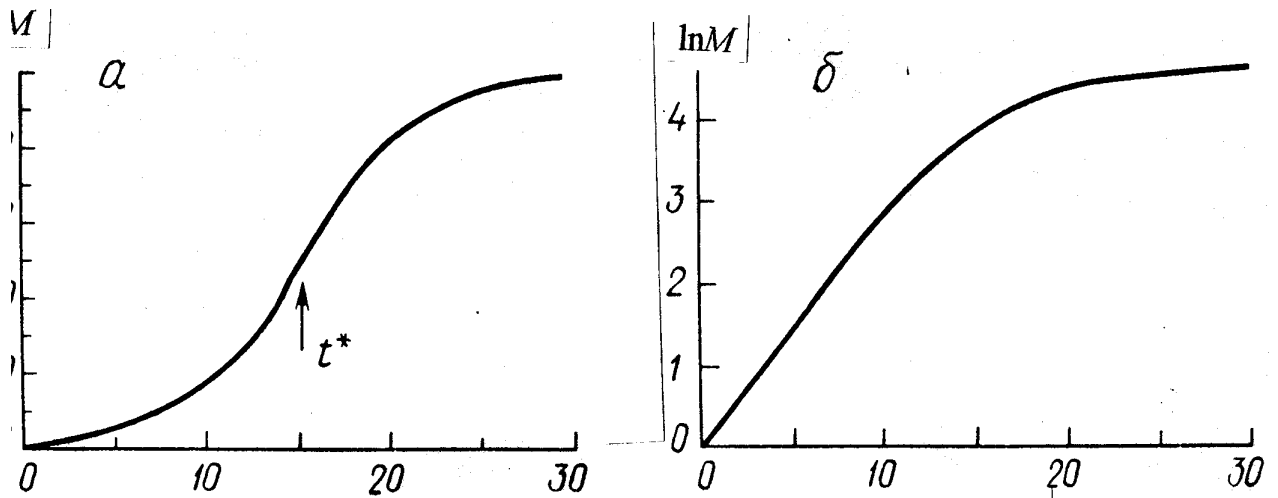


Рис. 4.4. Логістичний ріст.

Ефективність енергії росту падає згодом, причому спад цей являє собою динаміку першого порядку і відповідно носить експоненціальний характер. Причиною спаду може бути деградація (зокрема, розщеплення ферментів), старіння або розвиток і ускладнення організму. До рівняння Гомпертца приводять різні комбінації припущень. Формалізація вказаних вище умов приводить до співвідношення

$$\frac{dM}{dt} = \mu M, \quad (4.26)$$

збіжному з рівнянням (4.9), однак тепер параметр  $\mu$ , тобто питомий темп росту, уже не є постійною величиною, а змінюється за законом

$$\frac{d\mu}{dt} = -D\mu, \quad (4.27)$$

де  $D$  – додатковий параметр, що характеризує зменшення  $\mu$ . Інтегруючи рівняння (4.27), одержуємо

$$\mu = \mu_0 e^{-Dt}. \quad (4.28)$$

де  $\mu_0$  – значення параметра  $\mu$  в момент  $t = 0$ .

Підставляючи вираз (4.28) у рівняння (4.26), знаходимо

$$\frac{dM}{dt} = \mu_0 M e^{-Dt}. \quad (4.29)$$

Це – рівняння типу (4.4). Воно легко інтегрується

$$\int_{M_0}^M \frac{dM}{M} = \mu_0 \int_0^t e^{-Dt} dt \quad (4.30)$$

і в результаті дає

$$\ln\left(\frac{M}{M_0}\right) = \frac{\mu_0}{D}(1 - e^{-Dt}) \quad (4.31)$$

Останнє співвідношення можна переписати у вигляді

$$M = M_0 \exp\frac{\mu_0(1 - e^{-Dt})}{D} . \quad (4.32)$$

Для малих значень  $t$  величина  $e^{-Dt} \approx 1 - Dt$  і, отже, знову ми приходимо до експоненціального росту

$$M \approx M_0 e^{\mu_0 t} . \quad (4.33)$$

Оскільки  $t \rightarrow \infty$ , суха маса  $M$  наближається згодом до свого асимптотичного значення  $M = M_f$ , де

$$M_f = M_0 e^{\mu_0 / D} . \quad (4.34)$$

Після диференціювання рівняння (4.29), отримуємо

$$\frac{1}{\mu_0} \frac{d^2 M}{dt^2} = \frac{dM}{dt} e^{-Dt} - D M e^{-Dt} .$$

Потім прирівнюємо другу похідну до нуля з одночасною підстановкою  $dM/dt$  із рівняння (4.29) і знаходимо точку перегину, яка відповідає моменту  $t=t^*$ , де

$$t^* = \frac{1}{D} \ln\left(\frac{\mu_0}{D}\right) \quad \text{і} \quad M(t=t^*) = \frac{M_f}{e} \quad (4.35)$$

Шляхом виключення  $e^{-Dt}$  з рівняння (4.29) за допомогою співвідношення (4.31) можна прийти до стандартної форми «темп є функція стану» (див. рівняння (4.3))

$$\frac{dM}{dt} = \mu_0 M \left[ 1 - \frac{D}{\mu_0} \ln\left(\frac{M}{M_0}\right) \right] \quad (4.36)$$

Використовуючи співвідношення (4.34), можна перейти від параметра  $D$  або  $\mu_0$  до величини  $W_f$  і отримати при цьому дві часто використовувані рівнозначні форми рівняння Гомпертца

$$\frac{dM}{dt} = \mu_0 M \left[ \frac{\ln(M_f / M)}{\ln(M_f / M_0)} \right] = DM \ln \left( \frac{M_f}{M} \right) \quad (4.37)$$

Рівняння Гомпертца представлено графічно на рис. 4.5. Криві задані виразом (4.32) при  $M_0=1$ ,  $\mu_0=0,5$ ,  $D=0,1086$ ; відповідно до виразу (4.34),  $M_f=100$ . Через  $t^*$  позначена точка перегину; відповідно до виразу (4.35),  $t^*=14,07$ . Суха речовина  $M$  і час  $t$  в довільних одиницях.

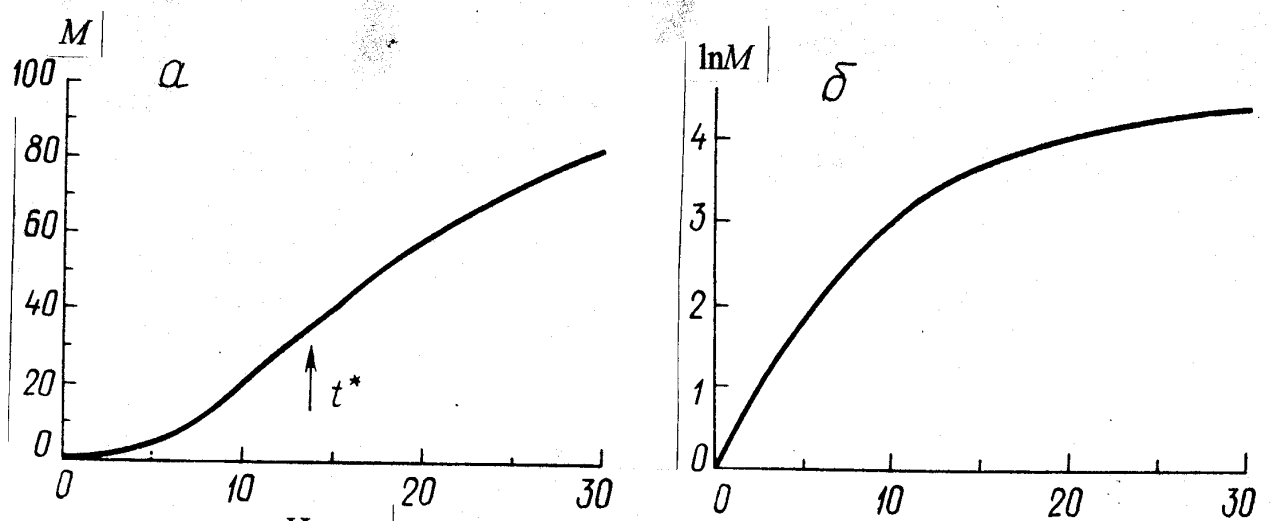


Рис. 4.5. Функція росту Гомпертца.

Так само, як і в логістичному рівнянні, тут використовуються три параметри, однак точка перегину відповідає не половині підсумкової маси як у (4.24), а масі, яка менше підсумкової в  $e$  раз (див. вираз (4.35)).

Порівняння рис. 4.4 і 4.5 показує, що при тих самих значеннях початкової і підсумкової маси і близьких значеннях часу, який відповідає точці перегину, крива Гомпертца демонструє більш швидкий ріст у початковій фазі, більш повільне наближення до асимптоти і більш протяжна лінійна ділянка на кінцях точки перегину.

#### 4.4. Рівняння росту Річардса і Чантера

*Рівняння росту Річардса.* Серед представників науки про рослини Річардс був першим, хто використовував рівняння росту, виведені фон Берталанфі для опису розвитку тварин. Хоча функцію Річардса варто розглядати як емпіричну конструкцію, вона відрізняється універсальністю,

що в ряді випадків є серйозною перевагою: при деяких значеннях додаткового параметра  $n$  функція Річардса перетворюється в одне з розглянутих вище рівнянь росту – мономолекулярне ( $n = -1$ ), логістичне ( $n = 1$ ) або Гомпертца ( $n = 0$ ). Диференціальне рівняння для функції Річардса може бути записане у вигляді

$$\frac{dM}{dt} = \frac{kM(M_f^n - M^n)}{nM_f^n}, \quad (4.38)$$

де  $k$ ,  $n$  і  $M_f$  – постійні величини, причому  $k$  і  $M_f$  – позитивні, а  $n \geq -1$ .

При  $n < -1$  рівняння втрачає фізіологічне значення, демонструючи при  $M \rightarrow 0$  безкінечний ріст.

При  $n = -1$  функція приводиться до вигляду

$$\frac{dM}{dt} = k(M_f - M), \quad (4.38a)$$

ідентичному мономолекулярному рівнянню (4.15). При  $n = 1$  вона перетвориться в таку формулу

$$\frac{dM}{dt} = kM \left( 1 - \frac{M}{M_f} \right), \quad (4.38b)$$

яка при заміні  $k$  на  $\mu$  перетвориться в логістичне рівняння (4.20). І, нарешті, при  $n = 0$ , скориставшись розкладанням  $M_f^n$  і  $M^n$  у логарифмічний ряд вигляду

$$x^n = e^{n \ln x} = 1 + n \ln x + \frac{1}{2!} (n \ln x)^2 + \dots,$$

Тоді легко показати, що

$$\frac{dM}{dt} = kM \ln \left( \frac{M_f}{M} \right),$$

тобто функція Річардса переходить у рівняння Гомпертца (4.37) за умови заміни  $k$  на  $D$ .

Рівняння (4.38) можна переписати у вигляді

$$n \int_{M_0}^M \left( \frac{1}{M} + \frac{M^{n-1}}{M_f^n - M^n} \right) dM = \int_0^t k dt \quad (4.39)$$

і після інтегрування отримати

$$M_0^n M_f^n = M^n [M_0^n + (M_f^n - M_0^n) e^{-kt}],$$

що еквівалентно

$$M = \frac{M_0 M_f}{[M_0^n + (M_f^n - M_0^n) e^{-kt}]^{1/n}}. \quad (4.40)$$

При  $t = 0$ ,  $M = M_0$ , а при  $t \rightarrow \infty$ ,  $M \rightarrow M_f$ . Щоб знайти точку перегину, якщо така існує, рівняння (4.38) необхідно продиференціювати

$$\frac{d^2 M}{dt^2} = \frac{k}{n M_f^n} \frac{dM}{dt} [M_f^n - (n+1) M^n]$$

і прирівняти другу похідну нулю. В результаті виявляється, що перегин має місце в момент  $t = t^*$ , коли  $dM/dt = 0$  або

$$M(t = t^*) = M_f \left( \frac{1}{n+1} \right)^{1/n}. \quad (4.41)$$

Проведемо підставлення  $M = M(t = t^*)$  у рівнянні (4.41) і  $t = t^*$  у рівнянні (4.40) та знайдемо вираз для моменту перегину

$$t^* = \frac{1}{k} \ln \left( \frac{M_f^n - M_0^n}{n M_0^n} \right). \quad (4.42)$$

Сімейство кривих, яке утвориться при різних фіксованих значеннях параметра  $n$ , представлене на рис. 4.6, де суха маса  $M$  і час  $t$  подані в довільних одиницях. Криві задані виразом (4.40) при  $M = 1$ ,  $M_f = 100$ ,  $k = 0,2$  для шести значень параметра  $n$ . Через  $N$  позначена крива мономолекулярного росту ( $n = -1$ , див. рис. 4.3), через  $G$  – крива Гомпертца ( $n = 0$ , див. рис. 4.5), а через  $L$  – логістична крива ( $n = 1$ , див. рис. 4.4). Точки перегину на рис. 4.6а зазначені суцільними кружками функції (4.41) і (4.42).

На відміну від кривих Гомпертца і логістичної кривої тут точка перегину може відповідати будь-якій частці сумарної сухої маси (4.41). При цьому підрозумівається, що  $n$  змінюється в межах  $-1 < n < \infty$ .

*Рівняння росту Чантера.* Функція Чантера являє собою гібрид рівнянь Гомпертца і логістичного, і параметри її інтерпретуються аналогічним образом. За аналогією з рівняннями (4.20) і (4.29) можна побудувати функцію

$$\frac{dM}{dt} = \mu M \left( 1 - \frac{M}{B} \right) e^{-Dt}, \quad (4.43)$$

у якій  $\mu$ ,  $B$  і  $D$  – постійні величини.

Таким чином, у рівнянні (4.43) питомий темп росту  $(1/M) \cdot (dM/dt)$  регулюється двома факторами: по-перше, параметром  $(1 - M/B)$ , що лінійно пов'язаний з ресурсом живильного середовища і, по-друге, параметром  $e^{-Dt}$ , який пов'язаний з часом і може бути інтерпретований як ускладнення, розвиток або старіння аналогічно рівнянню Гомпертца (4.29). В результаті інтегрування рівняння (4.43) можна отримати

$$M = \frac{M_0 B}{M_0 + (B - M_0) \exp\{-[\mu(1 - e^{-Dt})/D]\}}. \quad (4.44)$$

Цей вираз подібний, але не ідентичний функції Річардса (4.40). Всім чотирьом параметрам  $M_0$ ,  $B$ ,  $\mu$ , і  $D$ , які тут використовуються, може бути надана біологічна інтерпретація.

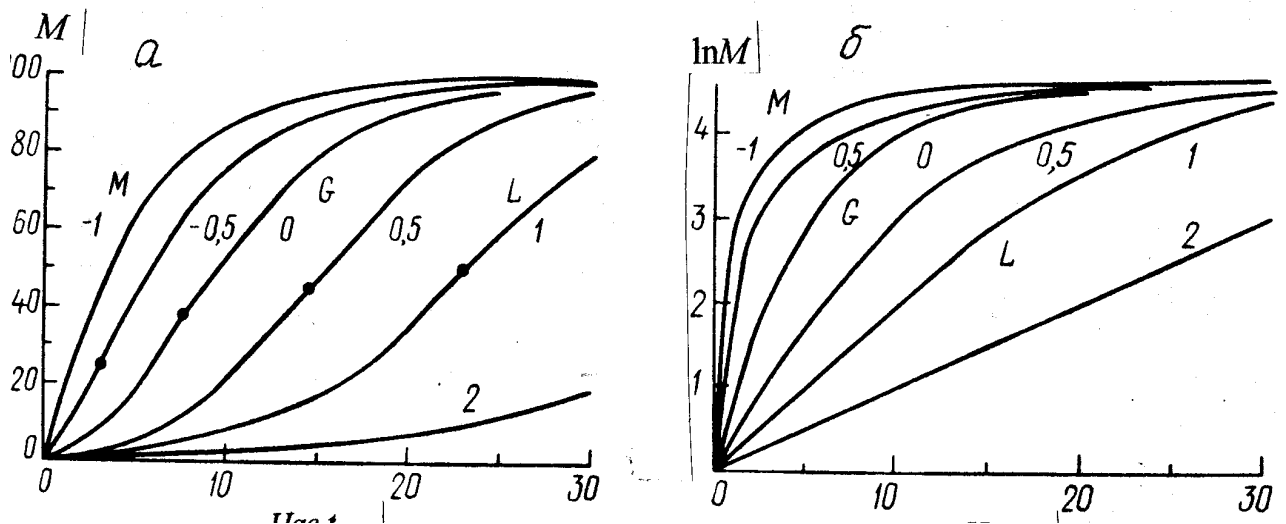


Рис. 4.6. Функція росту Річардса.

В момент часу  $t = 0$  початкова маса може бути задана як  $M = M_0$ . Однак підсумкова маса, визначена при  $t \rightarrow \infty$ , виражається більш складною залежністю

$$M_f = \frac{M_0 B}{M_0 + (B - M_0) e^{-\mu/D}}. \quad (4.45)$$

Слід зазначити, що підсумкову масу  $M_f$  можна визначити через доступність живильного середовища  $B$ , через показник ускладнення  $D$  або шляхом використання комбінації цих двох параметрів. Наприклад, приймаючи

$$M_L = B \quad \text{і} \quad M_G = M_0 e^{\mu/D} \quad (4.46)$$

для обмеження підсумкової маси, яка була б розрахована за допомогою тільки логістичного рівняння або тільки функції Гомпертца, рівняння (4.45) можна записати у вигляді

$$M_f = \frac{M_L M_G}{M_L + M_G - M_0}. \quad (4.47)$$

Іншими словами, підсумкова маса, відповідно до цієї залежності приймає значення, яке завжди нижче, ніж  $M_L$  і  $M_G$ , хоча може наближатися до зазначених меж як завгодно близько.

За виразом (4.45) можна знайти

$$B = \frac{M_f M_0 (e^{\mu/D} - 1)}{M_0 e^{\mu/D} - M_f} \quad (4.48)$$

і, підставляючи отриману формулу в (4.44), виразити функцію росту через уже знайомі параметри  $M_0$ ,  $M_f$ ,  $\mu$  і  $D$ .

Розв'язуючи рівняння (4.44) відносно  $e^{-Dt}$  і потім, замінюючи в (4.43)  $e^{-Dt}$  на отриманий результат, можна побудувати функцію стану, права частина якої не містить перемінної часу, див. рівняння (4.3) і (4.4)

$$\frac{dM}{dt} = \mu M \left( \frac{B - M}{B} \right) \left\{ 1 - \frac{D}{\mu} \ln \left[ \left( \frac{M}{B - M} \right) \left( \frac{B - M_0}{M_0} \right) \right] \right\}. \quad (4.49)$$

Якщо параметр  $D \rightarrow 0$  – це є відсутність старіння, то функції (4.44) і (4.49) стають ідентичними логістичним рівнянням (4.22) і (4.20); якщо ж  $B \rightarrow \infty$ , тобто – не має обмежень на ресурс живильного середовища, то ті ж функції перетворяться у рівняння Гомпертца (4.32) і (4.36).

Диференціювання функцій (4.43) і (4.49) з метою визначення точки перегину кривої росту приводить до рівняння, яке може бути розв'язане тільки чисельними методами для моменту часу перегину ( $t = t^*$ ) або для значення сухої маси, що відповідає моменту перегину.

Сімейство кривих, описаних рівнянням (4.44), представлено графічно на рис. 4.7. Суха маса  $M$  і час  $t$  подані в довільних одиницях. Щоб їх побудувати, треба було зафіксувати значення початкової і підсумкової маси  $M_0$  і  $M_f$ , а також значення питомого темпу росту, тобто параметра  $\mu$ . Криві задані співвідношенням (4.44) при  $M_0=1$ ,  $M_f=100$ ,  $\mu = 0,5$  для трьох значень параметра  $D$ . Через  $L$  позначена логістична крива ( $D \rightarrow 0$ ), через  $G$  – крива Гомпертца ( $D \rightarrow \mu / [\ln(M_f / M_0)] = 1086$ ); проміжна крива будувалася для значення  $D = 0,05$ . Значення перемінної  $B$  у виразі (4.44) визначалось за допомогою рівняння (4.48). Всім наведеним кривим відповідали однакові значення початкової і кінцевої сухої маси, а також темпу росту. Для кожного значення параметра  $D$ , що включаються до розглядання за допомогою



рівняння (4.48) враховувалось відповідне значення параметра  $B$ , яке потім підставлялося у рівняння (4.44) для визначення величини  $M(t)$ . Для даних значень  $M_0$ ,  $M_f$  і  $\mu$  параметр  $D$  може лежати в межах

$$0 \leq D \leq \mu / [\ln(M_f / M_0)], \quad (4.50)$$

причому верхня межа встановлюється шляхом устремління до нуля знаменника в рівнянні (4.48), що перетворює  $B$  в нескінченність. Вибираючи значення для  $D$  із зазначеного числового інтервалу, можна будувати сімейство кривих, що обмежено праворуч і ліворуч відповідно кривими Гомпертца і логістичної кривої. Всі криві сімейства мають ті самі значення початкової і підсумкової сухої маси, а також рівний для всіх початковий питомий темп росту. Точка перегину в міру збільшення  $D$  зміщається у бік великих значень часу.

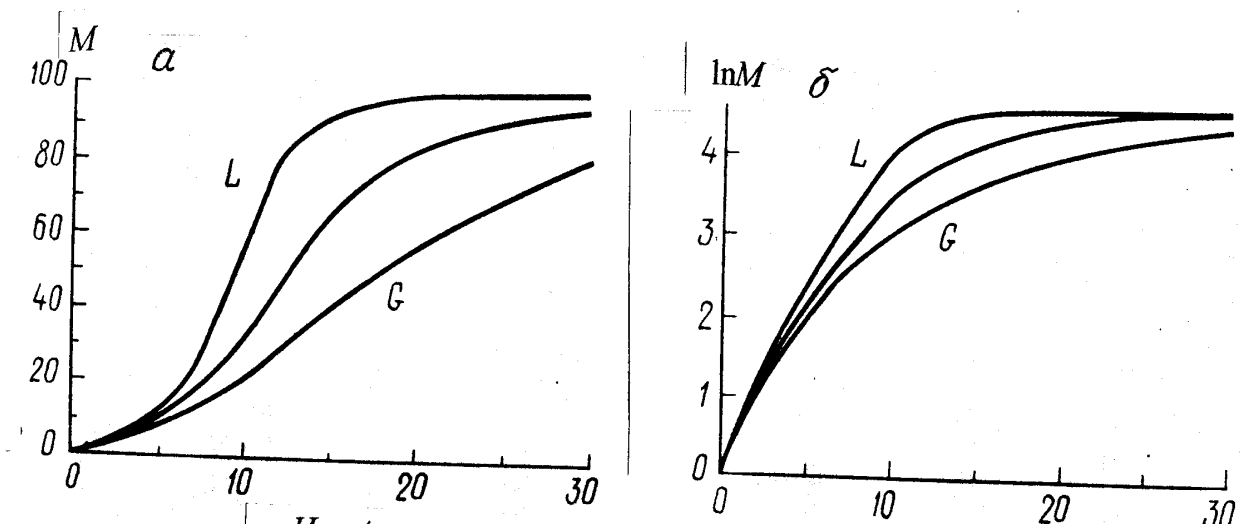


Рис. 4.7. Функція росту Чантера.

#### 4.5. Експоненціальні поліноми

На противагу розглянутим вище шістьом функціям росту, що виводяться з відносно простих посилок (відносини між фіксованими станами використовуються як функціональна основа), клас функцій, відомих за назвою експоненціальних поліномів, є чисто емпіричним і, як правило, не піддається фізіологічній інтерпретації. Рівняння цього класу записуються у вигляді

$$M = \exp(a_0 + a_1 t + a_2 t^2 + a_3 t^3 + \dots) \quad (4.51)$$

де  $a_0, a_1, \dots$  – постійні коефіцієнти.

Після логарифмування вираз (4.51), приймає вигляд

$$\ln M = a_0 + a_1 t + a_2 t^2 + a_3 t^3 + \dots \quad (4.52)$$

Похідна від кожної з двох останніх функцій

$$\frac{dM}{dt} = (a_1 + 2a_2 t + 3a_3 t^2 + \dots) \exp(a_0 + a_1 t + a_2 t^2 + \dots) \quad (4.53)$$

може бути представлена як

$$\frac{1}{M} \frac{dM}{dt} = (a_1 + 2a_2 t + 3a_3 t^2 + \dots). \quad (4.54)$$

Справедливо також

$$\frac{d^2 M}{dt^2} = M[(2a_2 + 6a_3 t + \dots) + (a_1 + 2a_2 t + 3a_3 t^2 + \dots)^2]. \quad (4.55)$$

Вихідна суха маса при цьому складає

$$M_0 = M(t=0) = \exp a_0, \quad (4.56)$$

а підсумкова суха маса  $M(t \rightarrow \infty)$  дорівнює нескінченності або нулю. Момент перегину  $t^*$  визначається з рівняння (4.55)

$$0 = 2a_2 + 6a_3 t + \dots + (a_1 + 2a_2 t + \dots)^2. \quad (4.57)$$

Момент часу, при якому досягається максимум сухої маси, визначається з рівняння (4.53)

$$0 = a_1 + 2a_2 t + 3a_3 t^2 + \dots, \quad (4.58)$$

а значення цього максимуму – шляхом зворотної підстановки отриманого результату у рівняння (4.51).

На відміну від розглянутих раніше функцій рівняння (4.51) легко підігнати до результатів експерименту, користуючись існуючими методами обробки статистичних даних, причому для вирішення такої задачі на ПЕОМ уже написано ряд обчислювальних програм. При цьому ступінь полінома доцільно обмежувати квадратом, тобто  $a_3 = a_4 = \dots = 0$ , тому що в протилежному випадку виникає імовірність помилкових відгуків і інших помилкових рішень.

Для квадратичних поліномів існує наступний простий і швидкий метод рішення, за допомогою якого можна отримувати наближені оцінки трьох параметрів  $a_0$ ,  $a_1$  і  $a_2$ . З виразу (4.52) визначається  $a_0$

$$a_0 = \ln M_0, \quad (4.59)$$

а з (4.54) визначається вихідний питомий темп росту  $a_1$

$$a_1 = \frac{1}{M} \frac{dM}{dt}(t=0). \quad (4.60)$$

Помітимо, що параметр  $a_1$  може бути також визначений геометрично як нахил кривої на графіку функції (4.52), якщо цей графік виконаний у напівлогарифмічному масштабі. Далі, за допомогою рівняння (4.58) знаходять момент часу  $t_m$ , який відповідає максимуму сухої маси:

$$t_m = -\frac{a_1}{2a_2}, \quad (4.61)$$

а потім підстановкою у вираз (4.51) і власне максимальне значення  $W_m$ . Тепер можна записати

$$M_m = M_0 \exp(-a_1^2 / 4a_2), \quad (4.62)$$

відкіля

$$a_2 = -\left(\frac{a_1^2}{4}\right) / \ln\left(\frac{M_m}{M_0}\right). \quad (4.63)$$

Таким чином, отримані шукані оцінки всіх трьох параметрів –  $a_0$ ,  $a_1$  і  $a_2$ . Моменти перегину  $t^*$  (див. рівняння (4.57)) розташовуються симетрично моменту часу, що відповідає максимуму сухої маси:

$$t^* = -\frac{a_1}{2a_2} \pm \frac{1}{(-2a_2)^{1/2}}. \quad (4.64)$$

Типова експоненціально-квадратична крива зображена на рис. 4.8, де криві задані рівняннями (4.51) і (4.52) при  $a_0 = 0$ ;  $a_1 = 0,5$ ;  $a_2 = -0,0136$ ;  $a_3 = a_4 = \dots = 0$ , так що  $M_0 = 1$ , а максимальна суха маса (функція 4.62)  $M_m = 100$ .

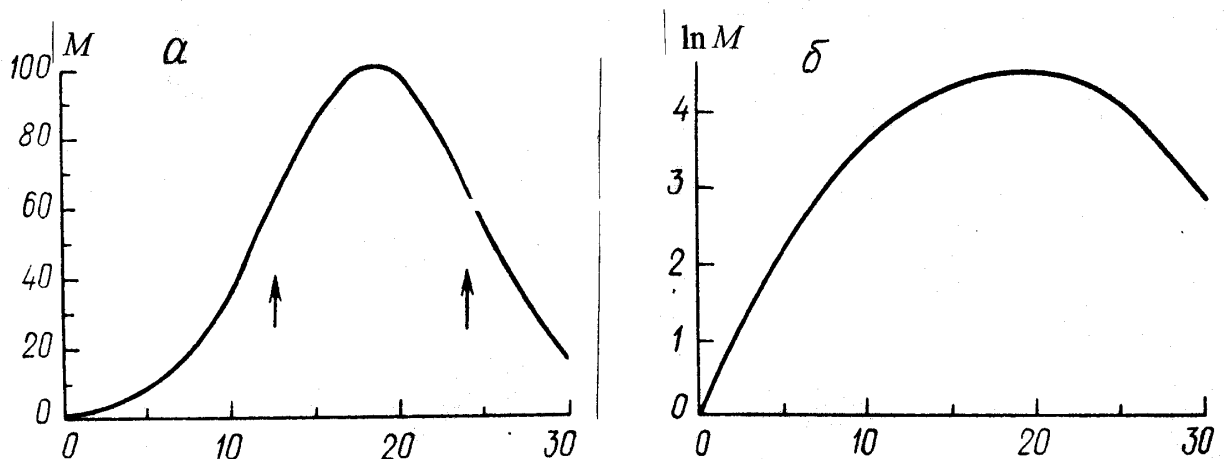


Рис. 4.8. Експоненціально-квадратична функція росту.

Суша речовина  $M$  і час  $t$  дані в довільних одиницях. Стрілочками на рис. 4.8а позначені моменти часу, що відповідають точкам перегину функції (4.64).

Ясно, що ця крива, не може описувати поведження органа чи організму, для яких характерний асимптотичний (з ненульовою асимптотою) ріст або збільшення сухої маси. Вона може досить адекватно описувати процес тільки до точки максимуму.

## 5. ПОГОДА І ШКІДНИКИ, ХВОРОБИ РОСЛИН

### 5.1 Вплив факторів зовнішнього середовища на розвиток і розмноження шкідників рослин

Один із самих небезпечних шкідників овочевих, просапних культур, багаторічних трав і пасовищ – *луговий метелик*. Він теплолюбний, тому основний ареал його шкідливості розташований на півдні нашої країни – у степових і лісостепових районах, у більш північних регіонах інтенсивні підйоми його чисельності спостерігаються лише в роки з теплим вегетаційним сезоном. Луговий метелик холодостійкий, під час зимівлі його гусениці виносять температуру до  $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ , у зв'язку з цим він широко розповсюджений не тільки в Європейській, але й в Азіатській частинах країн СНГ. Метелик – гігрофіл і при високій вологозабезпеченості середовища здатний швидко збільшувати щільність популяцій і площі їхнього розселення.

Основним фактором динаміки чисельності лугового метелика є його плідність, яка знаходиться в тісній залежності від рівня температури і вологості. Встановлено Л.А. Макаровою, Г.М. Дороніною, що виліт метеликів перезимованого покоління лугового метелика починається при прогріванні повітря до  $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ , а масовий літ – при встановленні температур біля  $17\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Цей зв'язок просліджується лише при достатній вологості середовища ( $\text{ГТК} > 0,9$ ) в період лялькування гусениць, що перезимували причому, в окремі роки інтенсивний літ метеликів починається навіть на 10–15 днів раніше зазначених термінів. В умовах посушливої весни ( $\text{ГТК} < 0,6$ ) метелики перезимованого покоління з'являються пізніше стійкого переходу температури повітря через  $17\text{ }^{\circ}\text{C}$  на 10–15 днів і більше.

Терміни масового льоту його перезимованого покоління залежать не тільки від ГТК періоду лялькування, але і від вологозабезпеченості середовища під час зниження температури повітря до  $12\text{ }^{\circ}\text{C}$  (поріг розвитку виду) восени попереднього року і від висоти снігового покриву в лютому – березні.

Виділено три періоди формування плідності лугового метелика. Перший період – *живлення гусениць*. У цей час відбувається ріст жирової тканини і нагромадження жирових резервів, від запасу яких залежить майбутня плідність самок. Найбільша вгодованість гусениць і наступна висока плідність метеликів спостерігаються при середній добовій температурі 19...22 °С. При температурі нижче 19 °С частина гусениць сповільнює розвиток, йде в діапаузу і реактивується, як правило, лише навесні наступного року.

При середній добовій температурі вище 25 °С, коли повітря в травостой прогрівається вдень до 30...35 °С і більше, знижується активність живлення шкідника, він мігрує в пошуках оптимальних умов мікроклімату, що неминуче призводить до зниження плідності метелика і його наступної чисельності.

Другий період – *лялькування гусениць*. Оптимальні умови для проходження стадії лялечки створюються при ГТК = 0,9...1,9; несприятливі – при ГТК < 0,9 і > 2, екстремальні – при ГТК < 0,5 і > 2,5.

Реалізація *потенційної плідності лугового метелика* найбільш повно здійснюється при температурі 20...25 °С і ГТК періоду масового льоту метеликів > 0,9. За таких умов у розмноженні бере участь не менше 70 % самок. Яйцекладка починається через 4–6 днів після їхнього вильоту, а фактична плідність складає в середньому 150–250 яєць на одну особину. При несприятливій тепло- і вологозабезпеченості середовища скорочується кількість самок, які відкладають яйця (при ГТК = 0,6...0,8 до 40–50%, при ГТК < 0,5 до 10–20 %). Період їхнього дозрівання затягується до 15–20 днів, а один метелик здатний відкласти не більш 50 яєць.

При температурі нижче 17 °С відзначається майже повна безплідність самок і різке скорочення чисельності популяції.

*Стеблова совка* пошкоджує колоскові хліба – пшеницю, жито, ячмінь, овес. Літ метеликів стеблової совки буває в другій половині літа. Метелики мають білувато-жовті передні крила з більш світлою смужкою посередині їх; вони відкладають яєчка на падалицю зернових хлібів та диких злаків (вівсюг, пирій, мишій тощо), під піхву листка, ланцюжком в один або два ряди. На одній рослині їх буває до десятка, а інколи й кілька десятків. Яєчка перезимовують; власне кажучи, в них перезимовують маленькі гусінь, що розвиваються ще восени, але до весни залишаються в яйцевій оболонці.

Напровесні, у квітні гусінь вилазить з яйцевих оболонок, вгризається в стеблинки молодих сходів і виїдають середину. Пошкоджені рослини всихають, а гусінь переходить з них до інших рослин. Пошкоджене поле, де загинули сходи, вкривається плямами, які поступово заростають бур'янами.

На більш розвинених посівах присутність шкідника можна помітити по засохлих вершках. Коли до таких рослин придивитись, то на стеблах легко побачити вигризені гусінню дірочки. До того ж такі рослини часто і колос викидають лише наполовину, бо вершок його з'їдений гусінню, що жила в стеблі. Доросла гусінь жовто-зеленого кольору, з чотирма темними смужками вздовж спини. Гусінь по закінченні розвитку залазить у землю і у

верхньому її шарі заляльковується, а з липня починається політ метеликів, який триває біля місяця.

Під час польоту метеликів для знищення ячок, які вони відкладають, проводять культивуацію парів, а на просапних виполнують у міжряддях бур'яни, зокрема злакові. З цією ж метою зараз після збирання хлібів знищують стерню, а поля з під просапних глибоко орють на зяб. Коли поля, дуже пошкоджені совкою доводиться пересівати, то для цього треба використовувати пізні ярі культури – просо або кукурудзу, що мало пошкоджується гусінню.

*Зернова совка* пошкоджує колоскові зернові культури – пшеницю, жито, ячмінь. Метелики з біло-коричневими крилами, з чорною короткою рисою біля основи крила та з світлими круглою і ниркоподібною плямами з темними обвідками посередині; літають ночами протягом майже цілого літа; масовий літ зернової совки буває під час колосіння, цвітіння і наливання зернових хлібів. Ячка метелики кладуть на колоскові луски, на ніжки колосків і на спідній бік листя. Гусінь зразу ж після появи вгризається в зерно через пухнастий вершок або прогризаючи колоскові луски. Спочатку вона живе всередині зерна, потім тримається між плівками колосків, де через захисне забарвлення її важко заперимітити. Пізніше вона вдень ховається в піхву листка; розщепину піхви вона заплітає павутинням, так що утворюється трубочка, в якій сидить протягом цілого дня часто по кілька гусениць. Надвечір вони вилазять на колосся і виїдають зерна.

Молоденька гусінь виїдає зерно вдовж; вихідна дірочка міститься на товстішому кінці зернини, причому часто понад борозенкою зерна можна помітити шпарину; інколи ж буває виїдена вдовж борозенки й досить широка щілина, що звужується до горішнього кінця. Значно рідше гусінь совки проїдає зерно наскрізь і впоперек. Іноді зерно, що його пошкоджено зерновою совкою, дуже нагадує зерно, пошкоджене комірним довгоносиком. Збоку зерна буває кругла дірочка навіть майже такого самого поперечника, але коли ми розріжемо таке зерно, то побачимо всередині порожнину (часто дуже невелику) із зовсім чистими стінками, без будь-яких слідів червоточини.

Доросла гусінь виїдає в зернині досить глибоку ямку або і всю середину, зовсім відгризає вершок зерна, чи навіть з'їдає більшу частину його разом з оболонкою. У кукурудзі виїдає зерна в качанах, які гусінь сильно забруднює своїми екскрементами. Доросла гусінь коричнево-сіра, з трьома білуватими смужками вздовж спини.

Снопі з пошкоджених полів треба якомога швидше перевезти й зараз же обмолотити, а зерно перепустити через такі сита, щоб гусінь не проходила через них. Поле зараз же після збирання треба злущити і потім глибоко виорати на зяб.

*Озима совка* – також широко розповсюджений і масовий шкідник всіх овочевих і просапних культур. Разом з тим при інтенсивному підйомі чисельності вона активно розселяється і на посіви озимих зернових культур, викликаючи їхню зрідженість на 30–50 % і більше.

В роки масового розмноження часто завдає величезної шкоди. Належить до родини нічних. Розвивається у двох генераціях на рік; перша – пошкоджує різні просапні: цукрові буряки, кукурудзу, соняшник, тютюн тощо, а також просо, гречку, коноплі, конюшину й люцерну, різну городину та баштани; друге покоління пошкоджує сходи озимини. Гусінь живе у ґрунті і вночі підгризає при землі рослини. Пошкодження мають гніздовий характер і розподіляються на посівах окремими плямами.

На просапних польових і городніх культурах гусінь першого покоління перегризає молоді сходи біля кореневої шийки, від чого рослини гинуть і посіви зріджуються. Згодом гусінь вигризає ямки біля кореневої шийки; так пошкоджені рослини вдень в'януть, хворіють і відстають у рості. У більш розвинених буряків гусінь підгризає також і черешки крайніх листків. Зрізане листя гусінь затягує в норки або об'їдає його на поверхні ґрунту. Великого листка вона звичайно не може відразу всього поїсти. Він за день в'яне і увечері гусінь береться за інше листя.

Гусінь другого покоління совки підгризає озимину на рівні ґрунту, але іноді знищує також сходи, які ще не пробилися на поверхню, і навіть проростаючи насіння. При пошкодженні сходів на початку їх розвитку молоді незміцнілі рослини легко гинуть. Під час кущення гусінь знищує окремі листки, відгризаючи їх над вузлом кущення й посіви дуже зріджуються, а на полі, де гусінь скупчується, з'являються місця або смуги зовсім голої землі.

Розмір голих місць залежить від кількості гусені і стану посівів. Особливо зростають такі лисини в посушливу осінь, коли ріст озимини затримується, а розвиток гусені прискорюється.

Метелики першого покоління совки починають літати в першій половині травня і літ триває з місяць. Літ другого покоління буває з половини липня до середини вересня.

Вдень метелики нерухомо сидять під прикорневими листками, грудками землі та іншим накриттям; літати починають лише з 7-8 години вечора; максимум льоту припадає на 9-11 годин, після чого літ метеликів зменшується і на світанку зовсім припиняється. Найбільше літають метелики в теплі ясні ночі. Живляться на рослинах, що у цей час цвітуть; часто метеликів можна бачити на квітках свиріпи й рижію, а пізніше – на соняшнику.

Звичайно метелики весняного покоління вилітають статевозрілими і через кілька днів починають паруватися та відкладають яєчка. У другому поколінні вони дозрівають значно повільніше. Самці відрізняються тим, що у них вусики на дві третини їх довжини війчасті, а самиці мають щетинуваті вусики.

Яєчка вони відкладають по одному врозкид як на рослини, головню на прикореневі листя, так і на різні посохлі післяжнивні залишки чи просто на землю. Яєчка кулясті, близько 0,5 мм в поперечнику, трохи сплющені, в реберцях, з яких кожне четверте доходить до вершкового горбика; знизу зовсім гладенькі. Гусінь з них виводиться на 6-12 день, залежно від

температури. З першого ж дня гусінь веде властивий більшості совок спосіб життя і вдень перебуває в землі під рослинами, де лежить, згорнувшись у кільце; на поверхні ґрунту появляється смерком; лише у хмарну погоду її можна бачити вдень на рослинах. Інтенсивно годується гусінь о 9-10 годині вечора.

Залежно від температури, вологості та умов живлення гусінь розвивається протягом 1-1,5 місяця.

Озима совка належить до помірно теплолюбного і досить вологолюбного виду. Дорослі гусениці витримують температуру до  $-11^{\circ}\text{C}$ . В залежності від кліматичних особливостей зон розповсюдження, шкідник розвивається в одному поколінні (північні і північно-східні райони ЄЧ), у двох поколіннях (Україна і Молдова, Центрально-Чорноземний район, Північний Кавказ, Середнє і Нижнє Поволжя) і в трьох поколіннях (Закавказзя і Середня Азія). Озима совка відрізняється високим біотичним потенціалом і за сприятливих екологічних умов швидко розмножується на великій території, утворюючи осередки із середньою щільністю 20–40 гусениць на  $1\text{ м}^2$  (максимально до 100 штук і більше). При теплій і помірно вологій погоді (температура повітря вище  $15^{\circ}\text{C}$ , ГТК = 0,9...1,9) для вильоту метеликів перезимованої генерації достатні суми ефективних температур складають близько 200–210  $^{\circ}\text{C}$ .

Оптимальні умови для розвитку гусениць і нагромадження жирових запасів складаються при середній добовій температурі близько 19...25  $^{\circ}\text{C}$ . У цьому випадку потенційна плідність метеликів може досягати 1,0–1,5 тис. яєць на одну особину. Негативний вплив чинить температура нижче 16  $^{\circ}\text{C}$  в сполученні з рясними опадами, за яких плідність самок не перевищує 100–150 яєць.

Несприятливі умови для нажирівки гусениць складаються також при середній добовій температурі вище 25  $^{\circ}\text{C}$ , коли відбувається збільшення кількості безплідних самок. Температура вище 30  $^{\circ}\text{C}$  прискорює загибель гусениць від вірусної інфекції.

Сприятливі умови для проходження стадії лялечки складаються при ГТК = 0,9...1,5. Надлишкова вологість (ГТК > 2,5) збільшує смертність лялечок від грибної інфекції.

Сприятливі умови для розмноження озимої совки створюються при температурі 18...25  $^{\circ}\text{C}$  і ГТК=1,1–1,5. При такій ситуації яйцекладка проходить у стислий термін, а фактична плідність однієї самки складає в середньому 500–800 яєць. При температурі нижче 16  $^{\circ}\text{C}$  і ГТК < 0,5 період дозрівання метеликів затягується до 15–20 днів і плідність знижується до 100–150 яєць. Низька вологозабезпеченість середовища в сполученні з високою температурою викликає висихання уже відкладених яєць і гусениць молодшого віку.

Ареал шкідливості *східної лугової совки* обмежений порівняно невеликою територією, яка включає південні райони Хабаровського краю, Амурської області, західні райони Приморського краю і Південного



Сахаліну. Вона є тут основним шкідником колосових культур, кукурудзи і пасовищ.

Найбільш сприятливі умови для наростання її чисельності створюються в роки з прохолодним дощовим літом, особливо, якщо їм передували періоди посушливої погоди.

Дослідження Л.І. Сверлової і Л.П. Бергер показали, що в умовах Далекого Сходу, Китаю і Японії головною причиною масового розмноження шкідника служать міграції метеликів, переносу яких сприяють повітряні потоки циклонічного походження.

Для розглянутого регіону характерна активна циклонічна діяльність, яка у весняно-літній період спрямована в більшості випадків з півдня на північ. Вона сприяє інтенсивному переносу на цю територію лугової совки з постійних осередків її розмноження. Інтенсивність льоту метеликів і наступна щільність гусениць залежать від частоти проходження циклонів і характеру тиску в їх центральній зоні. Один-два циклона з тиском у центрі 985–990 гПа забезпечують формування великих осередків зі щільністю гусениць 50–100 і більше на 1 м<sup>2</sup> на фоні загальної високої їхньої чисельності (10–30 екз/м<sup>2</sup>). Максимальна чисельність може досягати 200–300 особин.

Високі температури (до 35 °С і більше) і дефіцит вологи (ГТК < 0,7) призводять до зниження плідності самок і засиханню уже відкладених яєць; холодна дощова погода (ГТК > 2,5) сприяє інтенсивному розвитку епізоотій, змиву і вимоканню народженого потомства.

Для боротьби з *озимою совкою* застосовують систему запобіжних і винищувальних заходів, до яких належать:

- 1) ранні строки посіву;
- 2) своєчасне прополювання з винесенням бур'янів, проривання та перевірка плантацій, бо загущений травостій приваблює метеликів для відкладання яєчок;
- 3) виловлювання метеликів на шумуючу мелясу, що дає можливість значно скоротити кількість потомства на даному полі;
- 4) додаткові розпушування міжрядь для знищення відкладених яєчок, які гинуть від присипання їх землею;
- 5) випускання на поля штучно розведеного паразита – яйцеїда для знищення відкладених совкою яєчок;
- 6) обкопування канавками заражених гусінню ділянок;
- 7) вибирання на плантаціях гусені з-під рослин;
- 8) розпушування міжрядь під час масового заляльковування гусені для знищення її лялечок (до початку нового льоту метеликів);
- 9) знищування бур'янів на парах під озимину; своєчасна додаткова культивуація зменшує кількість шкідника на 70-80 %;
- 10) випасання курей на парах та озимині;
- 11) знищування гусені на парах та озимині з допомогою затруєних принад із здрібнених на соломорізці бур'янів (на кожних 10 кг січки беруть 150 г флуоридних препаратів або 60 г паризької зелені чи 75 г натрій-арсеніту);

12) обпилювання або обприскування кишковою отрутою озимини, що кущиться;

13) весняне боронування зріджених ділянок озимини для знищення лялечок совки;

14) мотиження навесні окремих галявин під час заляльковування гусені.

З інших совок часто шкодять ще: оклична совка, що дістала назву від того, що ниркоподібні та клинуваті плями у неї на крилах нагадують знак оклику, та совка-іпсилон. Вони звичайно бувають незначною домішкою до озимої совки, але іноді їх буває значно більше, ніж озимої.

*Комірний довгоносик* найбільш небезпечний шкідник збіжжя в зерносховищах, відомий з давніх-давен.

Торгівля хлібом сприяла поширенню комірного довгоносика, який розмножується майже всюди (космополіт).

Життя його по коморах проходить так: перезимувавши в щілинах комор, у рубцях мішків чи в інших затишних куточках, навесні, як тільки температура в приміщенні стане вища за 15 °С, довгоносик починає розмножуватись. Яєчка він кладе в зерна різного збіжжя (пшениця, жито, ячмінь, овес, кукурудза, гречка), в різні крупи (пшоно, перлові) й навіть у деякі вироби з борошна (макарони, вермішель).

Самичка в товстішому кінці зерна чи біля борозенки вигризає круглу ямочку, завглибшки в її хоботок, відкладає яєчко й закорковує отвір ямочки речовиною, що швидко гусне. Кількість яєчок, що їх відкладає самичка в одно зерно, буває різна (досягає навіть шести), але розвинутих у хлібному зерні може лише одна личинка; тільки у великій зернині, як-от у кукурудзяній, можуть розвинутих дві личинки.

Відкладаючи яєчка, жучки вибирають вогкіше зерно. В сухому зерні (з вологістю до 12 %) личинки гинуть швидко по народженні, не виходячи з яйцевої ямки, та й самі жуки в сухому зерні живуть недовго.

За тиждень – півтора, залежно від температури, з яєць вилуплюються личинки, які поволі, виїдають середину зерна, а за 3-4 тижні, знов-таки залежно від вогкості зерна та температури приміщення, закінчують свій розвиток і тут же у виїдених зернинах перетворюються у лялечки. При несприятливих температурних умовах та недостатній вогкості строк їх розвитку може подвоюватись. Стадія лялечки триває з тиждень і більше, залежно від температури.

Молоді довгоносики перші два-три тижні залишаються жити в зерні, виїдаючи його, а згодом вилазять через круглий отвір, який прогризають в оболонці зерна. Перше покоління довгоносика з'являється наприкінці травня та в першій половині червня. З цього часу довгоносики оселяються в щілинах стін, у сволоках, у рубцях мішків тощо. Звідси вони переходять на зерно й сюди ж ховаються під час похолодання, перелопачування зерна та інших робіт у коморі. Живуть жуки досить довго (кілька місяців), а через те, що вони живляться зерном, яке безупинно пошкоджують, то шкоди кожний

жучок завдає взагалі значно більше за личинку, що для свого розвитку потребує тільки однієї зернини.

На кінець вересня з'являється друге покоління довгоносика, що вже залишається зимувати чи то в стадії жучка, чи то в стадії личинки. Це покоління починає плодитись лише навесні наступного року.

Зважаючи на те, що кладка яєць, яких кожна самичка відкладає чимало (понад 200 штук), забирає багато часу і що статеве дозрівання жучків припадає на різний час, ці два покоління майже не різняться одне від одного; всі стадії розвитку комірного довгоносика від яєчка й до дорослого жучка звичайно можна бачити по коморах протягом всього теплого періоду року. За сприятливих умов частково встигає розвинутиись і третє покоління. У теплих приміщеннях, що опалюються, жучок відкладає яєчка протягом цілого року.

Єдиним радикальним засобом боротьби з довгоноси́ком є дезінфекція заражених комор вуглець-сульфідом або хлор-пікрином. Її можна провадити як у порожніх сховищах, так і в тих, де є зерно.

*Шкідлива черепашка* ушкоджує зернові злаки, особливо пшеницю. Основний ареал її шкідливості розташований у передгірній, степовій і лісостеповій зонах. Поширена на території Європейської й Азійської частини. Шкідлива черепашка – теплолюбний вид, при температурі  $-7^{\circ}\text{C}$  починається загибель зимуючих комах.

Весь її життєвий цикл поділяють на два етапи – активний і пасивний. Активний етап включає наступні періоди: приліт клопів, які перезимували, яйцекладка, розвиток личинок, живлення клопів нового покоління. Пасивний етап умовно підрозділяють на три періоди: «літний», власне зимівля і відбудовний. Перший період починається з моменту масового відльоту черепашки в місця зимівлі і завершується під час стійкого переходу середньої добової температури повітря через  $10^{\circ}\text{C}$  в сторону її зниження. Другий період – холодне заціпеніння клопа протікає при негативних температурах. Він продовжується до весняного потепління і прогрівання лісової підстилки до  $6-7^{\circ}\text{C}$ . З цього часу починається третій період, коли у клопів, що перезимували відновлюються обмінні процеси. Завершується він при стійкому переході температури повітря через  $12-15^{\circ}\text{C}$  масовим переміщенням черепашки на поля зернових культур і переходом її до активної життєдіяльності.

Терміни прильоту клопів на посіви зернових культур залежать від кількості «критичних» декад за зиму, висоти снігового покриву в лютому – березні і ГТК місяця, що передує льоту. Критичними вважаються декади із середньою температурою повітря нижче  $-7^{\circ}\text{C}$  і висотою снігового покриву, численне значення якої не більше рівня декадної температури. Подібні умови доводять до вимерзання шкідника.

Після теплої або багатосніжної зими (менше 3 критичних декад) і вологої весни (ГТК=1,1...2,0) масовий виліт черепашки відбувається при стійкому переході середньої добової температури повітря через  $12-13^{\circ}\text{C}$ ; при несприятливих умовах перезимівлі і сухій або надмірно вологій весні (ГТК =

0,7–1,0 і більше 2 критичних декад) масовий виліт черепашки спостерігається при 13–14 °С.

Вплив температури зберігається і в період розмноження. При середній добовій температурі повітря близько 15 °С самки відкладають у 2,0–2,5 рази менше яєць, ніж при температурі 23–25 °С. При переважанні теплої і сухої погоди (ГТК < 1,0; оптимально – менше 0,7) створюються сприятливі умови для потенційної плідності і збереження яєць. При теплій сухій весні період яйцекладки триває 20–25 днів, а кількість яєць відкладених в ефективний період, складає не менше 60–70 %. Усе це забезпечує високий коефіцієнт розмноження шкідника (10–15 і більше) і наростання його чисельності.

При холодній дощовій погоді під час льоту і розмноження шкідника (ГТК > 1,0; екстремальне – більше 1,5) плідність значно знижується, тривалість яйцекладки збільшується до 40–50 днів, а загальна її кількість не перевищує 20 %. За таких умов відзначається масова загибель перших кладок, а нове покоління формується в основному за рахунок яєць, які з'явилися в більш пізній термін. У результаті скорочується коефіцієнт розмноження шкідника (до 5 і менше) і загальний рівень його чисельності.

Сприятливі умови для розвитку личинок складаються при середній температурі повітря за період відродження – окрилення вище 19,5 °С, оптимальна – при температурі вище 20,5 °С. За таких умов личинки розвиваються дружно, у стислий термін (35–40 днів), завдяки чому велика частина особин встигає окрилитися до початку масового збирання хлібів. Особливо несприятливі умови для шкідливої черепашки створюються при середній температурі періоду народження – окрилення нижче 18,5 °С. У цьому випадку до моменту збирання зернових завершує розвиток не більш 30–40 % популяції, а серед зимуючих клопів переважають особини з поганим фізіологічним станом, що призводить до великої загибелі клопів вже в перші місяці пасивного життя.

Система заходів боротьби з черепашкою складається з заходів по винищуванню шкідника в місцях його зимівлі та на посівах, з організаційних (що мають на меті зменшення втрат від шкідника) та з агротехнічних (які прискорюють ріст і збільшують витривалість посіву).

До першої групи заходів належать:

1) Знищення черепашки в місцях її зимівлі:

а) випасанням свійської птиці (з початку перельоту восени в гаї і до морозів та напровесні, зараз же після того, як розтане сніг);

б) згрібанням у місцях скупчення черепашки листяної підстилki в купи або вали з прикопуванням їх землею; черепашка у таких купах за зиму гине.

2) Знищення на посівах, де її збирають за допомогою різних механічних приладів (клоповловлювачів), випасають курей і застосовують біологічний метод – розводять та випускають у місцях скупчення шкідника його паразита яйцеїда – теленомуса.

Під час збирання хлібів знищують черепашку, що потрапляє у бункера комбайнів та зерновловлювачів інших машин; одвіюють її на току від зерна і теж знищують; випасають курей по стерні слідом за збиранням.

Як організаційні заходи, зважаючи на псування черепашкою зерна, обов'язково окремо збирати, молотити, зсипати і зберігати зерно з пошкоджених нею ділянок, а також молотити хліб зараз же після його збирання щоб запобігти пошкодженню зерна в копах.

Щодо агротехнічних, то тут має значення весь комплекс заходів високої агротехніки, переведених своєчасно й на належному технічному рівні.

Менш терплять від черепашки посіви рано достигаючих сортів.

*Філоксера* - найнебезпечніший шкідник виноградарства. Належить до попелиць і шкодить, висисаючи соки з листя та коріння. На інші рослини не переходить. Походить з Північної Америки, звідки близько ста років тому її було завезено до Франції; поступово з садивним матеріалом філоксера поширилася по всьому півдню Європи, а у 80-х роках її було знайдено і в нас у Криму та на Кавказі. На Україні філоксеру не раз виявляли на виноградниках переважно Правобережжя та в західних областях, а також на півдні Лівобережжя.

У виноградних районах України філоксера, залежно від сортів винограду, живе на корінні європейських (коренева форма), або на листі американських лоз (листяна форма).

У місцях ссання кореневої філоксери на корінні уражених лоз утворюються потовщення у вигляді невеликих припухлих горбочків, а на кореневих мичках – маленькі вузлуваті здуття жовтого або бурого кольору. По цих вузликах дуже легко виявити філоксеру, бо неозброєним оком її ледве видно. Але можна знайти її ще й по тому, що заражене філоксерою коріння має вигляд обсипаного сірчаним цвітом.

На заселених філоксерою кущах листя вкривається з нижньої сторони червонуватими або жовто-рожевими маленькими горішками. Ці нарости або гали, як їх називають, утворюються внаслідок розростання тканин листка навколо самиць філоксери, які до них присмокталися. Ці гали іноді вкривають усю нижню поверхню листків, які від цього скручуються.

Восени, з першими приморозками, самиці в галах і на корінні, їх яєчка й личинки старшого віку гинуть, а живими залишаються лише самі молоді (першого й частково другого віку) личинки на корінні. Якщо температура ґрунту знизиться до 6-7 °С тепла, то вони клякнуть від холоду і в такому заціпенілому стані залишаються на всю зиму. Як тільки навесні ґрунт прогріється до 10-13 °С личинки виходять з заціпеніння й починають жити. Відбувається це під час розпускання бруньок. Швидко вони линяють і переселяються на молоді мички. Злинявши ще три рази, перетворюються на самиць, і починають відкладати яєчка. Так протягом літа розвивається на корінні винограду від чотирьох (у північних районах виноградарства) до шістьох (на півдні України) генерацій.

Приблизно у липні, коли ґрунт добре прогріється, серед кореневої філоксери починають у свою чергу появлятися личинки з довгастим тілом, довгими ногами та вусиками і з двома темними плямами на боках; після третього линяння появляються темні зачатки крилець і личинки перетворюються на так званих німф. Решта личинок продовжує підземне життя, а німфи потроху перелазять ближче до поверхні ґрунту і, злинявши, перетворюються на крилатих самиць. Це відбувається під час досягання грон винограду.

Крилата філоксера літає погано, але вітер може заносити її далеко: її часто можна бачити по виноградниках у павутинні на кущах.

Крилаті самиці відкладають по кілька яєчок двох видів: великі (до 0,4 мм завдовжки) і майже вдвоє менші за них; окремі самиці відкладають або самі великі, або навпаки маленькі яєчка. З перших через тиждень виводяться самиці, а з маленьких – самиці. Вони не мають крилець і хоботка, і зовсім не живляться; самиці зразу ж після парування відкладають у тріщини 2-3-річних пагонів своє єдине запліднене яєчко. Яєчко це зимує і навесні дає початок листяній формі. Таким чином, повний цикл розвитку філоксери на американських лозах триває звичайно два роки.

На європейських лозах спосіб життя філоксери інший, більш спрощений: весь цикл її тут однорічний, живе вона лише на корінні; зимові яйця, відкладені на європейських лозах, не дають личинок, гали на листі теж не утворюються, крилаті форми і статеве покоління випадають, розмноження відбувається партеногенетично. Зимують личинки на європейських лозах у тих самих шарах ґрунту, де вони перебували і влітку; найбільше їх на глибині 25-40 см.

Поширюється філоксера головню з садивним матеріалом (саджанцями та чубуками); так її було завезено й до нас. Поширенню філоксери сприяє здатність її розмножуватися безстатевим способом: досить попасти одній личинці або яєчку, щоб незабаром виникла велика колонія.

До того ж вона може й активно переселятися з куща на кущ. Влітку, особливо не дуже пригнічених кущах, коли вже не вистачає поживи для всієї колонії, серед молодих личинок філоксери появляються так звані бродяжки, тобто такі личинки першого віку, що виповзають з ґрунту по коренях й шийках стовбура на поверхню, деякий час повзають доки не натраплять на новий кущ і не заберуться по кореневій шийці на його коріння. Бродяжки легко підхоплюються вітром і переносяться ним на значну віддаль, а по схилах розносяться дощовими та поливними водами.

Шкідливість філоксери полягає у значному пригніченні й поступовому відмиранню заражених кущів винограду. Найбільше шкодить коренева філоксера. Нарости й вузлики на корінні швидко відмирають, спричиняючись до загнивання коріння. Замість мичок, що відпали, розвиваються нові, які так само швидко гинуть і це дуже виснажує кущі. Вони відстають у рості, перестають плодоносити, хворіють, листя меншає і вкривається жовтуватими плямами. Через 5-10 років на винограднику утворюються так звані філоксерні чаші, тобто виникають групи кущів, з яких центральні вже

посохли або наближаються до загибелі, а периферичні ростуть пригніченими. З часом окремі чаші можуть зливатися між собою й тоді утворюються на винограднику цілі ділянки з загинулими кущами.

Запобіжні заходи полягають у тому, щоб розміщувати виноградники на сипучих піщаних ґрунтах, в яких філоксера не розмножується, бо в них між корінням і ґрунтом нема порожнин, якими могли б пересуватися личинки. У небезпечних районах виноградники з кореневласними європейськими лозами треба охороняти від занесення філоксери з садивним матеріалом чи інвентарем та культивувати «філоксеростійки» сорти винограду.

Основним засобом безпосередньої боротьби з філоксерою є переведення заражених виноградників на американські підщепи. Іноді, щоб продовжити строк плодоношення кущів і затримати розмноження шкідника, застосовують так званий лікувальний метод. Полягає він у щорічній дезінфекції ґрунту виноградників такими дозами вуглець-сульфіду та інших фумігантів, які знищують філоксеру, а кущам не шкодять. В окремих випадках для ліквідації вогнищ філоксери, з розпорядження карантинної інспекції проводиться цілковите знищення заражених насаджень.

Найпростішим засобом боротьби з листяною формою філоксери є ретельне обривання і знищення листків з галами (на початку їх появи з середини травня і до виходу з галів другого покоління філоксери), а також підгортання кущів на другу половину літа так, щоб старий стовбур був закритий землею і філоксера не могла відкладати на ньому яєць.

Для знезараження садивного матеріалу простим засобом є занурення його (до початку росту) на 5-7 хвилин у гарячу воду з температурою 50-52 °С; інвентар просто обливають окропом. Основним же засобом є газова дезінфекція чубуків та саджанців при відпусканні їх з розсадників.

*Коренева кукурудзяна попелиця* - це дуже поширений шкідник різних злаків, що живе на їх корінні. Найчастіше шкодить кукурудзі, але буває також і на вівсі, ячмені, сорго та на бур'янах (особливо на курячому просі, мітлиці, пирію, мишію тощо). Основною рослиною для кореневої кукурудзяної попелиці є в'яз, на листі якого часто можна бачити її гали у вигляді жовтуватих капшучків з горошину чи квасолину завбільшки. У південній половині України зустрічаються ще й червоні пухирчасті тонкостінні гали в коротенькому пушку, що належать до південної в'язової попелиці, яка майже не відрізняється морфологічно від попередньої й має однакову біологію.

В середині літа попелиця в галах закінчує свій розвиток, личинки перетворюються на крилатих темнозбарвлених партеногенетичних самиць - розселювачок; сам гал дозріває, в ньому утворюється відтулина, через яку попелиці, що вивелися, залишають гал і розлітаються по полю. Вони перелітають на різні злаки й народжують на них личинок; останні спочатку дуже рухливі, і спускаються до кореневої шийки, ссуть там соки й через деякий час, закінчивши розвиток, засновують нові колонії корневих попелиць. Ці колонії дуже роздуті, майже кулясті попелиць у другій

половині літа іноді густо вкривають кореневу шийку кукурудзи й інших злаків.

Восени серед безкрилих корневих попелиць знову появляються крилаті, які незабаром перелітають на в'яз, де й народжують личинок, що перетворюються на маленьких безкрилих самців та самиць. Хоботки у них не розвинені, і вони, як і розселювачки, обходяться без корму. Самиця після парування відкладає своє єдине зимуюче яечко у тріщинки кори. Навесні з цих яечок виводяться засновниці. Можливе часткове пере зимування, крім яечок, ще й личинок попелиці на багаторічних злаках.

Основними заходами боротьби з попелицею є знищення бур'янів (особливо пирію і інших колоскових), а також луцення стерні і рання зяблева оранка, що спрямовані також і на знищення падалиці.

Слід також уникати насаджувати в'яз у полезахисних лісових смугах, бо якраз на тих самих в'язах, що ростуть поблизу полів, і розводиться найбільше крилатої попелиці, яка згодом переселяється на кукурудзу.

*Капустяна совка*, серйозний шкідник капусти, цукрових буряків і багатьох інших овочевих і технічних рослин; дуже поширений.

Розвивається у двох поколіннях на рік, на півночі України дає лише одне покоління на рік. Метелики першого покоління (з лялечок, що перезимували) літають уночі в травні; вдень вони спокійно сидять серед трави, попід листям тощо і починають літати лише години з десятої вечора. Вони мають на передньому крилі, вздовж його зовнішнього краю, жовтуватобілу хвилясту лінію з світлим зигзагом посередині у вигляді літери М, а з переднього краю крила, посередині його, світлу темно-облямовану ниркоподібну пляму й темну круглу пляму. На спині у них є подвійний чубок з бурувато-сірих волосків. Яечка совки відкладає на нижні, більш розвинені листя з їх спіднього боку. Яечка відкладаються правильними щільними рядками по кілька десятків в один шар, і кладка в цілому має вигляд суцільної багатокутної пластинки з яечок. За своє життя самичка кладе тисячі з півтори яечок. Зараз же після того, як їх відкладено, вони світло-жовті, а з розвитком зародка темнішають і стають синювато-сизими.

З яечок тижнів через півтора – два виводяться гусениці, які спочатку живуть у купі й виїдають м'якуш листка, на якому вивелись. Далі гусениці починають вигризати в листках круглі наскрізні дірки, не зачіплюючи жилки. Їдять вони переважно вночі, а на день ховаються в землю біля рослини. Тижнів за три гусениці закінчують свій розвиток; за цей час вони линяють п'ять разів, міняючи щоразу своє забарвлення; бувають вони від світло-зелених до сірувато-коричневих і бархатисто-чорних, з великими чотирикутними плямами на спині та з світло-жовтою лінією вздовж боків. Голова жовта або зеленувата, з темним сітчастим малюнком. У темнозабарвленої гусені посередині спини світла лінія з двома переривчастими по боках. Заляльковується гусінь у землі, не роблячи кокона, в окремії печерці на глибині 10 сантиметрів. Тижнів через два-три вилітають метелики другого покоління. Їх політ триває з половини липня майже до кінця серпня. Гусениці цього покоління часто бувають більш численні, і



шкода від них буває значно більша. Розвиваються вони, залежно від погоди, місяця з півтора і довше. У жовтні вони закінчують свій розвиток, перетворюються на лялечки і в такому стані зимують. Лялечка капустяної совки червонувато-бура; її крильця, головка та спинка в тоненьких зморшках, а середні червцеві кільця при основі в крупних крапочках; на кінці черевце з двома довгими паростками.

Гусениці надзвичайно багаті дні, тому капустяна нічниця може розмножуватися на багатьох культурах, розвивається вона і на різних бур'янах, що ростуть у полі. Шкодить вона тим, що обгризає листя, від якого іноді лишаються одні тільки грубі жилки та черешки. На буряку та інших коренеплодах гусінь часто пошкоджує ту частину кореня, що виступає з-під землі; іноді вона цілком з'їдає весь його вершок. На капусті гусінь восени проточує ходи, що йдуть далеко вглиб головки. Ці ходи завжди бувають забруднені її дуже водянистими екскрементами; у них затікає вода, і пошкоджені головки від того легко загнивають, стаючи зовсім непридатними для споживання. Від пошкодження листя цукрових буряків значно знижується цукристість коренів, бо гусінь шкодить саме тоді, коли в них утворюється цукор.

До того ж гусінь завдає ще й посередньої шкоди, поширюючи спори паразитних грибків, що призводять до різних захворювань рослин.

Для знищення лялечок на посівах цукрових буряків та інших просапних культур провадять услід за масовим заляльковуванням гусені першого покоління розпушування міжрядь, а для знищення зимуючих лялечок – глибоку зяблеву оранку.

Найнебезпечніший шкідник цукрових буряків це *буряковий довгоносик*. Належить до родини жуків слоників або довгоносиків, що мають голову, витягнену в хоботок, на кінці якого розташовані ротові органи. Пошкоджують буряк як жуки, так і личинки. Жуки перегризають сходи, об'їдають сім'ядолі й молоді листочки, а личинки живуть на коренях і виїдають у них ямки. Протягом року розвивається одне покоління. Поширений у Криму та на Кавказі, а також в Казахстані; за кордоном – в середній Європі.

Добре пристосований до умов культури буряків шкідник, який за межами бурякосійних господарств зустрічається в незначній кількості. Крім буряків, може жити на лободі, кураю та інших рослинах з родини лободових, а також на щириці з близької родини амарантових. Відповідно до цього основна кількість (85-90 %) довгоносика припадає звичайно на буряковий клин, а решта на інші поля, де найбільше лободових та щириці.

Жук у світлих сірувато-бурих маленьких лусочках, з чорною поперечно зігнутою назад перев'язкою посередині надкриль та з двома білуватими горбочками при кінці їх. Черевце в численних маленьких чорних крапках. Хоботок спереду з подовжнім кілем посередині та з двома борознами по боках.

Зимує довгоносик у стадії дорослого жука, який прокидається як тільки, середня добова температура повітря дійде 6-7 °С тепла. В ясні сонячні

дні, в години, коли сонце добре нагріває землю, годин з 12 до 14 починають виходити перші жуки, що зимували у верхніх шарах ґрунту. Це буває наприкінці березня – на початку квітня. Масового характеру хід жуків набуває в середині квітня, в погожі сонячні дні, коли середня добова температура буває не менше 10 °С тепла, а верхній шар ґрунту прогріється понад 12 °С. З глибших шарів жуки виходять пізніше – у першій половині травня; особливо збільшується їх вихід після теплих дощів.

Хід жуків дуже залежить від погоди; при похолоданні він сповільнюється, а то й зовсім припиняється; ті ж жуки, що вийшли до холодів, лежать тоді на бурячищах нерухомо по кілька днів під грудочками землі, готові знову рушити, як тільки вийде сонце. Активним жук буває лише в теплу погоду.

У пізні посушливі весни жуки з різних шарів виходять майже водночас і найбільший хід їх припадає тоді на другу половину травня. Закінчується вихід довгоносика як всі шари ґрунту прогріються понад 10 °С.

Спочатку жук, пересувається пішки; за день він може проходити (з зупинками) до 50 м, а в жарку погоду і значно більше. Коли встановляться теплі сонячні дні, жуки починають літати; масового характеру літ їх набуває тоді, коли температура на поверхні ґрунту підніметься до 35 °С. Літає жук звичайно окремими перельотами, в 200-300 м; при доброму вітрі він може пролетіти за день близько 10 км. При дружній жаркій весні перельоти починаються рано й набувають масового характеру.

На поверхні ґрунту жуки появляються навесні задовго до засіву плантацій; значно збільшується їх кількість під час розорювання під посів ярини торішнього бурячища, на якому зимує основна їх маса. Перших пошкоджень жуки часто завдають ще до появи сходів, знищуючи їх під грудочками землі. Найбільшої шкоди вони завдають так у холодні весни. Сходи, які тільки що появилися на поверхні, жуки об'їдають так, що у ґрунті залишаються самі пеньки. Пізніше вони об'їдають сім'ядолі, часто разом з точкою росту, а коли появляються молоді листочки, об'їдають і їх з країв. Коли буряки підростуть, жуки залазять на рослини й вигризають округлі ділянки на краях листків. Таких пошкоджень жуки завдають протягом усього травня і навіть червня.

Шкідливість жука дуже залежить від температури. Під час появи сходів один жук може знищити 10-15 рослин за день, отже, при недружних сходах і наявності довгоносика в середньому 2-3 жуки на 1 кв. м плантації, шкідник може знищити всі буряки, якщо не організувати належної боротьби з ним.

Період відкладання яєчок у бурякового довгоносика припадає в основному на травень – червень. Для дозрівання яєчок потрібне додаткове живлення самиць і значно їх дозрівання починається вже після переходу на бурякові посіви. Коли стоїть холодна погода, відкладання яєчок дуже затягується. Відкладає самиця до 200-300 яєчок, звичайно в самі рядки, а при пізньому відкладанні – переважно в міжряддя, в щілинки та в ямки, які вона викопає з допомогою хоботка. У сухому і пухкому ґрунті самиці

заглиблюються для відкладання яєчок до вологого шару. Яєчка овальної форми, жовтувато-білі, 1,2-1,3 мм завдовжки. Стадія яєчка 7-10 днів.

Розвиток личинки триває в середньому два місяці. На південних добре прогріваних схилах він прискорюється, а на важких глинястих і підзолистих ґрунтах, навпаки, затягується. Личинка довгоносика з м'ясистим зморщеним і зігнутих дугою тілом, з маленькою буруватою голівкою, без ніг, до 15 мм завдовжки. Її задній кінець з чотирискладковою анальною щілиною, навколо якої розташовано півтора десятка коротких щетинок. Живуть личинки переважно в орному шарі ґрунту, і найбільш їх буває на глибині 15-25 см, але в посушливе літо вони заглиблюються й до 0,5 метра.

Личинки пошкоджують корені цукрових буряків, виїдають на них ямки і корені тому вкриваються темними віспинами; часто личинки відгризають кінець кореня й буряки тоді виходять корякуваті, вкорочені, з бічними паростками. Пошкоджені буряки в жаркі дні в'януть, листя їх бліде; іноді зовнішнє листя зовсім усихає, а внутрішнє (середнє) підсихає з країв.

Внаслідок пошкоджень буряків личинками зменшується вага і цукристість коренів. Урожай при значному пошкодженні втрачається на 50 % і більше, а цукристість може зменшитися порівняно з непошкодженим понад 15-20 %. Особливо великої шкоди завдають личинки в посушливе літо, коли дуже пошкоджені ними корені гинуть і посів значно зріджується.

Закінчивши розвиток, личинка заляльковується. Лялечка довгоносика жовто-біла, до 15 мм завдовжки, з притисненими до тіла кінцівками. Стадія лялечки триває 2-3 тижні. Жуки лишаються на зиму в тих самих печерках, в яких вивелися. Лише в дуже теплу осінь частина жуків під час копання буряків залишає свої печерки й виходять на поверхню, але як тільки почнуться холоди ці жуки знову ховаються в землю.

Морозостійкі саме лише жуки, а личинки і лялечки, що відстали в розвитку, усі гинуть, коли почнуться восени дощі, від поширення серед них хвороб грибкового (мюскардина) або бактеріального (гнилець) походження та від морозу. Чим сухіша і тепліша осінь, тим менше їх гине від цих хвороб, (що найбільше розвиваються при підвищенні вологості ґрунту) й більше личинок встигає закінчити свій розвиток.

Для боротьби з буряковим довгоносиком дуже велике значення має система агротехнічних заходів, спрямованих на підвищення стійкості посіву до пошкоджень, і засобів винищувального порядку.

Щоб забезпечити рівні, дружні і швидкорослі сходи застосовується комплекс агротехнічних заходів ще під час підготовки поля під буряки – своєчасне лушення і рання глибока зяблева оранка, внесення восени повного добрива, снігозатримання, раннє весняне боронування і шлейфування, старанний передпосівний обробіток ґрунту. Сіють в оптимальні строки яровизованим або ж замоченим насінням, з доброю енергією проростання і з внесенням у рядки мінеральних добрив. Сіяти слід у стислі строки, щоб запобігти концентрації жуків на ділянках, які раніше зазеленіли.

По краях поля й особливо з боку старого бурячища слід збільшувати норми висіву.

Усі наступні роботи та догляд за плантацією (шарування, букетування, проривання, боротьба з бур'янами) треба проводити своєчасно, щоб забезпечити швидкий ріст сходів. Систематичне знищування бур'янів потрібно проводити на всіх полях, де тільки вони зустрічаються. Особливу увагу слід звернути на озимий клин, де повимокала або вимерзла озимина і де посилено розмножуються бур'яни, під які жуки відкладають яєчка.

З агротехнічних заходів великого значення набуває підживлювання плантацій для прискорення росту буряків і швидкої поправки їх від пошкоджень, а також додаткові розпушування для збереження вологи ґрунту. Підживлення застосовують і пізніше на ділянках, які дужче пошкоджено личинками довгоносіка, для зменшення шкоди від них.

*Листкова злакова попелиця* водиться на Кавказі, в Середній Азії та на Далекому Сході. Належить до не мігруючих попелиць і все своє життя проводить виключно на злаках, де живе відкрито на листках. Вона утворює на них великі густі колонії із спіднього боку листової пластинки. Ясно-зелена з смуглявими кінчиками сокових трубочок, які майже вдвоє більші хвостика. Вусики дорівнюють половині тіла. Від інших попелиць, що живуть на листках злаків, відрізняється ще й тим, що у крилатих третя жилка на передніх крилах на кінці подвоюється, тоді як у інших листових попелиць поділяється натрое.

Іноді дуже пошкоджує ячмінь, овес, пшеницю, жито, а також просо й кукурудзу, з кормових трав розмножується на сорго, суданці, тимофіївці, стоколосі; з диких злаків – частіше зустрічається на вівсюгу та мишіях. Злакова попелиця ссе листя, від чого воно жовкне, рослини виснажуються і часто зовсім гинуть. Це призводить до зниження врожаю зерна та погіршення його якості.

Яєчка, відкладені самичками восени на озимину, зимують, як і у більшості видів попелиць. З них напровесні під час посіву ярини народжуються личинки, які тижнів за три стають дорослими безкрилими засновницями. Засновниці народжують нових личинок, які розвиваються у крилатих розселювачок, що згодом розлітаються по полях й засновують нові колонії як на озимих, так і на ярих хлібах.

Попелиця ціле літо розмножується партеногенетично. Все її поголів'я складається виключно з самичок, що без запліднення народжують живих личинок; ці личинки швидко стають дорослими (улітку тижнів за півтора, а то й менше) і в свою чергу починають розмножуватись; внаслідок цього кількість попелиць на полях може значно збільшитись у дуже короткий час.

Найбільше її буває на початку колосіння хлібів. Як тільки ж хліба почнуть достигати, умови для дальшого розмноження попелиці гіршають (крім підсихання самих рослин, що достигають, несприятливо впливає ще й спека); попелиця починає зникати й залишається тільки на падалиці. Іноді багато попелиці знищують паразитні та хижі комахи.

Як тільки зійде озимина, попелиця перелітає на свіжі сходи й починає знов інтенсивно розмножуватись. Так протягом літа розвивається до 15 поколінь її. Восени, нарешті, з'являється покоління з безкрилими самичками

й крилатими самцями. Після парування самички відкладають на озимину та падалицю яечка, що зимують (10-12 шт. кожна). Яечка спочатку зеленувато-жовті, незабаром же стають зовсім чорними.

Найважливішим заходом боротьби з попелицею є заорювання падалиці зернових хлібів. Одним із запобіжних заходів при значній небезпеці є проведення посіву озимини в більш пізні строки та ярини в більш ранні (зміну цих строків треба погодити з місцевими науково-дослідними установами). Стійкість посівів проти пошкодження попелицею збільшується при посіві ранніх сортів та внесенні добрив.

*Ячмінна попелиця* водиться на Україні, в Криму, на Кавказі та в Середній Азії. Належить до не мігруючих попелиць. Жовтувато-зелена, з маленьким пальцеподібним виростом посередині передостаннього членика тіла зверху, з маленькими соковими трубочками й порівняно довгим хвостиком. Вусики дорівнюють третині тіла. Живе також виключно на злаках, з яких найчастіше пошкоджує ячмінь та пшеницю; іноді буває й на житі та вівсі. Зовні на листках її майже ніколи не буває, й все її життя проходить у згорнутих у трубочку верхніх листках хлібів. Пошкоджене нею поле під час колосіння набуває досить характерного вигляду: колосся не викидається або тільки наполовину виходить з листка і дуже вигинається посередині. Ячмінна попелиця – одна з найбільш шкідливих попелиць.

Напровесні з яечок, що були відкладені на озимині, виводяться самички-засновниці. Вони перелазять на верхкові листки, влаштовуються з їх верхнього боку і тут через деякий час, закінчивши свій розвиток, починають народжувати личинок. Пластинка листка під впливом ссання попелиць втрачає з верхнього боку тургор, її краї випинаються, і листок скручується вздовж у трубку.

У таких трубках і проходить усе життя цієї попелиці. Вона зовсім нездатна жити на вільному повітрі; про це свідчить сама будова її довгастого тіла на слабеньких ніжках, з коротенькими вусиками, позбавленого сокових трубочок, які у попелиць відіграють роль органів активного захисту від нападу хижих та паразитних комах. Білувата воскова поволока, що густо вкриває її тіло, теж призначена захищати попелицю від змочування рідкими екскрементами. Коли такий згорнутий листок розгорнути, то серед скинутих шкірок, воскового порошку і крапель екскрементів, що не змочують ані листка, ані самих попелиць, можна побачити цілу колонію попелиць різного віку.

Улітку попелиця весь час розмножується партеногенетично, народжуючи живих личинок, які згодом стають безкрилими чи крилатими самичками. У кінці травня, з вистиганням озимини, як тільки її листя стане грубішим, попелиця перелітає на ячмінь і яру пшеницю, засновує там нові колонії та продовжує так само скручувати листя; колос, як уже зазначалось, застряє і не може весь вийти, бо його ості міцно затискуються у верхній частині скрученого листка, що скоро всихає.

*Стебловий кукурудзяний метелик* - найбільш небезпечний шкідник кукурудзи, проса, а також хмелю, сорго й багатьох інших рослин; відомо не менше півсотні різних культурних рослин і більше сотні диких, які він так чи

інакше пошкоджує. Належить до родини вогнівок. В західних областях України найбільше терплять від нього хміль, а в Степу та Лісостепу – кукурудза і просо. На рік дає одне покоління.

Метелики починають літати з середини червня. Характерно їх ознакою є дві темні зигзагоподібні лінії впоперек передніх крил, темних з краю. Самці значно темніші, ніж самиці і менші за них. Літають уночі; удень спокійно сидять у гущі рослин, з нижнього боку листків, склавши свої крильця так, що вони, наче дах, вкривають їх тіло. Коли їх потурбувати, вони знімаються і через яких-небудь три - п'ять метрів знову зникають у траві.

У перші ж дні після вильоту метеликів відбувається дозрівання яечок. Для цього потрібна досить висока вологість повітря і можливість пити росу або дощову воду; тому метелики й перебувають у гущі рослин та їх приземних частин. Взагалі найбільша шкода від стеблового метелика спостерігається по долинах річок та по інших знижених, більш вогких ділянках і в роки з підвищеною кількістю опадів у вегетаційний час, при досить високій температурі повітря.

У середньому самички відкладають по 250-350 яечок кожна, але залежно від вогкості повітря, при сприятливих умовах, кількість яечок може сягати й понад тисячу. Відкладаються вони щитком завбільшки міліметрів зо два, в якому яечка черепацеподібні, тобто налягають одне на одно. У кожному щитку буває звичайно з десятків або півтора яечок, зліплених в один шар.

Яечка біленькі, напівпрозорі, плесковато-овальної форми, близько 0,8 мм завдовжки. Відкладають їх самички на нижній бік листків переважно середнього ярусу й обирають для цього найбільш розвинені рослини, а з бур'янів – найбільш велико-стеблові, як от чорнобиль, щиріця, гречечка, куряче просо. Найбільш відкладається яечок у перший – другий тиждень після вильоту метеликів, а взагалі відкладання їх дуже розтягується. На 5-6-й день з яечок виводиться маленька, міліметра з півтора завдовжки, дуже рухлива гусінь, яка відразу ж ховається від сонячного променя в пазухах листків або волоті, де є для неї більше вологи. Тут гусінь і живе перший час (тижнів з півтора), годуючись м'якушем листка, а після другого линяння все її життя відбувається вже всередині рослин, де вона вигризає ходи. Свої ходи гусінь завжди робить угору, а тому червоточина й висипається назовні та скупчується в пазухах листя або на землі біля рослини.

Гусінь стеблового метелика сірувато-жовта, іноді з рижуватим відтінком; має масний блиск і темну смужку на спині, на кожному членику тіла в неї по кілька чорних крапочок із світлим обводом; доросла буває завдовжки до 25 мм. За який-небудь місяць при сприятливій температурі, злинявши чотири рази, гусінь закінчує свій розвиток і починає готуватись до зимівлі.

Вона ізолює себе в ході з обох кінців пробками з червоточини й недогризків і впадає до весни у «діапаузу» тобто сплячку. Навесні, не поновлюючи живлення, гусінь перетворюється в тому ж самому стеблі на

лялечку. У вологі роки заляльковування має дружний характер, а коли навесні буває мало дощів, розтягується аж до половини липня.

Лялечка біля 20 мм завдовжки, з витягнутим кінчиком черевця і з чотирма маленькими гачечками на ньому, лежить у легкому павутинному коконі. Стадія лялечки триває в середньому два тижні, а в посуху може затягуватись і на вдвоє більший час.

На півдні України буває, що невелика кількість гусені найбільш раннього виводу встигає при сприятливих умовах закінчити свій розвиток іноді в кінці липня, заляльковується на початку серпня ті дає метеликів, які навіть відкладають яєчка, але їх потомство не встигає закінчити свій розвиток і гине під час зимівлі.

Шкода від стеблового метелика полягає в тому, що, прогризаючи ходи в стебла, гусінь порушує нормальне живлення рослини, а пошкодження самих рослин спричиняється до їх ламкості; це призводить до зменшення врожаю і збільшує втрати під час збирання та при зберіганні. Пошкоджені волоті всихають або обламуються і дають зменшений та гіршої якості врожай. У конопель, наприклад, при зараженні після початку наливу зерна, насіння втрачає на вазі, вмісті жиру, виходу олії, схожості, а при ранньому пошкодженні врожай гине навіть цілком. Також у проса: при ранньому пошкодженні волоті зовсім засихають, а як насіння почне наливатись – пошкодження спричиняються до недобору зерна й погіршення його якості. У кукурудзи, коли пошкоджені качани не обламуються, зерно також може недорозвиватися і буває щуплим, а при обгризанні гусінню самих зернин у качанах збільшується ще й втрати при зберіганні в кошах через поширення гнилизни (фузаріозу).

Пошкодження стебел спричиняється до їх переламування, і через те поле набуває такого вигляду, начебто по ньому пройшла череда; це збільшує втрати при збиранні, бо зламані стебла здебільшого залишаються в полі.

Пошкодження волоті буває переважно в більш вогкі роки, а також на посівах у низинних місцях, де багато вологи. Посушливим же літом навпаки збільшується пошкодження стеблин.

Доросла гусінь дуже рухлива і часто перелазить з одного стебла на друге, прогризаючи великі, добре помітні отвори, з яких сиплеться червоточина.

Основним заходом є своєчасне й ретельне знищення всіх післяжнивних решток, у яких може зимувати гусінь метелика (пеньків, обгортки з качанів, стерні, стебел хмелю тощо). Виволочивши боронами, їх збирають кінними граблями в купи і спалюють, а поле після того глибоко орють на зяб плугом з передплужником.

Починають таке прибирання решток з культур більш ранніх строків посіву та ранніх сортів. Також старанно знищують восени і бадилля картоплі, стебла хмелю, великостеблові бур'яни, де теж зимує гусінь.

При збиранні треба якомога нижче підрізувати стеблини, щоб зменшити кількість гусені, що зимуватиме в пенях. Напровесні обов'язково слід знищити невикористані в господарстві стебла кукурудзи та сорго,



зібрані з дуже заражених гусінню полів; усі дрібні покидьки й бур'яни навколо місця їх знаходження треба ретельно зібрати та спалити.

Рано навесні треба також знищити стебла кукурудзи, яку використовували для затримання снігу на полях. Просяну соломку, в якій теж зимує гусінь, слід згодувати худобі ще до початку льоту метеликів.

Для зменшення шкоди від гусені засів кукурудзи провадять у короткі, стислі строки. Збирання врожаю на пошкоджених полях теж повинно провадитись раніше і в стислі строки. Вибрану плоскінь треба відразу ж вивозити для того щоб гусінь з підсиханням плосконі не перелізла із снопів у матірку. Щоб запобігти псуванню гусінню качанів кукурудзи, треба провадити вибіркове збирання їх відразу ж після досягання. Качани з виїденими гусінню зернинами погано зберігаються, і їх треба використовувати в першу чергу.

*Борошняний кліщ* найбільш небезпечний шкідник з павукоподібних. Псує борошно, зерно, різні крупи, висівки, макуху, різну сушню, тютюн, хміль, полову, комбікорми та інші продукти рослинного і навіть тваринного походження. Розмножується в зерновому та борошняному поросі, в смітті попід підлогою комор, за плінтусами, в клоччі, яким законопачують щілини, на брудних лантухах тощо. Зустрічається також на хлібі, цукерках, чаї, сирі, ковбасних виробках. В полі його знаходили в скиртах хліба, в стогах сіна, в смітті на токах, у стерні, серед падалиці, в снопах, що довго лежали у полі, в норах гризунів. Розмножуючись, кліщі в першу чергу заселяють бите зерно або зерно з пошкодженою оболонкою і виїдають спочатку зародок, а потім решту. Тут же, у виїдених зернинах, кліщі й розмножуються.

Борошно, крупи і взагалі подрібнені продукти більш придатні для життя кліща, ніж ціле зерно; в них він набагато швидше розмножується.

В зерні кліща можна виявити за допомогою просівання невеликої кількості його через сито. У висіяному поросі кліщів можна побачити неозброєним оком. Є ще такий спосіб: висипають жменю зерна на капелюх і через деякий час його скидають. Якщо воно заражене, то частина кліщів залишається на капелюсі і їх легко побачити тоді на темному тлі сукна. Щоб дізнатися, чи заражене борошно кліщем, беруть пучку його і насипають стіжечком. Коли форма стіжечка швидко зміниться, це означає, що в борошні є кліщі, які ворущаються в ньому. Коли склянку з таким борошном поставити на вікно проти сонця, то в ній з сонячного боку можна побачити плутані стежечки, що їх поробили, пересуваючись, кліщі.

Велика шкода кліща полягає ще й у тому, що він, поїдаючи зерно й зернові продукти, ще більше забруднює їх своїми покидьками (екскрементами, шкірками тощо). При сильному зараженні зерно набуває специфічного солодкуватого неприємного запаху, що трохи нагадує мед. Такого ж запаху набирає й борошно, заражене кліщем, яке до того ж стає темнішим на колір. Залишається цей запах і в печеному хлібі. На смак такий хліб гіркуватий, і непридатний для їжі. Насіння гірчиці, в якому завівся кліщ, втрачає здатність сходити й гіркне; олія з такої гірчиці теж виходить гірка. Заражені кліщем продукти непридатні навіть для годівлі худоби.



Споживання їх без пропарювання викликає шлункові й інші захворювання і може навіть спричинитися до загибелі тварин.

Заражене кліщем зерно під час зберігання може зогріватися й тоді доводиться його охолоджувати, перепускаючи через сепаратори; часто послід, що залишається після такого перепускання, рухається, як живий, через велику кількість у ньому кліщів. Кліщі в першу чергу пошкоджують зародки зерна, внаслідок чого знижується його схожість. Зерно, в якому завівся кліщ, має ще одну неприємну властивість: робітники, що переносять таке зерно, чи взагалі працюють біля нього, відчувають іноді сильну сверблячку, причиною якої є кліщі; іноді ж трапляється, що на тілі з'являється болючий висип.

Живе й розмножується борошняний кліщ у коморах так: як тільки потепліє градусів до 12-ти, самички, що відрізняються не потовщеними передніми ніжками, починають відкладати яєчка на різні продукти й тару. Кожна з них за своє життя кладе два-три десятки яєчок. Через 3-4 доби (при оптимальній температурі 17-24° та вогкості повітря й самого продукту) з яєчок вилуплюються личинки, які, крім свого розміру, відрізняються ще й тим, що мають три пари ніжок; через два тижні вони стають (після двох линьок) дорослими. При оптимальних умовах майже щомісяця виводиться нове покоління кліща. В разі ж несприятливих умов, їх розвиток значно затягується і навіть припиняється, тоді вони перетворюються на так звану міграційну (мандрівну) лялечку, яка має цупкішу шкіру, довгі нігтики на ногах і площечки на черевці з присосками. В цій стадії кліщ легко переживає несприятливі для нього умови; причепившись до якої-небудь комахи, гризуна чи іншої тварини, він живе на них, аж доки не опиниться в сприятливих умовах; тоді він відпадає, закінчує свій розвиток й дає початок новій колонії кліщів.

В теплу пору року кліщі майже рівномірно розміщуються у товщі продукту, але не глибоко; навіть у зерні, де обмін повітря кращий, ніж у інших зернових продуктах (зокрема, борошно або дрібні крупи), вони живуть не глибше одного метра. Восени, в міру охолодження продукту, кліщі з його поверхні залазять поступово углиб і часто скупчуються там окремими гніздами. Навесні ж, навпаки, в міру нагрівання продукту вони переселяються в його верхні, більш теплі шари. Скупчуються вони також і на більш вогких підмочених ділянках насипу. Влітку, з висиханням верхнього шару зерна, кліщі також залишають його і на поверхні продукту їх тоді майже не буває.

Крім знезаражування продуктів, тари й самих приміщень шляхом дезінфекції, в боротьбі з кліщем, як і з іншими комірними шкідниками, величезне значення мають запобіжні заходи, які створюють несприятливі умови для його розмноження.

У боротьбі з кліщем багато важить правильне зберігання хлібних продуктів при постійному спостереженні за їх станом та систематичний догляд за приміщенням і тарою. Щороку навесні, коли комори звільняються від зерна, і восени, перед засипкою нового врожаю, обов'язково (незалежно

від того, заражена комора, чи ні) треба їх очистити й знезаразити. Для цього старанно вичищають з комори усе сміття, звертаючи особливу увагу на темні й вогкі закутки, обмітають стіни та стелю, вибирають з підпомістя все зерно, що просипалось, і засипають його негашеним вапном; замазують усі щілини, ремонтують обшивку стін, провадять знезараження приміщення вапняно-гасовою емульсією, а підлогу та інші дерев'яні частини миють окропом, або краще лугом і добре просушують. Всі зметни, що не можна використати, спалюють або закопують не менше, як на півметра, а все придатне знезаражують. Мішки, брезенти й рядна витрушують, чистять жорсткими щітками, миють у гарячій воді або обдають окропом і висушують на сонці. Сільськогосподарський інвентар (віялки, сортувалки, вози, кузови автомашин) обдають окропом, а металічні частини обтирають гасом.

Обмолот нового врожаю треба провадити на нових токах, а зерно обов'язково слід перевіяти або пропустити через сортувалку, щоб видалити сміття, яке сприяє розмноженню кліща. Далі треба стежити за температурою й вологістю продуктів, що зберігаються, не припускати зогрівання його взимку і в разі потреби – перелопачувати або перевіювати в суху, холодну погоду.

Продукти з комори слід брати лише у знезаражені мішки. Посівне зерно слід зберігати окремо від інших продуктів; окремо також треба зсипати зерно з підвищеною вологістю та продукти, що давно зберігаються.

Для знезараження зернопродукти можна сушити на сонці, бо від його прямого проміння кліщі швидко гинуть, або просушити в зерносушарні; взимку його можна проморожувати в морозну суху погоду.

При сильному зараженні провадиться дезінфекція комор і продуктів вуглець-сульфідом (посівне зерно та зернопродукти) або хлор-пікрином (лише порожні приміщення, тара та зерно, призначене для переробки). Цю дезінфекцію провадять за спеціальною інструкцією.

*Колорадський жук* відноситься до числа найбільш небезпечних шкідників картоплі та інших пасльонових культур. Основний ареал його поширення охоплює значну територію зони вирощування товарної картоплі. Усі фази розвитку колорадського жука (яйця, личинки, лялечки, імаго – дорослі жуки) не відрізняються високою холодостійкістю (температура  $-7^{\circ}\text{C}$  в місцях зимівлі викликає загибель більшості зимуючих жуків, температура нижче  $-12^{\circ}\text{C}$  є для них летальною).

Весняний вихід жуків із ґрунтів розтягнутий за часом. Стійкий вихід збігається з установленням середньої добової температури повітря, близької до  $10^{\circ}\text{C}$  за даними В.В. Вольвача.

Тривалість періоду дозрівання жуків, що перезимували (період від виходу до початку яйцекладки) визначається температурою повітря і термінами виходу жуків із ґрунту. Вона описується наступним рівнянням

$$y = 94,6 + 0,221t^2 - 8,738t + 4,15\Delta\tau, \quad (5.1)$$
$$S_y = \pm 3,4 \text{ дні},$$

де  $v$  – тривалість періоду дозрівання жуків, що перезимували, дні;

$t$  – середня за період температура повітря, °С;

$\Delta t$  – показник календарного терміну виходу жуків із ґрунту у вигляді різниці в годинах між максимальною довжиною дня (21 червня) і довжиною дня на дату виходу жуків із ґрунту;

$S_y$  – помилка рівняння.

Тривалість розвитку яець, личинок і лялечок колорадського жука визначається в основному температурою повітря. Найбільш сприятливі умови для розвитку шкідника створюються при температурі більше 20 °С але не вище 25–26 °С, коли відзначається мінімальна тривалість періоду розвитку покоління – до 29 днів. Зі зниженням температури тривалість розвитку збільшується і при 14–15 °С досягає 60–68 днів. Аналіз показав, що залежність тривалості періоду розвитку яець, личинок, лялечок і покоління в цілому від температури повітря з достатнім ступенем точності можна виразити рівняннями параболі другого порядку. У табл. 5.1 наведені рівняння зв'язку

$$y = at^2 - bt + c \quad (5.2)$$

і їхні статистичні характеристики для основних фаз і періодів розвитку, зведення про терміни розвитку, яких мають практичне значення.

Таблиця 5.1 – Рівняння для розрахунку основних фаз розвитку жука (В.В. Вольвач, 1975).

Фаза і період розвитку	Коефіцієнти рівнянь зв'язку			$\pm S_y$ , дні	Температурна межа
	$a$	$-b$	$c$		
Яйцекладки, $O_v$	0,109	-4,92	61,4	1,9	12...26
Личинки, $L$	0,135	-6,51	91,8	2,7	13...25
Лялечки, $P$	0,188	-8,96	117,6	2,8	13...25
Від яйцекладки до:					
личинки 2-го покоління	0,171	-7,68	95,3	2,4	13...25
личинки 3-го покоління	0,204	-9,09	113,3	2,7	14...25
личинки 4-го покоління	0,213	-9,77	126,6	3,1	14...25
Лялечки	0,170	-20,20	236,8	3,2	14...25
дорослий жук (імаго)	0,378	-18,54	253,7	4,0	14...25

Колорадський жук відноситься до видів, здатних за один вегетаційний період давати від одного до трьох поколінь потомства. Для дозрівання жуків літніх поколінь велике значення має тривалість світлового дня. Пояснюється це тим, що жуки сприйнятливі до світлової фази. У зв'язку з цим тривалість періоду дозрівання молодих жуків визначається не тільки температурою повітря, але і довжиною дня. В залежності від сполучення і значення визначених факторів тривалість періоду змінюється від 6 до 20 і більше днів. Слід зазначити, що при короткому дні (15 год. і менше) і температурі близько 20 °С і нижче інтенсивність яйцекладки буває дуже низкою, і практичного

значення в збільшенні чисельності або шкідливості ця частина популяції колорадського жука не має. Для розрахунку і прогнозу термінів дозрівання молодих жуків для районів, де друге покоління шкідника встигає цілком завершити цикл свого розвитку (південь України, Молдова, Північний Кавказ) можна використовувати рівняння В.В. Вольвача:

$$y = 79,9 - 0,46t - 0,062\tau, \quad (5.3)$$
$$Sy = \pm 2,6 \text{ дні},$$

де  $t$  – середня за період температура повітря, °С;

$\tau$  – довжина дня (у хвиликах) на дату виходу жуків із ґрунту.

Оптимальні умови для життєдіяльності імаго колорадського жука складаються при температурі близько 25 °С і відносній вологості повітря 60–75 %. Максимальна кількість яєць самка жука відкладає при температурі 23–25 °С. Несприятливими для розмноження умовами є температура вище 27 °С і нижче 14 °С та вологість повітря вище 80 % і нижче 40 %.

## 5.2 Вплив факторів зовнішнього середовища на появу і розвиток хвороб рослин

Основними факторами зовнішнього середовища, що визначають появу, поширення і розвиток хвороб, є тепло- і вологовміст середовища. Найчастіше ці фактори діють у сукупності й в залежності від значення одного з них, міняється реакція патогена на рівень іншого.

Визначене сполучення температури і вологості повітря обумовлює збереження інфекційного початку до настання вегетаційного періоду, можливість контакту паразита і хазяїна, зараження рослин, тривалість інкубаційного періоду, плідність патогена, швидкість розсіювання спор, ступінь ураження рослин і проявлення хвороби і т.д.

Інші елементи середовища (світло, вітер, атмосферний тиск та ін.) у більшості випадків лише коректують дію основних факторів, граючи самостійну роль тільки у визначені періоди життєдіяльності патогенів.

**Тепло.** Температура середовища є одним з основних факторів, що визначають можливість виникнення захворювання рослин і ступінь його шкідливості.

Вплив температури на агресивність грибів особливо проявляється з моменту зараження рослини. При цьому першим етапом, що передуює інфекції і значною мірою визначальною її активністю, є період проростання спор. Проростання спор паразитичних грибів можливо в широких межах температури – від 0–5 до 30–35 °С.

Окремі види грибів відрізняються специфічною реакцією на рівень цього показника. Так, нижній температурний поріг проростання спор іржавих грибів складає 1–2 °С, патогенів, що викликають кореневі гнилі пшениці, пірікуляріоз рису, фітофтороз картоплі – відповідно 5–6 °С, 6 °С и

близько 8 °С. Оптимальна температура проростання спор збудника фітофторозу картоплі – близько 10–15 °С, кореневої гнилі пшениці – 22–28 °С и т. д. (табл. 5.2).

Температура середовища регулює і швидкість проростання спор. Так, спори мільдю винограду проростають при 2...3°С на протязі 10,5–11 год., при 10°С – 3 год., при 18 °С – 50-55 хв., при 22 °С – 30 хв., при 30 °С – 1,5 год. Спори більшості фітопатогенних грибів проростають тільки при наявності краплинної вологи або при вологості повітря близькій до насичення.

Таблиця 5.2 – Температурні показники розвитку деяких збудників хвороб (Л.А Макарова, І.І. Мінкевич, 1977)

Стадія розвитку збудника хвороби	Температура, °С		
	нижня межа	оптимум	верхня межа
<b>Лійна іржа пшениці</b>			
Проростання спор	2	21...23	26...31
Зараження рослин	10	23...25	30
Розвиток в тканинах рослин	2	20	–
<b>Бура іржа пшениці</b>			
Проростання спор	2	20	32
Розвиток в тканинах рослин	2	25	35
<b>Жовта іржа пшениці</b>			
Проростання спор	1	9...13	23
Зараження рослин	5	15...20	26
Розвиток в тканинах рослин	3	12...15	20
<b>Гельмінтоспоріозна коренева гниль пшениці</b>			
Проростання спор	6	22...28	36
Розвиток в тканинах рослин	8–9	18...25	–
Споронесення	5	22...26	35
<b>Офіохвороблива прикоренева гниль пшениці</b>			
Розвиток в тканинах рослин	5–8	18...28	>30
<b>Пилова головня пшениці</b>			
Проростання спор	4–5	22...30	–
Розвиток спор	5	16...18	25...30
<b>Фузаріоз колоса пшениці</b>			
Розвиток спор	7–10	25...30	37...38
Спороносіння	<10	24...26	До 40
<b>Мільдю винограду</b>			
Проростання спор	–	10...15	–
Розвиток в тканинах рослин	8	25	3
<b>Фітофтороз картоплі</b>			
Проростання спор	6–8	10...15	20
Утворення росткових трубочок	4	25	30

Температура середовища впливає не тільки на інтенсивність розвитку хвороби, але і на сприйнятливність рослин до неї. Підвищена сприйнятливність виникає переважно в ослаблених рослин.

З підвищенням температури підсилюється стійкість хлібних злаків проти жовтої іржі. Цим видом іржі уражаються, насамперед ті рослини, що піддавалися дії знижених температур.

Стійкість пшениці до лінійної іржі, навпаки, зростає при більш низьких температурах середовища. Так, якщо в період сходів і куштиння посівів переважають температури нижче 15 °С, то пшениця тривалий час виявляється малосприятливою до цього захворювання; при температурі зазначеного періоду 20–22 °С і вище стійкість рослин різко знижується.

Ступінь розвитку хвороби залежить від того, якою мірою розсіювання патогена співпадає з тими фазами розвитку рослини-хазяїна, у які воно найбільш сприйнятливим до хвороби, і з умовами середовища, сприятливими для зараження. Сполучення цих факторів широко варіює в часі і просторі в залежності від кліматичних особливостей району і погодних умов року. Це і служить однією з основних причин зональної і сезонної мінливості шкідливості хвороб.

Температурні умови середовища визначають плідність патогена – кількість інфекційного початку і тривалість його дії. Так, найбільш сильне утворення спор у збудника гелмінтоспориозної кореневої гнилі пшениці спостерігається при температурі 24...28 °С, а при температурі нижче 16 °С і вище 28 °С воно не відбувається зовсім. Оптимум для появи спор фітофтори картоплі створюється при 18...22 °С, при 23...26 і 3 °С утворення спор йде дуже уповільненими темпами, при температурі нижче 2 і вище 27 °С – воно відсутнє.

У більшості видів грибів спороутворення стає можливим лише при визначеній вологості навколишнього середовища, найчастіше при наявності краплинної вологи або високої вологості повітря.

**Волога.** Вплив вологовмісту середовища на появу і розвиток хвороб позначається також на всіх етапах патологічного процесу.

Вологозабезпеченість середовища значною мірою визначає тривалість збереження життєздатності патогена. Конідії фітофтори картоплі при вологості повітря близько 20–40 % втрачають життєздатність через 1–2 год., при вологості повітря 50–80 % – тільки через 3–5 год. Зволоження середовища впливає на ритм розвитку мікроорганізмів і рослин, які уражаються ними, регулюючи тим самим тривалість сполучення їхніх критичних періодів.

Вирішальне значення фактор вологості має лише протягом порівняно короткого періоду – від початку проростання спор до проникнення патогена в рослину. В той же час вплив цього фактора на процес заселення рослини-хазяїна настільки великий, що він нерідко перевершує вплив температурних умов середовища. Для більшості фітопатогенних грибів зараження рослин стає можливим лише при високій вологості середовища їх мешкання. Так, спори фітофтори картоплі, мільдю винограду, стеблової іржі пшениці, парші яблуні, антракнозу смородини, плодової гнилі та ін. проростають тільки при наявності краплинної вологи; для проростання спор бурої і жовтої іржі потрібна 100 % -на вологість середовища; спори бурої іржі жита і корончатої

іржі вівса можуть проростати лише при 98–99 % вмісту вологи; спори збудника церкоспорозу цукрового буряка при 100 % -ній вологості проростають через 24 год., при 90 % -ній – через 34 год., при 70–80 % -ній – не проростають і через 48 год.

В умовах недостатньої вологозабезпеченості середовища зараження рослин і нагромадження інфекції або зовсім припиняється, або йде дуже уповільненими темпами.

Деякі патогени краще розвиваються при підвищеному вологовмісті ґрунту. Це – збудник раку і парші картоплі, кили хрестоцвітих культур, сніжної цвілі озимих, кореневої гнилі хлібних злаків і ін. Так, ураження капусти килою при вологості ґрунту 45 % повної вологоємності не відбувалося зовсім, інфекція наставала лише при 60 % і поступово наростала в міру збільшення вологозабезпеченості ґрунту.

Однак для більшості грибів сильне зволоження ґрунту виявляється шкідливим, оскільки це пов'язано з погіршенням її аерації, інтенсивним розвитком грибів-антагоністів і прискореним проходженням критичного для зараження періоду розвитку рослини-хазяїна. Тому оптимальні умови для проростання спор пильної і твердої головні вівса створюються при 30 %-ній вологості ґрунту, при 60 %-ній проростання спор сповільнюється, а при 80 % майже не відбувається. При вологості ґрунту 40 % ПВ тверда головня заражає 55,3 % рослин, при вологості ґрунту 80 % – тільки 10,7 %. Те ж саме явище відзначається для твердої і стеблової головні пшениці, головні кукурудзи і сорго.

I, нарешті, існує група грибів, проростання спор яких майже не лімітується вологовмістом середовища і може відбуватися навіть в умовах посухи. Найбільш характерними представниками цієї групи є борошнисто-росяні гриби: збудник борошнистої роси пшениці добре розвивається в широких межах відносної вологості повітря – від 30 до 100 %, борошнистої роси винограду – від 8 до 100 %; борошнистої роси *тютюну* – від 60 до 100 % і т.д. Відзначені випадки проростання їхніх спор при вологості повітря, близької до нульового значення.

У посушливих районах з низькими значеннями середньої добової відносної вологості повітря проростання конідій і зараження рослин найбільше активно відбувається в нічні години, коли вологість повітря зростає до 75–80 % і більше і протягом 4–7 год. спостерігається рясне випадання роси.

Таким чином, підвищена вологозабезпеченість середовища є необхідною умовою зараження рослин і розвитку хвороби. При цьому важливо не тільки наявність вологи, але і визначена тривалість її збереження на рослинах. Тривалість зволоження визначає інтенсивність ураження – чим довше зберігаються крапельки вологи, тим великим виявляється кількість заражених рослин.

Після зараження рослин і проникнення патогена в тканини рослини-хазяїна розвиток хвороби протікає порівняно незалежно від вологості навколишнього середовища.

Значення фактора вологості знову зростає до часу завершення інкубаційного періоду, який закінчується споронесенням. У більшості грибів утворення спор відбувається лише в умовах високої вологозабезпеченості середовища. Особливо це відноситься до перенососпорових грибів. Так, масове спороутворення в збудника фітофторозу картоплі спостерігається при наявності краплинної вологи протягом 4–5 год., при відносній вологості повітря нижче 75 % спори не з'являються зовсім.

Значення фактора вологості в розвитку хвороб визначається температурними умовами навколишнього середовища. При високій температурі найбільша кількість заражених рослин спостерігається в умовах підвищеної вологості середовища; зі зменшенням температури відбувається закономірне зниження оптимуму вологості і максимальна кількість хворих рослин відзначається при більш низьких значеннях цього показника.

Вплив інших факторів середовища більш обмежене і локальне. Їхній вплив виявляється лише на окремих етапах розвитку патогена або в специфічних умовах його існування. З таких факторів найбільше значення мають світло і вітер.

**Світло.** Вплив світла на плин інфекційного процесу починає позначатися ще до зараження рослин.

Період зараження складається з двох фаз, що розрізняються між собою по реакції на світловий фактор. Перша з них – власне проростання спор, протікає в більшості випадків незалежно від наявності й інтенсивності світла; друга – після проростання спор, проходить найбільш активно при підвищеній освітленості. Позитивна дія світла позначається також на швидкості розвитку патогена в рослині-хазяїні. Особливо чітко це виявляється в іржастих грибів. Чим більше світла, тим коротше інкубаційний період у лінійної іржі пшениці, жовтої іржі ячменю, іржі льону і квасолі і т.д. Перевага хмарної погоди збільшує тривалість інкубаційного періоду іржі на злаках у середньому на 7–8 днів і більше. Це скорочує кількість генерацій гриба і знижує тим самим інтенсивність ураження рослин.

Однак основне значення світла в розвитку хвороб складається у формуванні сприйнятливості рослин до зараження. Багато грибів, у тому числі іржасті і мучнисторосяні, живуть за рахунок безпосередніх продуктів фотосинтезу. В умовах інтенсивного освітлення в рослинах активізуються процеси асиміляції, вуглеводного і білкового обміну, що у свою чергу стимулює розвиток паразитуючих на них патогенів. Зараження рослин не відбувається, якщо під час інфекції і протягом наступних 48 год. світло відсутнє. Найбільше інтенсивно уражаються тканини й органи з підвищеною енергією фотосинтезу, етиоловані рослини не уражаються зовсім або уражаються дуже слабо. Зазначена залежність зберігається й у відношенні спороносних грибів.

**Вітер.** Вітер виступає одним з основних факторів поширення хвороби головним чином шляхом переносу спор. Вміст спор у повітрі і їхнє розсіювання мають порівняно чітко виражений сезонний і добовий хід.



Найбільша кількість спор у повітрі відзначається влітку і восени, у зимовий період воно різко скорочується. Це пов'язано із сезонним розвитком грибів.

### 5.3 Моделювання життєвого циклу розвитку шкідливих організмів і швидкості інфекційного процесу

*Модель розвитку колорадського жука.* Ця модель уперше була запропонована В.В. Вольвачем. Її відмінною рисою є облік фізичних факторів середовища і їхніх впливів на динаміку чисельності шкідника і відповідно на основні характеристики життєдіяльності особин – тривалість розвитку, плідність і загибель за період активної життєдіяльності і зимівлі. В онтогенезі шкідника розглядаються чотири фази: жуків ( $I_m$ ), яєць ( $O_v$ ), личинки (чотири покоління,  $L$ ) і лялечок ( $P$ ).

Блок-схема моделі розвитку колорадського жука наведена на рис. 5.1. Для побудови блок-схеми моделі використовувалися позначення системної динаміки Форрестера.

На схемі прийняті наступні позначення: прямокутники – фази розвитку колорадського жука; еліпси – вхідні параметри навколишнього середовища; кола – внутрішні параметри моделі; суцільні лінії – переходи з однієї фази розвитку в іншу; пунктирні лінії – вплив параметрів навколишнього середовища; подвійні пунктирні лінії – впливи шкідника на кормову рослину і кормової рослини на шкідника; вентильні знаки – швидкості переходу з однієї фази в іншу під впливом факторів середовища і корму; квадрати – константи факторів середовища і популяції.

Зміни чисельності популяцій за два послідовних моменти розмноження можна виразити рівнянням І.Д. Белановського:

$$N_{t+1} = N_t O_i \left(1 - \frac{\theta_1}{100}\right) \cdot \left(1 - \frac{\theta_2}{100}\right) \dots \left(1 - \frac{\theta_n}{100}\right), \quad (5.4)$$

де  $O$  – кількість яєць, відкладених однією самкою;  $i$  – статевий індекс;  $\theta_{1,2,\dots,n}$  – відсоток смертності особин під дією 1, 2, ...,  $n$  факторів.

У зв'язку з тим, що в природних умовах важко розчленувати дію різних факторів на смертність, коефіцієнти  $\theta_{1,2,\dots,n}$  доцільніше розглядати як відсотки загибелі особин на різних стадіях їхнього розвитку – яєць, личинок, лялечок, імаго, а також за різні періоди життєдіяльності – онтогенезу і зимівлі.

Фундаментальною властивістю, притаманній будь-якій популяції і характеризуючи її здатність до розмноження, є пристосованість  $[\omega(t)]$ . Вона визначається як питома швидкість росту чисельності  $N$  або як середня кількість потомства, породженого однією особиною в одиницю часу  $t$

$$\omega(t) = \frac{1}{N} \frac{dN}{dt}. \quad (5.5)$$

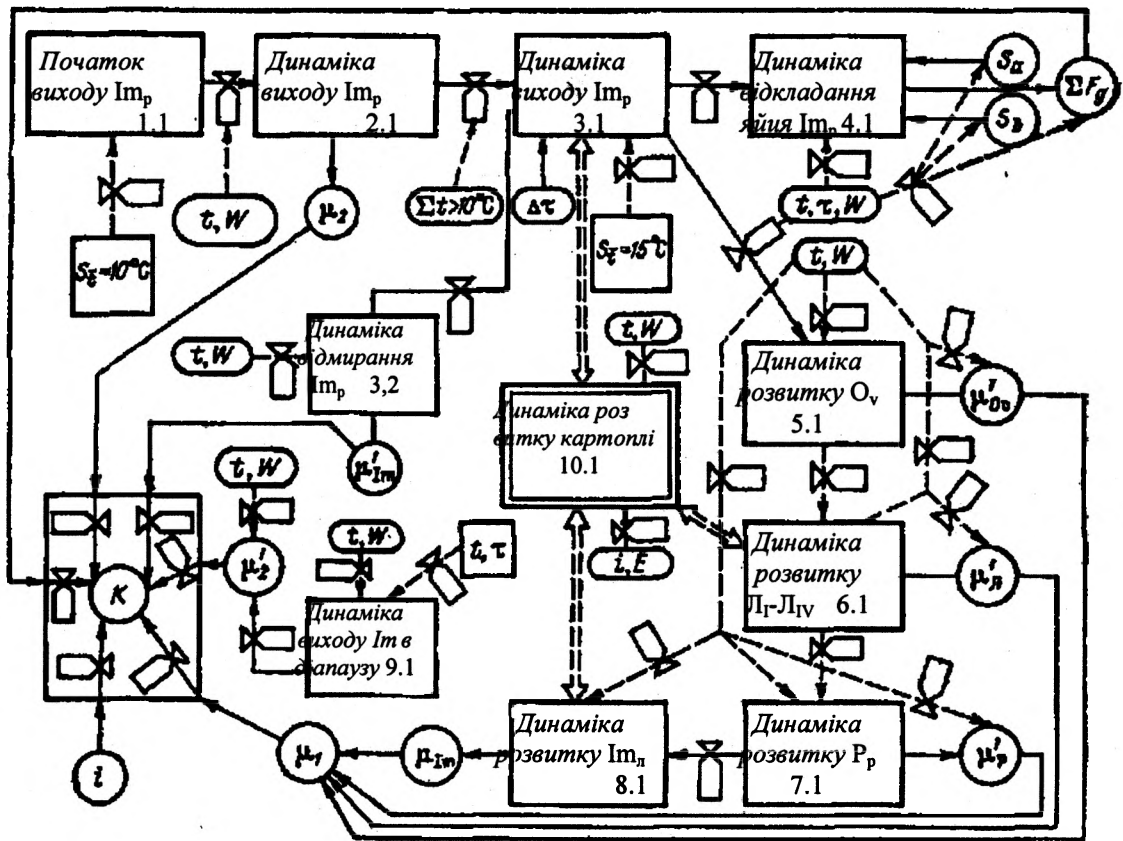


Рис. 5.1 – Блок-схема концептуальної моделі розвитку і динаміки чисельності колорадського жука (В.В. Вольвач, 1987)

У випадку дослідження динаміки не в безперервному, а в дискретному часі пристосованість визначається як відношення її розмірів у послідовні моменти часу

$$g(k) = \frac{N(k+1)}{N(k)}, \quad (5.6)$$

де  $g$  – пристосованість;  $k$  – момент часу,  $k = 1, 2, \dots, n$ .

Після розподілу обох частин рівняння (5.4) на  $N_t$  у лівій його частині одержуємо величину, що є, згідно рівнянню (5.6), показником пристосованості популяції, динаміка якої розглядається в дискретному часі.

У тому випадку, якщо входні в праву частину величини виражені у вигляді функцій відповідних факторів, відношення  $N_{t+1}/N_t$  може розглядатися як функція, що визначає залежність швидкості росту популяції від усіх факторів, що впливають на нього.

Стосовно до колорадського жука рівняння зміни його чисельності представлено у вигляді

$$\frac{N_{t+1}}{N_t} = K = \int_{t_0}^{t_1} F(x_i) d\tau \left(1 - \frac{\mu_1 C}{100}\right) \left(1 - \frac{\mu_2(z)}{100}\right) i, \quad (5.7)$$

де  $N_{t+1}$  і  $N_t$  – чисельність популяції шкідника в два послідовних моментах розмноження;

$\int_{t_0}^{t_1} F(x_i) d\tau$  – середня сумарна плідність однієї самки, як функція

метеорологічних факторів і тривалості розвитку генерації;

$\mu_2(z)$  – середній сумарний відсоток загибелі особин за період розвитку генерації як функція погодних умов;

$i$  – сумарний відсоток загибелі імаго за період зимівлі як функція фізіологічного їхнього стану;

$i$  – статевий індекс.

У цьому випадку показник  $K$  можна розглядати як екологічний коефіцієнт розмноження, чисельно рівний пристосованості популяції в дискретному часі. Вираз (5.7) представляє собою узагальнену модель для опису зміни чисельності шкідника під впливом коливань метеорологічних умов, у якій структурно об'єднані підмоделі, які описують основні характеристики динаміки – розмноження і загибель – також у зв'язку з метеорологічними умовами.

Моделювання життєвого циклу шкідника починається з виходу жуків, що перезимували, із ґрунту. Динаміка виходу імаго в конкретних погодних умовах досить задовільно апроксимується рівнянням

$$\gamma_\tau = \frac{1}{1 + e^{5,42 - 7,73\tau}}, \quad (5.8)$$

де  $\gamma_\tau$  – вихід жуків із ґрунту у відносних одиницях;

$\tau$  – час у відносних одиницях.

За початок виходу приймається дата стійкого переходу температури повітря через 10 °С, після якого ведеться підрахунок добових сум ефективних температур і за рівнянням (5.8) визначається момент початку масового виходу імаго, що збігається з максимумом першої похідної залежності (5.8).

З моменту початку масового виходу імаго з ґрунту і до його закінчення ( $\tau_1 = 0,50$ ;  $\tau_2 = 1,0$ ) велике значення в динаміці чисельності шкідника відіграють міграції жуків, що визначають швидкість і інтенсивність заселення шкідником посівів картоплі в поточному вегетаційному сезоні. Для оцінки інтенсивності міграцій у цей час використовуються строкові або максимальні значення температури повітря. Інтенсивність і швидкість заселення пропорційні кількості днів зі сприятливими для льоту жуків умовами.

Швидкість дозрівання жуків – добові відсотки розвитку – розраховується по перетвореному рівнянню (5.1)

$$y^* = \frac{100}{0,221t^2 - 8,738t + 4,15\Delta\tau + 94,6}, \quad (5.9)$$

де  $y^*$  – швидкість розвитку, %.

За початок яйцекладки приймається дата нагромадження суми добових відсотків розвитку, рівній 100 % ( $S_{ov}$ ). При нормальних термінах посадки картоплі, тобто з моменту переходу температури ґрунту на глибині 10 см через 7 °С, сходи з'являються раніше дат початку яйцекладки жуками масового виходу. У зв'язку з цим термін їхнього дозрівання може вважатися початком періоду продуктивної яйцекладки ( $S_{ov}$ ). До цього часу основна маса фізіологічно однорідних імаго встигає вийти з ґрунту, розселитися на посадки картоплі поточного року і підготуватися до розмноження. Подальше поведження жуків і їхнє розмноження визначається щільністю заселення і погодних умов. При щільності заселення імаго не вище 2 екз/м<sup>2</sup> інтенсивність яйцекладки визначається рівнем температури, вологістю повітря і довжиною дня. В цей час рослини картоплі знаходяться у фазі репродуктивного росту і мають для шкідника максимальну поживну=живильну цінність.

Рівняння зв'язку декадних сум плідності самок колорадського жука з температурою і довжиною дня має вигляд

$$\sum_{10} F_i = 4,78t_i + 156,7\tau_i - 4,77\tau_i^2 - 1313, \quad (5.10)$$

$$R = 0,73,$$

де  $\sum_{10} F_i$  – сума яєць за  $i$ -у декаду,

$t_i$  – середня за  $i$ -у декаду температура повітря,

$\tau_i$  – довжина дня на початок  $i$ -ої декади.

Розрахунок декадної плідності самок колорадського жука ведеться за рівнянням (5.10) з урахуванням температурних меж яйцекладки. З цією метою програмою передбачено розрахунок довжини дня на дату початку масової яйцекладки і наступні дні через кожен декаду. За внутрішню константу при розрахунках приймається широта гідрометеостанції.

Сумарна плідність для моделі (5.7) обчислюється за формулою

$$\sum F_{np} = \sum_{S_{Ov}^*}^{S_{Ov}^{**}} \sum_{10} F(t, \tau) \quad (5.11)$$

як сума декадних сум яєць, що відкладаються за період продуктивної яйцекладки.

Поняття продуктивної яйцекладки вводиться з наступних міркувань. Як указувалося раніш, самки колорадського жука відкладають яйця протягом

досить тривалого періоду часу, однак не з усіх яйцекладок можуть розвиватися імаго, здатні до перезимівлі. Тому частина яєць, у ряді випадків дуже значна, не грає ніякої ролі в збільшенні чисельності шкідника в наступному році. Отже, продуктивна плідність завжди менше загальної. Для обліку цієї особливості в (5.7) і введенні межі  $S_{O_v}^*$  і  $S_{O_v}^{**}$ . Межа  $S_{O_v}^*$  залежить від терміну виходу жуків, що перезимували, і тривалості їхнього дозрівання. Межа  $S_{O_v}^{**}$  є показником кінця періоду продуктивної яйцекладки і визначається як дата тієї яйцекладки, з якої імаго з'являються до переходу восени температури повітря через 12 °С. У цьому випадку період переддіапаузного живлення складе 10–15 днів і частина імаго зможе підготуватися до переживання зимового періоду.

Розрахунок тривалості розвитку повної генерації ведеться за перетвореним рівнянням (5.2) для імаго

$$y^* = \frac{100}{0,378t^2 - 18,54t + 253,7}. \quad (5.12)$$

При цьому для одержання осередненої тривалості розвитку генерації в межах часового інтервалу від  $S_{O_v}^*$  до  $S_{12^\circ\text{C}}$  розрахунок ведеться з послідовним зсувом на одну декаду.

Осереднена тривалість розвитку генерації ( $O_v - Im_n$ ) розраховується за виразом

$$Q = \frac{y_{\tau_0} + y_{\tau_1} + \dots + y_{\tau_n}}{n}. \quad (5.13)$$

де  $y_{\tau_0}$  – тривалість розвитку генерації шкідника з яйцекладок, відкладених у дату  $S_{O_v}^*$ ;

$y_{\tau_1} \dots y_{\tau_{n-1}}$  – тривалість розвитку генерації з яєць, відкладених через 1, 2, ...  $n-1$  декад після дати  $S_{O_v}^*$ ;

$y_{\tau_n}$  – тривалість розвитку генерації шкідника з яєць, відкладених у дату  $S_{O_v}^{**}$ .

Розміри сумарної загибелі колорадського жука за період розвитку від яєць до імаго визначаються умовами зволоження і тривалістю періоду розвитку генерації

$$\mu_1 = 34,54 \ln Q + 20,291 \ln \sum W - 141,0, \quad (5.14)$$

$$R = 0,89; \quad S_{\mu_1} = \pm 5 \%,$$

де  $\mu_1$  – відсоток загибелі особин за осереднений період ( $O_v - Im_n$ );

$Q$  – осереднена тривалість розвитку генерації;

$\sum W$  – сума опадів за осереднений період ( $O_v - Im_n$ ).

Для визначення кількості особин колорадського жука, що гинуть, за період їхнього розвитку від яєць до імаго, обчислюють середню кількість опадів, які випадають за один день періоду від початку масової яйцекладки  $S_{O_v}^*$ , до переходу температури повітря через  $12^\circ\text{C}$  восени. Середня добова кількість опадів перемножується на середню тривалість розвитку генерації і за рівнянням (5.14) обчислюється середній відсоток загибелі  $\mu_1$ .

Загибель імаго за період зимівлі в залежності від фізіологічного їхнього стану визначається за рівнянням

$$\mu_2 = 74 - 5,6(t - 17,3), \quad (5.15)$$

де  $\mu_2$  – відсоток загибелі;

$t$  – середня температура періоду додаткового живлення жуків у межах  $14 \dots 20,5^\circ\text{C}$ .

Обчислюються середні за 10 днів переддіапаузного живлення імаго температури повітря від виходу перших жуків літньої генерації до  $S_{12^\circ\text{C}}$  з послідовним зсувом на одну декаду. Відсоток загибелі жуків за період зимівлі обчислюється за виразом

$$\mu_{2, \text{cp}} = \frac{\mu_{2,1} + \mu_{2,2} + \dots + \mu_{2,n}}{n}, \quad (5.16)$$

де  $n=1, 2, \dots, n$  – кількість декадних зсувів дат виходу імаго літньої генерації. При розрахунках за середніми багаторічними значеннями метеорологічних величин як показник загибелі за період зимівлі приймається  $\mu_2 = 60\%$ .

Алгоритмом передбачене обчислення термінів розвитку личинок II і IV віку з яєць, що відкладаються в період інтенсивної яйцекладки.

Дати появи зазначених фаз розвитку розраховуються за перетвореними рівняннями, наведеними у табл. 5.1; перетворення їх виконується в такий же спосіб, як і рівняння (5.2). Період між датами  $S_n$  II і  $S_n$  IV є найбільш ефективним для проведення хімічних обробок.

На заключному етапі розрахунків проводиться обчислення за формулою (5.11) показника зміни чисельності шкідника – екологічного коефіцієнта розмноження  $K$ . Коефіцієнт  $K$  може інтерпретуватися як показник середньої кількості особин, які розвиваються від однієї самки за період, рівний проміжку між послідовними розмноженнями, тобто за рік. З відомим коефіцієнтом  $\varepsilon$  (питомою швидкістю росту популяції) показник  $K$  зв'язаний співвідношенням  $\ln K = \varepsilon$ .

Зі структури моделі і визначення екологічного коефіцієнта розмноження виходить, що можуть бути теоретично визначені вузлові

значення  $K$ , при яких динаміка змін відносної чисельності шкідника має якісно різний характер. Такими вузловими значеннями є:  $K=1,0$ ;  $K>1,0$ ;  $K<1,0$ . Значення  $K = 1,0$  указують на те, що чисельність шкідника між двома послідовними моментами розмноження не змінилася і залишилася на постійному рівні; значення  $K > 1,0$  характеризують ріст чисельності і її інтенсивність, а значення  $K<1,0$ , навпаки, указують на зниження чисельності і відображають інтенсивність цього зниження.

**Моделювання розвитку хвороб рослин.** Умови погоди впливають на весь період захворювання рослин, починаючи від впровадження патогена і кінчаючи появою на поверхні ураженої культури репродуктивних органів паразита.

Взаємодія рослини, патогена і середовища Я. Планк у 1936 р. пропонує називати *трикутником хвороби*. При цьому основним показником впливу цих факторів служить швидкість інфекції, тобто збільшення кількості (або частки) ураженої тканини за одиницю часу. Швидкість інфекції, як указує Планк, підсумовує всі показники, що впливають на інфекційний процес, – генетичну стійкість хазяїна, його вік, щільність рослинного покриву, вірулентність (вірулентність це сукупність хвороботворних властивостей мікробів – збудників заразних хвороб) і агресивність патогена, величину і форму репродуктивних тілець, кількість опадів, відносну вологість і температуру повітря та ін.

Для визначення швидкості плин епіфітотій у наукових дослідженнях і практичній діяльності застосовується математичне моделювання. Воно дозволяє оцінити значення окремих факторів у динаміці хвороби і визначити вплив на них комплексу агротехнічних і захисних заходів.

Однією з найбільш широко розповсюджених моделей, які відображають хід епіфітотії, служить модель Я. Планка

$$\frac{dx}{dt} = rx(1 - x) , \quad (5.17)$$

де  $dx/dt$  – швидкість збільшення хвороби за одиницю часу;

$x$  – кількість (частка) хворої тканини рослини;

$t$  – час протікання хвороби;  $(1-x)$  – кількість (частка) здорової тканини, доступної для зараження;

$r$  – швидкість інфекції.

У цій формулі приймається умовно, що швидкість інфекції  $r$  залишається постійною протягом усього часу спостереження, а утворення спор, зараження рослин і наростання хвороби відбуваються безупинно. Однак у природі це положення може служити скоріше виключенням, ніж правилом. Тому в рівняння, запропоноване Я Планком, необхідно вводити поправки, обумовлені впливом на інфекційний процес зовнішніх факторів і, насамперед, погоди.

Відносна швидкість інфекції  $r_1$  за конкретний проміжок часу  $t_2 - t_1$  можна визначити за формулою

$$r_1 = \frac{1}{t_2 - t_1} \left( \log_e \frac{x_2}{1 - x_2} - \log_e \frac{x_1}{1 - x_1} \right), \quad (5.18)$$

де  $\log_e \frac{x_2}{1 - x_2}$  і  $\log_e \frac{x_1}{1 - x_1}$  – натуральні логарифми відношення частки зараженої тканини до частки здорової відповідно в час  $t_2$  і  $t_1$ .

Швидкість інфекції, визначену за цією формулою, характеризує її осереднений показник за розглянутий проміжок часу.

Погодні умови служать вирішальним фактором щорічних коливань інтенсивності розвитку хвороб рослин. Один тип погоди сприяє спалаху епіфітотії, інший – пригнічує її.

**Моделювання впливу ушкодження рослин хворобами на формування урожаю.** Багаті вуглеводами бадилля і бульби картоплі - прекрасний субстрат для численних мікроорганізмів, грибів та бактерій, що викликають різні захворювання цієї культури.

Фітофтора - одна з найшкідливіших хвороб картоплі. Фітофтора широко поширена і відома там, де розводять картоплю. Особливо великої шкоди завдає хвороба в зонах з рясним випадінням опадів в другу половину літа. Збудник хвороби - гриб *Phytohthora intestans* de Vary. Фітофтора вражає листя, стебла і бульби, іноді бутони і ягоди картоплі. Перші ознаки хвороби з'являються на нижніх листках картопляного куща у вигляді темно-бурих мокрих плям. На нижній стороні листя на межі здорової та ураженої тканини утворюється білий наліт, помітний в дощову погоду або вранці до висихання роси.

За сприятливих умов (часті випадіння опадів, помірна температура) хвороба на полі поширюється дуже швидко і протягом 7-10 днів може знищити все бадилля картоплі. Чим ближче до поверхні розташовані бульби, тим швидше і сильніше відбувається їх зараження. На уражених бульбах з'являються бурі тверді плями. На розрізі таких бульб видно іржаве фарбування м'якоті.

Температура середовища є одним з основних факторів, що визначають можливість виникнення захворювання рослин і ступінь його шкідливості. Вплив цього фактора починає проявлятися вже на перших етапах інфекційного процесу, обумовлюючи життєздатність збудника хвороби і можливість його збереження до початку вегетаційного періоду. Збереження життєздатності патогенна значною мірою залежить від форми його існування протягом періоду, коли припиняється вегетація рослин. Найменш стійкими до впливу середовища в цей час виявляються так звані пропативні спори. При температурі вище 15°C значно знижується активність проростання зооспор збудника фітофторозу картоплі, оптимальної для них є помірна температура (10-15°C) у поєднанні з підвищеною вологістю повітря.

Короткочасний вплив високих температур (вище максимальних) конідії можуть переносити, не втрачаючи життєздатності.



При температурах  $-1$  і  $-2^{\circ}\text{C}$  конідії проростають, але й не втрачають здатності проростати. Конідії гинуть при тих же негативних температурах, при яких відмирає бадилля картоплі.

На розвиток хвороби в бульбах впливає температура повітря. Особливо сильно гниють уражені бульби в перший період зберігання, коли температура в сховищах досить висока. При температурі  $3-5^{\circ}\text{C}$  симптоми хвороби на заражених бульбах проявляються повільно. Вже в грудні на більшості бульб розвивається суха або мокра гниль. Гіфи всередині бульб зберігаються протягом усього періоду зберігання. Вологозабезпеченість середовища значною мірою визначає тривалість збереження життєздатності патогенна. Конідії фітофтори картоплі при вологості повітря близько  $20-40\%$  втрачають життєздатність через  $1-2$  години при вологості повітря  $50-80\%$  - тільки через  $3-5$  годин.

Конідії фітофтори особливо чутливі до вологості повітря. Конідії проростають після  $6$ - годинного перебування заражених листів картоплі в сухому повітрі. При одній і тій же температурі життєздатність конідій, змінюється залежно від вологості повітря. При температурі  $20^{\circ}\text{C}$  і відносній вологості повітря  $20-40\%$  конідії втрачають життєздатність через  $1-3$  години, а при тій же температурі, але при більш підвищеної відносній вологості повітря, як  $50-80\%$ , життєздатність зберігалася  $5-15$  годин. Після  $7$  годинного перебування у вологому повітрі (менше  $90\%$ ) конідії втрачали здатність проростати.

Все це свідчить про малу ймовірність тривалого збереження життєздатності у конідій фітофтори.

Основні чинники, від яких залежить характер шкідливості хвороби і величина втрат врожаю наступні:

1. Наявність вогнищ інфекції та віддаленість від них посадок картоплі (в основному вогнища інфекції - хворі посаджені бульби).

2. Сприйнятливість сорту - зазвичай ранньостиглі сорти уражуються сильно, пізньостиглі - слабо.

3. Умови погоди - при вологості і помірно теплій погоді фітофтора швидше і сильніше розвивається.

4. Час появи фітофтори. При появі хвороби в кінці вегетації, або слабкому її розвитку, можна розраховувати на менші втрати врожаю, ніж тоді коли хвороба виникає на початку вегетації.

5. Тип ґрунту - на піщаних ґрунтах бульби картоплі менше уражуються, ніж на глинистих.

6. Прийоми агротехніки - строки посадки, добрива, догляд, прибирання, режим зберігання.

Для боротьби з фітофторою розроблений комплекс прийомів, серед яких велике значення мають запобіжні заходи. Так, весняне перебирання бульб з відбірково хворих бульб, запобігає створення ранніх джерел інфекції в ґрунті. Перебирати бульби доцільно після пророщування, тому що добре проявляються фітофторні плями і якість перебирання поліпшується.

Пророщування і ранні строки посадки можуть вберегти картоплю ранніх сортів від поразки фітофторою, яка проявляється, як правило, в кінці липня – на початку серпня. Своєчасно висаджена пророщена картопля ранніх сортів до цього часу вже закінчує вегетацію і уникає поразки.

Вчасно проведене підгортання оберігає бульби від зараження фітофторою в період вегетації. Через ґрунтовий шар товщиною 12-15 см конідії фітофтори майже не проникають.

Односторонні азотні добрива підвищують ураженість картоплі фітофторою. Правильне співвідношення азоту, фосфору і калію усуває негативний вплив азоту на поширення хвороби.

Ефективний прийом боротьби з хворобою - просушування бульб під час прибирання. Якщо прибирають картоплю в суху погоду, просушують бульби в полі. У дощову погоду необхідно просушувати картоплю під навісом, у тимчасових буртах. Просушування бульб треба починати негайно після викопування. Чим більше часу проходить з моменту викопування до просушування, тим більше бульб уражається фітофторою.

В останні роки широке застосування для боротьби з фітофторою отримало позакореневе підживлення картоплі мікродозами міді. Вони не вбивають спори гриба, але рослини, які підгодували розчином сірчанокислої міді, стають стійкішими до фітофтори, і поява хвороби на таких посівах відтягується на термін, що залежить від погодних умов.

При формуванні врожаю картоплі його зниження найбільш часто відбувається через наступні причини: по-перше, значні коливання врожайності визначаються впливом погодних умов, по-друге, при значному перезволоженні спостерігається розвиток фітофтори, що також обумовлює великі коливання врожаю картоплі.

Німецькими вченими SCHRUDTER та ULLRICH була розроблена модель для боротьби з фітофторозом картоплі, так як вирощування картоплі дуже скоротилося у Німеччині, в останні роки врожай картоплі складає приблизно 208 – 415 га, тому тема фітофторозу картоплі залишається актуальною.

В моделі для боротьби з фітофторозом картоплі, моделюється температура повітря, відносна вологість повітря та опади і вплив цих факторів на поширення захворювання. За допомогою цієї моделі, можна вчислити вплив температури повітря, відносної вологості повітря та опадів на розвиток захворювання за мінімальний період і тоді поширення епідемії захворювання можна уникнути.

Модель не прогнозує чи відбудеться епідемія спалаху захворюваності, чи ні, вона тільки прогнозує, що в найкоротші терміни може початися розвиток захворювання. За допомогою моделі, користувачу не треба проводити будь-яких заходів по боротьбі з фітофторозом, до того часу коли це буде потрібно, до цього часу рекомендується проводити на полі візуальну перевірку картопляних кущів.

Динамічну модель погода-урожай для картоплі, як основу системи картопля-шкідник-хвороба-середовище існування розробили О.К. Устинова,

Є.В. Абашина, В.В. Вольвач. Посів в моделі розглядається як функціонально диференційоване ціле, в якому виділено п'ять ємностей: листя, стебла, коріння, материнська бульба, бульба нового врожаю (l, s, r, c, r). Добовий приріст біомаси кожного органу рослини визначається процесами росту  $G_p$ , дихання  $D_p$ , розпаду  $q_p$  і розпад відмерлих тканин  $P_p$ :

$$dm_p / dt = G_p - D_p - q_p - P_p \quad (5.19)$$

де  $m_p$  – вага р-го органу, мг/см<sup>2</sup>.

Під ростом в моделі розуміється новоутворення структурної маси і передбачається, що весь фонд вуглеводів, який сформувався за добу перетворюється в структурну масу в процесі росту.

Для опису дихання використана двокомпонентна схема. Прийнято, що дихання складається з дихання зростання, прямо пропорційного швидкості росту і дихання підтримки, обумовленого величиною вже сформованої маси органу, вологістю і температурою середовища:

$$D_p = R_g G_p + [D_1(1 - \psi_Q) + D_2] m_p \varphi_Q, \quad (5.20)$$

де  $D_p$  - подих р-го органу, мг/мг добу;

$R_g$  - коефіцієнт дихання зростання;

$D_1, D_2$  - коефіцієнти дихання підтримки, мг/мг добу;

$\psi_Q \varphi_Q$  - вологісна і температурна функції дихання.

Вплив режиму зволоження на утворення нових тканин рослини здійснюється через два канали: при нестачі вологи в ґрунті - через продихокутикулярний опір потоку  $CO_2$ , при надлишку - через коефіцієнт перезволоження. Азотний режим впливає на фотосинтез і ріст в моделі через величину фотохімічного опору фотосинтезу. Слід підкреслити, що в цій моделі для врахування хвороб використовуються фактичні дані про відсоток ушкоджень, розвиток хвороб не моделюється. При наявності ушкоджень вводяться дати їх настання, кількість пошкоджених органів і відсоток ушкоджень. Таким чином, інформація про пошкодження або про хвороби, що надходить в модель, тягне за собою зміну мас і площ органів картоплі. Така інформація може бути отримана в результаті розрахунків по окремій моделі розвитку хвороб. Ю.А.Моргунов, В.В. Вольвач, О.К. Устинова розробили модель розвитку фітофтори картоплі.

Сучасна технологія вирощування сільськогосподарських культур передбачає контроль за станом посівів та корекцію агротехнічних заходів в залежності від результатів цього контролю. Одна з характеристик стану посівів - ступінь розвитку різних хвороб, що вражають рослини. У зв'язку з цим становить інтерес проблема моделювання розвитку найбільш

небезпечної хвороби картоплі - фітофторозу. Стан посівів визначають наступні характеристики:  $X_p(\tau, t)$  - площа листової поверхні, що знаходиться в  $\tau$ - стадії латентного періоду на момент часу  $t$ ; аналогічна величина для інфекційного періоду  $x_i(\tau, t)$ ;  $x_*$  - площа загиблої листової поверхні. Загальна площа зараженої листової поверхні дорівнює:

$$X_z = \int_0^1 x_p(\tau, t) d\tau + \int_0^1 x_i(\tau, t) d\tau + x_* \quad (5.21)$$

В основу моделювання впливу ушкодження рослин хворобами на формування урожаю (А.М. Польовий, 1979) покладено той факт, що впровадження паразита в тканині рослини-хазяїна викликає численні зміни у фізіологічних функціях рослини. Фотосинтетична активність листків хворих рослин значно знижується в порівнянні зі здоровими. Зниження інтенсивності фотосинтезу залежить від ряду факторів – фази розвитку рослини-хазяїна, ступеня ураження, стану рослини при зараженні. Зміни інтенсивності фотосинтезу, як правило, не виявляються в інкубаційний період. Однак, з появою видимих ознак ушкодження інтенсивність фотосинтезу різко знижується, у ряді випадків значно – до 32 %.

При моделюванні фотосинтезу вплив інфекції на цей процес може бути введено через зміну кута нахилу і плато світлової кривої фотосинтезу

$$\Phi_{i \text{ inf}}^j = \frac{\Phi_{\max i \text{ inf}} a_{\Phi_{i \text{ inf}}} Q_{\Phi}^j}{\Phi_{\max i \text{ inf}} + a_{\Phi_{i \text{ inf}}} Q_{\Phi}^j}, \quad (5.22)$$

де  $\Phi_{i \text{ inf}}$  – швидкість фотосинтезу  $i$ -го органа ураженої інфекцією рослини,  $\text{мг} \cdot \text{CO}_2 / (\text{дм}^2 \cdot \text{г})$ ;

$\Phi_{\max i \text{ inf}}$  – швидкість фотосинтезу  $i$ -го органа ураженого інфекцією рослини при світловому насиченні,  $\text{мг} \cdot \text{CO}_2 / (\text{дм}^2 \cdot \text{год.})$ ;

$a_{\Phi_{i \text{ inf}}}$  – початковий нахил світлової кривої фотосинтезу для  $i$ -го органа ураженої рослини,  $\text{мг} \cdot \text{CO}_2 / (\text{дм}^2 \cdot \text{год.}) / (\text{Вт} \cdot \text{м}^2)$ .

При захворюванні знижується стійкість рослин до несприятливих факторів зовнішнього середовища, максимум температурної кривої фотосинтезу уражених інфекцією рослин зсувається у бік більш низьких температур. Тоді вплив температури повітря на фотосинтез хворої рослини можна описати виразом

$$\Psi_{\Phi_{i \text{ inf}}}^j = 0,2 \frac{T_d^i - T_{d_0}}{T_{d_{opt}} - T_{d_0} - \Delta T_{i \text{ inf}}} \left[ 6 - \left( \frac{T_d^i - T_{d_0}}{T_{d_{opt}} - T_{d_0} - \Delta T_{i \text{ inf}}} \right)^5 \right], \quad (5.23)$$

де  $\Delta T_{inf}$  – температурна поправка, яка враховує зміну рівня оптимальної для фотосинтезу температури повітря при ураженні рослини інфекцією, °С.

Починаючи з моменту зараження інтенсивність дихання уражених тканин значно змінюється. Зниження інтенсивності дихання моделюється за рахунок зниження дихання росту і дихання підтримки. Дихання хворої рослини  $R_{inf}$  описується таким рівнянням

$$R_{inf} = \alpha_{R_{inf}} R , \quad (5.24)$$

де  $\alpha_{R_{inf}}$  – онтогенетична крива дихання хворої рослини, безрозмірна.

Ушкодження рослин хворобами призводить до зменшення площі асимілюючої поверхні і зниження кількості функціонуючої біомаси, що можна описати такими рівняннями:

$$L_{i\ inf}^j = L_i^{j-1} k_{inf}^j , \quad (5.25)$$

$$\tilde{m}_{i\ inf}^j = m_i^{j-1} k_{inf}^j , \quad (5.26)$$

де  $L_{i\ inf}$  – відносна площа асимілюючої поверхні  $i$ -го органа хворої рослини, м/м<sup>2</sup>;  $\tilde{m}_{i\ inf}$  – функціонуюча біомаса  $i$ -го органа хворої рослини, г/м<sup>2</sup>;

$k_{inf}$  – параметр, яка характеризує ступінь ураження рослин, безрозмірний.

Зниження показників фотосинтетичної діяльності в рослини при захворюванні закономірно призводить до зниження урожаю.

#### 5.4 Теоретичні передумови прогнозування. Види прогнозу

Прогнозом називається імовірнісна оцінка розвитку хвороб рослин і визначення потенційної загрози майбутньої поразки і всихання насаджень і пов'язаних з цими процесами різних видів збитку.

Розвиток хвороб рослин піддається коливанням по роках і навіть протягом одного вегетаційного періоду. Це проявляється, по-перше, в зміні широти охоплення їм території, по-друге, в інтенсивності ураження посівів, насаджень. Усе разом узятє визначає розміри втрат і величину економічного збитку. Тому, з огляду на вищевказане, представляє великий практичний інтерес і значимість завчасного передбачення ступеня очікуваного розвитку хвороб і термінів окремих заражень і їх проявів. Можливість передбачити - становить сутність прогнозу хвороб рослин.

Важливу роль в сезонній динаміці хвороб рослин, на думку ряду авторів (Степанов, Чумаков, 1972; Макарова, Минкевич, 1977) грає погода, особливо умови температури і вологості. Погода впливає на різні етапи патологічного процесу: інфекцію, протягом інкубаційного періоду, прояв

хвороби, спороутворення, їх поширення, на життєздатність заразного початку. Погода впливає на стійкість (сприйнятливість) рослин і вірулентність збудника до хвороби.

З точки зору користі для лісового або сільського господарства першочергове значення має таке прогнозування хвороб рослин, яке забезпечує своєчасне попередження про небезпеку. Мало користі від попередження, що надійшло на той час, коли патоген вже знаходиться в рослині. Крім своєчасності передбачення, прогноз повинен бути правильним. Надійне передбачення хвороб, проти яких застосовується обприскування посівів і насаджень фунгіцидами, корисно в багатьох відносинах. Воно не тільки допомагає вирішити питання про те, обприскувати або не обприскувати посіви, але, що не менш важливо, дозволяє використовувати фунгіцид саме в той час, коли він має найбільший захисну дію.

Постановка прогнозу хвороб рослин теоретично можлива на відносно тривалі періоди (багаторічний прогноз), а також в межах одного року, окремого сезону або навіть декількох днів (сезонний прогноз). Розрізняють дві форми сезонного прогнозу - довгостроковий і короткостроковий. Зупинимося на кожному виді прогнозу окремо.

**Багаторічний прогноз.** Багаторічний прогноз встановлює загальні тенденції динаміки захворювань рослин в зв'язку з повторюваністю певних сполучень погоди і зміною клімату на тій чи іншій території. Залежно від характеру багаторічного прогнозу його поділяють на дві форми:

- територіальний багаторічний прогноз, або фітопатологічне районування;
- погодинний багаторічний прогноз.

Територіальна форма прогнозу може бути здійснена щодо будь-якого захворювання, особливо для захворювань, що носять епіфітотійний характер. Для цього необхідні певні відомості про географічне поширення господаря і патогена, вплив на патогенез навколишнього середовища і частоти повторення сприятливих для розвитку хвороб умов навколишнього середовища. Складання територіального багаторічного прогнозу хвороб рослин здійснюється в наступній послідовності. Спочатку фіксують вогнища хвороби, які виявляються протягом ряду років в одних і тих же районах. При цьому особлива увага повинна приділятися виявленню осередків нових хвороб.

Щорічне картування місць реєстрації фітопатогенів дозволяє судити про розширення або стабільності їх ареалу. У межах встановлених ареалів хвороби в міру накопичення даних встановлюють зону різної шкодочинності хвороби з різною частотою повторюваності епіфітотій. Робиться агрокліматична оцінка цих зон. Імовірність масових спалахів хвороб рослин обґрунтовують виходячи з біології патогена і рослини-господаря і вплив на патогенез метеорологічних факторів. Особливу увагу приділяють таким важливим для розвитку патогена факторам, як температура і вологість. Всі ці дані відповідним чином наносяться на спеціальні карти або схеми, на підставі яких передбачається фітопатологічна ситуація в багаторічному аспекті.

Погодинний багаторічний прогноз здійснюється різними методами, в основу яких покладені біологічна характеристика популяції патогенів, циклічні явища в природі, стабільні зміни погоди і клімату.

Стосовно до багаторічних насаджень для цієї мети можливо також використання закономірностей динаміки хвороби, яка встановлюється ретроспективно у вигляді математичних формул.

З циклічних явищ з метою багаторічного прогнозування хвороб рослин використовують циклічність сонячної активності, вираженої в числах Вольфа (комплексний показник стану Сонця). Позначається  $W$ . Середня довжина циклу порядку 11,1 років. Встановлено, що сонячна активність певною мірою впливає на погоду Землі, а через неї на фенологію рослин і на динаміку розвитку фітопатогенів. Оскільки стан атмосфери Сонця позначається на метеорологічних умовах великих територій Землі, тому погодинний багаторічний прогноз слід розробляти в межах географічних зон.

При розробці погодинного багаторічного прогнозу використовують два методичних підходи. У першому випадку визначаються зв'язки інтенсивності прояви хвороб рослин безпосередньо з числом Вольфа. У другому - встановлюється ймовірність епіфітотій в залежності від характеру зміни кривої сонячної активності. Для цього крива сонячної активності в межах кожного циклу розбивається на ділянки - гілка підйому і галузь спаду, епохи максимуму і мінімуму. Кращі результати дає використання при складанні прогнозу ймовірності появи масових спалахів хвороб рослин в періоди, які відповідають різним ділянкам кривої 11-річного циклу активності Сонця.

Для постановки такого прогнозу необхідні дані про масові спалахи хвороб рослин. Числа Вольфа (їх кількісні значення) запозичуються з відповідної астрономічної літератури. Доведено, що в роки з мінімальною сонячною активністю відзначається зональний перенос повітряних мас із заходу на схід і в північній півкулі переважає спокійна погода, близька до багаторічних норм. У роки максимальної активності сонця домінують меридіональні потоки повітря, які стимулюють випадання опадів і значні зміни інших кліматичних характеристик.

Ймовірність прояву епіфітотії за будь-який період часу визначається відношенням числа епіфітотійних років до загальної кількості років розглянутого періоду.

$$P = \frac{m}{n}, \quad (5.27)$$

де  $P$  - ймовірність епіфітотій;

$m$  - число епіфітотійних років;

$n$  - загальне число років аналізованого періоду.

Аналіз зв'язку епіфітотій з сонячною активністю, проведений Л.А.Макаровою і І.І.Мінкевичем (1977), показав, що особливого зв'язку захворювань дерев до екстремумів (епоха  $\min$  і  $\max$ ) активності сонця не відзначається, тому доцільніше розглядати ймовірність епіфітотій за

періодами - крива (або гілка) підйому плюс епоха max (15% епіфітотійних років) і крива спаду плюс епоха min (41% епіфітотійних років). Як видно, тривалість другого періоду - крива спаду сонячної активності плюс епоха min більше, звідси і ймовірність епіфітотій в ці терміни вище.

**Довгостроковий сезонний прогноз хвороб рослин.** При цьому прогнозі розвиток хвороби передбачається з попередженням 1-10 місяців в залежності від специфіки патогенезу і наявних вихідних цифрових даних.

Такий прогноз використовується в цілях планування та обґрунтування необхідності проведення профілактичних і захисних заходів. Біологічна сутність цього прогнозу заснована на ряді показників, з яких основними є: кількість заразного початку, яке може забезпечити розвиток хвороби в наступному вегетаційному сезоні, схильність рослин до інфекції, що визначається багато в чому погодними умовами і кліматичними факторами, а також господарською діяльністю людини.

Методично довгостроковий сезонний прогноз хвороб рослин здійснюється за допомогою розрахунків математичних формул, що відображають зв'язки між захворюванням в даному вегетаційному періоді і попередніми погодними факторами (математичне моделювання).

Принципово розробка математичних моделей довгострокового сезонного прогнозу хвороб рослин ґрунтується на метеопатологічній або метеобіологічній засадах.

Метеопатологічний прогноз передбачає в якості основного прогностичного показника, сумарний індекс з нормованих значень погодних факторів, який надає комплексний вплив на розвиток хвороби. Математичний розрахунок такого прогнозу заснований на ретроспективному аналізі зв'язку попередньої погоди і інтенсивності розвитку хвороби в поточному році. З факторів погоди попереднього періоду найчастіше використовують температуру повітря і суму опадів. У ряді випадків можна використовувати і такі метеорологічні показники як: баланс вологи, число днів з опадами, відносна вологість повітря, температура ґрунту, висота снігового покриву та ін. Таким чином, на основі багаторічних даних (за 10-12 років) встановлюються корелятивні зв'язки між окремими показниками погоди і проявом хвороби в наступному сезоні з подальшим підбором такого поєднання погоди, яка б мала з хворобою дуже високий, практично функціональний зв'язок. В даний час в практиці захисту рослин на цьому принципі розробляються і використовуються для довгострокового прогнозу рівняння лінійної регресії

$$y = a + vx, \quad (5.28)$$

де  $y$  - прогнозований розвиток хвороби;

$x$  - сумарний індекс погоди (предикторів), що представляє собою поєднання погодних факторів;

$a, v$  - коефіцієнти рівняння.



У лісовій фітопатології математичне моделювання почало розвиватися відносно недавно. Метеопатологічний довгостроковий сезонний прогноз розроблен поки лише для деяких хвороб: соснового вертуна - південна Карелія - В.І. Крутов, шютте звичайне - для умов Білорусії - Н.І. Якимів.

Моделі довгострокового прогнозу хвороб рослин, розроблені на метеопатологічній основі, мають істотний недолік. Справа в тому, що підбір предикторів робиться механічно без їх чіткого біологічного обґрунтування. При цьому передбачається, що таке поєднання умов надає комплексний вплив на заразний початок, на рослини, на наступну екологічну обстановку. Таке використання предикторів поточного року, не має біологічного обґрунтування, але статистично пов'язано з погодними факторами прогнозованого періоду, це призводить до зниження надійності прогнозу. Зазначений недолік усувається при метеобіологічному підході, при якому використовуються тільки ті фактори зовнішнього середовища, вплив яких на окремі етапи епіфітотійного процесу очевидний. Попередній відбір таких предикторів робиться за допомогою логічної моделі, в основу якої покладено відомості про патогенез. Логічна модель являє собою схему причинно-наслідкових зв'язків, що відображають залежність розвитку даного захворювання від умов агротехніки і погоди. Причому, чим глибше знання про причини і сутності хвороби, тим більш досконала і логічна модель. Після відбору біологічно обґрунтованих предикторів будуються математичні моделі, які представляють множинне лінійне кореляційне рівняння. У ньому враховується спільний вплив відібраних предикторів на розвиток хвороби. Загальний вигляд рівняння наступний:

$$\overline{\chi_{(1)(2)}} = a + bx_1 + cx_2 \pm \sigma, \quad (5.29)$$

де  $a$ ,  $b$ ,  $c$  - постійні коефіцієнти, чисельні значення яких виходять при обчисленні;

$x_1$  і  $x_2$  - прогностичні фактори (предиктори);

$\sigma$  - помилка рівняння, тобто прогноз ставиться в певних межах з урахуванням тенденції зміни ситуації.

Як правило, такі моделі більш стабільні в часі і мають менше ризику залучення в прогностичні зв'язки випадкових показників, що значно підвищує якість прогнозу.

Така модель розроблена Аміневим П.І. для передбачення розвитку шютте звичайного сосни в умовах Білорусії.

Можливі й інші підходи до прогнозування інтенсивності ураження патогенами деревних рослин в наступному вегетаційному сезоні. В.К. Мороз запропонував метод довгострокового прогнозування розвитку снігового шютте сосни. Основою для складання прогнозу служать дані, що характеризують ступінь і давність поразки. При обліку вогнищ хвороби за давністю їх розвитку визначають загальну кількість новопосталих вогнищ  $N_1$  і кількість вогнищ, що діяли в минулому році  $N_2$ . Ставлення  $N_1$  до  $N_2$

показує коефіцієнт розвитку хвороби. Для визначення розвитку шютте снігового в наступному році по знайденому коефіцієнту розвитку хвороби користуються спеціальними номограмами.

**Короткостроковий сезонний прогноз.** Короткостроковий сезонний прогноз служить завершальною ланкою в системі захисту рослин від хвороб. Він застосовується для вибору оптимальних термінів проведення хімічних обробок і здійснюється протягом вегетації. Існує ряд методичних підходів до постановки такого прогнозу, але принципово всі вони базуються на даних спостережень за часом появи інфекції, термінами вегетації рослин і погодою.

При виявленні інфекційного початку встановлюють можливі джерела інфекції, її стан після перезимівлі, здатність до активного поширення і зараження рослин. Спостереження здійснюються за допомогою спеціальних пасток і приладів. При цьому можливі і лабораторні дослідження зразків уражених рослин. При спостереженні за вегетацією рослин встановлюють терміни появи сприйнятливих органів, особливо в той час, коли інфекція дозріває і починає поширюватися. Можливість впровадження патогенів в рослини контролюється погодними умовами. Важливе значення тут набуває розуміння "критичного періоду", під яким розуміється тривалість періоду поєднання температури повітря і зволоження рослин (або вологості повітря) протягом якого патоген може проникнути в рослини. Тривалість цього періоду неоднакова у різних збудників і залежить від агресивності патогена і стійкості рослини.

Після визначення критичного періоду встановлюють тривалість інкубаційного періоду - терміну, протягом якого патоген проходить розвиток в рослині і на ньому з'являються ознаки хвороби. Зазвичай цей період збігається з терміном нового спороношення патогена, проти якого і проводять хімічні обробки.

Тривалість інкубаційного періоду залежить від ряду факторів і перш за все від температури повітря. Чим ближче температура повітря до оптимальної для життєдіяльності патогена, тим коротше тривалість інкубаційного періоду.

Тривалість інкубаційного періоду визначають за формулою:

$$t = \frac{C}{T - k}, \quad (5.30)$$

де  $C$  - сума ефективних температур (температур, необхідних для повного розвитку патогена всередині рослини);

$k$  - термічний поріг розвитку хвороби;

$T$  - середньодобова температура повітря (за даними спостережень за 2-3 дня після критичного періоду).

Термічний поріг розвитку хвороби і сума ефективних температур визначаються дослідним шляхом. При використанні цієї формули необхідно враховувати наступні вимоги: якщо температурні умови повітря нижче оптимуму розвитку патогена, то у формулі використовують нижній поріг

розвитку патогена; якщо вони вище оптимуму - верхній, але в цьому випадку знаменник формули буде мати вигляд "k-T".

Таким чином, вивчення залежностей розвитку хвороб рослин від погодних умов, з'ясування закономірностей формування популяцій патогенів та їх динаміки, визначення можливості прогнозування інтенсивності ураження рослин, створюють всі умови для планування і своєчасного проведення комплексу профілактичних та захисних заходів з обмеження шкодочинності хвороб.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Болезни сельскохозяйственных культур. В 3 т. / Под ред. В.Ф. Пересыпкина. - К.: Урожай, - Т. 1. - 1989. - 213 с.; Т. 2. - 1990. - 248 с.; Т. 3. - 1991. - 208 с.
2. Болезни технических культур. В.Ф. Пересыпкин, З.А. Пожар, А.С. Корниенко и др.; Под ред. В.Ф. Пересыпкина. - М.: Агропромиздат, 1986. - 317 с.
3. Бордукова М.В. Болезни и вредители картофеля. - М.: Сельхозгиз, 1955.
4. Бихеле З.Н., Молдау Х.А., Росс Ю.К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги. - Л.: Гидрометеиздат, 1980. - 223 с.
5. Венгорек В.Г. Исследования зимовки колорадского жука на основе его физиологии // Колорадский жук и меры борьбы с ним. - М.: Изд-во АН СССР, 1958. - Сб. 2. - С. 53-65.
6. Венцкевич Г.З. Агрометеорология. - Л.: Гидрометеиздат, 1958. - 376 с.
7. Вердеревская Т.Д., Маринеску В.Г. Вирусные и микоплазмозные заболевания плодовых культур и винограда. - Кишинев: Штиинца, 1985. - 311 с.
8. Вилай В.И. Фузариоз. - К.: Наук, думка, 1977. - 442 с.
9. Вольвач В.В. Моделирование влияния агрометеорологических условий на развитие колорадского жука. - Л.: Гидрометеиздат, 1987. - 239 с.
10. Вольвач В.В. Агроклиматическая оценка условий развития и вредности колорадского жука на ЕТС. - Л.: Гидрометеиздат, 1974. - С.12.
11. Вольвач В.В. Методическое пособие гидрометеорологическим станциям и постам по прогнозированию сроков развития колорадского жука / Под ред. докт. геогр. наук А.П. Федосеева. - М.: Гидрометеиздат, 1975. - С. 6.
12. Гильманов Т.Г. Математическое моделирование биогеохимических циклов в травяных экосистемах. - М.: Изд-во МГУ, 1978. - 167 с.
13. Горбачев В.А. Математическое моделирование водно-теплового режима корнеобитаемого слоя почвы. - Обзорная информация ВНИИГМИ - МЦД. Серия «Гидрология суши», 1982. - Вып. 1. - 47 с.
14. Горленко М.В. Бактериальные болезни растений. - М.: Высш. шк., 1966. - 291 с.
15. Динамическая теория биологических популяций / Под ред. Р.А. Полуэктова. - М.: Наука, 1974. - 455 с.
16. Дорожкин Н.А., Бельцкая С.И. Болезни картофеля. - Минск: Наука и техника, 1979. - 246 с.
17. Лорх А.Г. О картофеле. - М.: Сельхозгиз, 1960. - 151 с.
18. Макарова Л.А., Минкевич И.И. Погода и болезни культурных растений. - Л.: Гидрометеиздат, 1977. - 142 с.

19. Макарова Л.А., Доронина Г.М. Агрометеорологическое обоснование оптимизации и защиты зерновых культур от вредной черепашки. – Л.: Гидрометеоиздат, 1983. – 144 с.
20. Макарова Л.А., Доронина Г.М. Агрометеорологические предикторы прогноза размножения вредителей сельскохозяйственных культур. – Л.: Гидрометеоиздат, 1988. – 212 с.
21. Математическое моделирование в агрометеорологии // Труды ВНИИСХМ. -1990. – Вып. 26. 77 с.
22. Микроорганизмы - возбудители болезней растений / В.И. Билай, Р.И. Гвоздык, И.Г. Скрипаль и др.; Под ред. В.И. Билай. - К.: Наук, думка, 1988. - 552 с.
23. 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.
24. Моделирование роста и продуктивности сельскохозяйственных культур. / Под ред. Ф.В. Пеннинга де Фриза и Х.Х. ван Лаара. – Л.: Гидрометеоиздат, 1986. – 320 с.
25. Наставление гидрометеорологическим станциям и постам, вып. 11, ч. 1. – Л.: Гидрометеоиздат, 1985. -316 с.
26. Натальина О.Б. Болезни ягодников. - М.: Колос, 1963. - 272 с.
27. Пересыпкин В.Ф. Атлас болезней полевых культур. - К.: Урожай, 1987. - 256 с.
28. Пересыпкин В.Ф. Болезни зерновых культур. - М.: Колос, 1979. – 279 с.
29. Пересипкін В.Ф. Сільськогосподарська фітопатологія: Підручник. – К.: Аграрна освіта, 2000. – 415 с.
30. Пересыпкин В.Ф., Тютюрев С.Л., Боталова Т.С. Болезни зерновых культур при интенсивных технологиях их возделывания. — М.: Агропромиздат, 1991. - 272 с.
31. Полевой А.Н. Агрометеорологические условия и продуктивность картофеля в Нечерноземье. – Л.: Гидрометеоиздат, 1978. – 117 с.
32. Полевой А.Н. Теория и расчет продуктивности сельскохозяйственных культур. –Л.: Гидрометеоиздат, 1983. – 286 с.
33. Полевой А.Н. Прикладное моделирование и прогнозирование продуктивности посевов. – Л.: Гидрометеоиздат, 1988. – 318 с.
34. Польовий А.М. Сільськогосподарська метеорологія. Підручник. Одеса: ТЕС, 2013. – 630 с.
35. Полуэктов Р.А. Динамические модели агроэкосистемы. – Л.: Гидрометеоиздат, 1991. – 312 с.
36. Полуэктов Р.А., Смоляр Э.И., Терлеев В.В., Топаж А.Г. Модели продукционного процесса сельскохозяйственных культур. – Изд-во С.-Пб.: университета, 2006. – 393 с.
37. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. VII. – Л.: Гидрометеоиздат, 1985. – 304 с.

38. Попкова К.В. Общая фитопатология. - М.: Агропромиздат, 1989. - 399 с.
39. Попкова К.В., Воловик А.С., Шнейдер Ю.И., Шмыгля В.А. Защита картофеля в условиях индустриальной технологии. - М.: Россельхозиздат, 1986. - 152 с.
40. Развязкина Г.И. Вирусные заболевания злаков. - Новосибирск: Наука, 1975. - 291 с.
41. Росс Ю.К. Радиационный режим и архитектура растительного покрова. - Л.: Гидрометеиздат, 1975. - 314 с.
42. Руденко А.И., Белозор Н.И. Влияние климата на распространение колорадского жука, рака и фитофторы картофеля // Прогноз в защите растений от вредителей и болезней. - Рига, 1964. - с.35-64.
43. Руднев Г.В. Агрометеорология. - Л.: Гидрометеиздат, 1964. - 277 с.
44. Тооминг Х.Г. Солнечная радиация и формирование урожая. - Л. Гидрометеиздат, 1977. - 200 с.
45. Тооминг Х.Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. - Л.: Гидрометеиздат, 1984. - 264 с.
46. Торнли Дж.Г.М. Математические модели в физиологии растений. - Киев: Наукова Думка, 1982. - 310 с.
47. Франк Дж., Торнли Дж. Х. М. Математические модели в сельском хозяйстве. - М.: Агропромиздат, 1987. - С. 399.
48. Ченкин А.Ф. Экономика и организация защиты растений. - М.: Колос, 1978. - 256 с.
49. Чумаевская М.А., Мотвеева Е.В., Королева И.Б. Бактериальные болезни зерновых культур. - М.: Агропромиздат, 1985. - 287 с.
50. Шатилов И.С., Чудновский А.Ф. Агрофизические, агрометеорологические и агротехнические основы программирования урожая. - Л.: Гидрометеиздат, 1980. - 318 с.
51. Шумиленко Е.П. Болезни картофеля и меры борьбы с ними. - Свердловск, 1956.
52. H.Dommermuth. A warning service for combating late blight of potato (*Phytophthora infestans*) in the federal republic of Germany. *ISHS Acta Horticultural* 214. *Agrometeorology of the Potato Crop*.
53. Diepen C.A., van, Wolf J., Keulen H., van. WOFOST: a simulation model of crop production // *Soil Use and Management*. - 1989. - № 5. - P. 16-24.
54. Ritchie J.T., Godwin D.C., Otter-Nacke S. CERES Wheat. A Simulation Model of Wheat Growth and Development College Station. - Texas: Texas. AM University Press, 1985.
55. Thornly J.H.M. Mathematical models in plant physiology. Academic Press. London. New York. San Francisco, 1976. - 310 p.
56. Weisberg P.J., Bonavia F., Bugman H. Modeling the interacting effects of browsing and shading on mountain forest tree regeneration (*Picea abies*). // *Ecological Modeling*. - 2005. - 185. - P. 213-230.

## Зміст

ПЕРЕДМОВА.....	3
1. АГРОМЕТЕОРОЛОГІЧНІ УМОВИ І ФОТОСИНТЕТИЧНА ПРОДУКТИВНІСТЬ ПОСІВІВ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР.....	4
1.1 Загальна характеристика продукційного процесу.....	4
1.2 Ефективність використання сонячної радіації фітоценозами.....	11
1.3 Потенційний і дійсно можливий урожай посівів.....	17
1.4 Рівняння росту і функції розподілу асимілятів.....	21
2. БАЗОВА МОДЕЛЬ ОЦІНКИ АГРОКЛІМАТИЧНИХ РЕСУРСІВ ФОРМУВАННЯ ПРОДУКТИВНОСТІ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР А.М. ПОЛЬОВОГО.....	28
2.1. Концепція моделювання.....	28
2.2 Блок вхідної інформації.....	30
2.3. Блок показників сонячної радіації і волого-температурного режиму з врахуванням експозиції поля.....	30
2.4. Блок функцій впливу фази розвитку і метеорологічних факторів на продукційний процес рослин.....	36
2.5. Блок родючості ґрунту і забезпеченості рослин мінеральним живленням.....	38
2.6. Блок агроекологічних категорій урожайності.....	40
2.7. Блок узагальнених оціночних характеристик.....	42
3. МОДЕЛЮВАННЯ ПРОДУЦІЙНОГО ПРОЦЕСУ РОСЛИН.....	44
3.1. Загальна характеристика продуційного процесу рослин.....	44
3.2. Моделювання фотосинтезу, дихання і газообміну CO <sub>2</sub> листка.....	47
3.3. Моделювання розподілу асимілятів і елементів мінерального живлення.....	51
3.3.1. Емпіричний підхід.....	52
3.3.2. Напівемпіричний підхід до визначення ростових функцій.....	57
3.3.3. Функціональний підхід до розподілу.....	61
4. МОДЕЛЮВАННЯ РОСТУ РОСЛИН І ПРОЦЕСУ ФОРМУВАННЯ УРОЖАЮ ПОСІВІВ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР. РІВНЯННЯ РОСТУ.....	66
4.1. Підходи до емпіричного опису процесів росту.....	66
4.2. Простий експоненціальний ріст з різкою відсічкою, мономолекулярне рівняння.....	69
4.3. Рівняння логістичного росту і крива росту Гомпертца.....	72

4.4. Рівняння росту Річардса і Чантера.....	76
4.5. Експоненціальні поліноми.....	81
<b>5. ПОГОДА І ШКІДНИКИ, ХВОРОБИ РОСЛИН.....</b>	<b>84</b>
5.1 Вплив факторів зовнішнього середовища на розвиток і розмноження шкідників рослин.....	84
5.2 Вплив факторів зовнішнього середовища на появу і розвиток хвороб рослин.....	108
5.3 Моделювання життєвого циклу розвитку шкідливих організмів і швидкості інфекційного процесу.....	113
5.4 Теоретичні передумови прогнозування. Види прогнозу.....	125
<b>СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ.....</b>	<b>132</b>



Навчальне видання

**Свидерська Світлана Михайлівна**

**Моделювання продуктивності агрофітоценозів та впливу  
агрометеорологічних умов на розвиток шкідників та хвороб**

Конспект лекцій

Підп. до друку  
Умовн. друк. арк..

Формат  
Тираж

Папір  
Зам. №

Надруковано з готового оригінал-макета

---

Одеський державний екологічний університет,  
65016, Одеса, вул.. Львівська, 15

---