

УДК 581.1: 631.4

ЛИМИТИРОВАННЫЙ ОТБОР ПИТАТЕЛЬНОГО ЭЛЕМЕНТА ИЗОЛИРОВАННЫМ КОРНЕМ

В. Л. ПОЛЯКОВ

Институт гидромеханики НАН Украины, Киев

Получено 03.05.2001

Получено аналитическое решение задачи о притоке питательного элемента к изолированному корню при общем характере его поглощения (в соответствии с нелинейной кинетикой Михаэлиса-Ментен). В качестве частного случая рассмотрена динамика элемента при его низкой концентрации в почвенном растворе, что позволило использовать приближение линейной кинетики. Проведенное для указанного случая сопоставление данного приближенного решения с известным точным Кушмана свидетельствует о практически полном их совпадении. Изучены закономерности переноса элемента в зоне влияния корня и его накопления в корне при разнообразных условиях, отвечающих разным уровням содержания основных макро- и микроэлементов. Дана оценка значимости изменения поглотительной способности корня, обусловленного физиологическими причинами (возрастом), для продукционного процесса. Обоснован подход к построению функции отбора малоподвижных элементов растением в рамках концепции биологической сплошной среды.

Одержаний аналітичний розв'язок задачі про приплив елементу живлення до ізолюваного кореню при загальному характері його поглинання (у відповідності з нелінійною кінетикою Міхаеліса-Ментен). Окремо розглянута динаміка елементу у випадку його низької концентрації у поровому розчині, що дозволило використати наближення лінійної кінетики. Виконане для вказаного випадку співставлення даного наближеного розв'язку з відомим точним Кушмана свідчить про їх практично повну збіжність. Досліджені закономірності переносу елементу у зоні впливу кореня і його накопичення в корені за різноманітних умов, які відповідають різним рівням вмісту основних макро- і мікроелементів. Зроблена оцінка значущості зміни поглинальної здатності кореню, зумовленої фізіологічними причинами (віком), для продукційного процесу. Обґрунтований підхід до побудови функції відбору малорухомих елементів рослиною в межах концепції біологічного суцільного середовища.

An analytical solution is obtained to the problem of nutrient transport towards an isolated root in case of nutrient uptake according to the Michaelis-Menten kinetic. In particular, nutrient dynamics is considered at low concentration in soil solution. Comparison (made for linear kinetics) of the approximate solution presented with the Cushman exact solution points to their nearly complete coincidence. The regularities of nutrient transfer within the root influence zone and its accumulation inside the root are studied under various conditions corresponding to different levels of macro- and microelements concentration. An estimation of the significance of the change in root absorption capacity due to physiological reasons (age) is carried out for productive process. An approach is founded to determine the uptake function for low mobile nutrient within the framework of biological continuous medium conception.

ВВЕДЕНИЕ

Почва в естественных условиях является средой обитания многочисленных микроорганизмов, животных, растительных сообществ и фактически представляет собой сложную природную экосистему. Важнейшую часть почвенного слоя составляет корнеобитаемая зона, в которой взаимоотношения между живыми организмами, а также протекающие физико-химические процессы носят особенно сложный характер. Множество корней, расположенных более или менее регулярно и образующих особую биологическую систему, в контролируемых условиях определяют поведение элементов питания в почвенной экосистеме. В таких условиях преобладают локальные изменения гидрофизических и гидрохимических характеристик, а макропоток, обеспечивающий перераспределение элементов между различными частями корнеобитаемой зоны, не играет сколько-нибудь заметной роли в питании растений. При

отсутствии надлежащего регулирования почвенных режимов массообмен между микрообластями движения (зонами влияния отдельных активных корней) часто усиливается, что в результате приводит к ощутимой миграции питательных веществ в пределах указанной зоны. Надо сказать, что реальные потоки элементов питания в покрытой растительностью почве имеют выраженную пространственную структуру и характеризуются двумя масштабами длины, один из которых соизмерим с расстояниями между соседними корнями, а другой – с мощностью корнеобитаемого слоя. Это свидетельствует о существовании у потоков макро- и микроструктуры, что при соответствующих условиях в окружающей среде позволяет существенно упрощать формальные представления притока элементов к корням, их накопления растением. В конечном итоге таким образом удастся значительно сократить объем исходной информации о модельных параметрах, избежать громоздких вычислений. В течение уже дли-

тельного времени практикуются два упрощенных подхода к проблеме моделирования питания растений, которые развиваются, по существу, независимо друг от друга. Первый опирается на основополагающую в механике многофазных сред концепцию сплошной среды, дополняемой, естественно, биологической фазой [1-5]. Здесь, как правило, наиболее сложным является построение формализмов, описывающих воздействие растительных организмов на почвенную среду. При этом широко используются специальные функции, характеризующие поглотительную способность растений в разнообразных почвенно-климатических условиях. Определение указанных функций до сих пор выполнялось исключительно экспериментальными методами и сопряжено с большими трудностями.

В основе второго подхода лежит представление корнеобитаемой зоны в виде совокупности эквивалентных микрообластей (их количество равно числу сосущих корней) и допущение об идентичности миграционных процессов во всех микрообластях. Очевидно, что наличие интенсивного перераспределения элементов в зоне обитания корней, тем более их выноса за пределы данной зоны, при расчете поглотительного процесса в целом делает структурный подход неэффективным без его существенной доработки. Вместе с тем подобный подход способствует надежному обоснованию упомянутых выше функций отбора в практически любых условиях. Именно в этом заключается в первую очередь перспективность экспериментальных и теоретических исследований действия отдельных элементов корневых систем. Структурный подход базируется на математической модели [6, 7], разработанной с учетом выявленных в ходе многочисленных вегетационных экспериментов на микроуровне закономерностей поведения питательных веществ. Указанная модель построена в результате существенной схематизации физических, химических свойств почвы, основываясь на системе допущений, которая сформулирована, например, в работах [8-10]. Тем не менее, в целом модель правильно отражает фундаментальные особенности формирования потока элементов к отдельным сосущим корням. Собственно говоря, проанализирована динамика питательных элементов при благоприятных для растения условиях, когда их содержание в почвенном растворе значительно и практически не лимитирует поглотительный процесс [11, 12]. Подобный случай представляет большой интерес прежде всего при изучении переноса мобильных элементов в плодородных почвах, для которых характерна высокая концентрация питательных веществ на протяжении зна-

чительной части периода повышенной физиологической активности растений. Однако для большинства видов элементов транспортирующая способность почвы часто оказывается недостаточной для удовлетворения соответствующих биологических потребностей растений. Вследствие этого концентрация элементов вблизи корней быстро падает и растение уже не в состоянии отбирать из почвы необходимое ему количество питательных веществ. Установлено из физиологических опытов, что приток ионов к отдельным корням тесно связан с их концентрацией в прикорневой зоне, возрастом растения и происходит в соответствии с кинетикой Михаэлиса–Ментен [13, 14]. Поэтому он может быть описан в широком диапазоне изменения концентрации элемента следующим уравнением:

$$I_0 = \frac{I_m \cdot c_0}{K_m + c_0} - s, \quad (1)$$

где I_m – максимальный поток внутрь корня при высокой концентрации элемента, который в период активного роста растений и впоследствии вследствие их развития и старения является существенной функцией от времени t ; c_0 – концентрация элемента в почвенном растворе вблизи (на поверхности) корня; K_m – значение концентрации элемента в растворе, при котором поток $I_0 + s$ составляет половину I_m ; s – корректирующий коэффициент, используемый для улучшения аппроксимации опытных данных.

Именно из-за нелинейного характера общей кинетики (1) в исследованиях аналитическими методами до сих пор ограничивались только частным случаем низкой концентрации ионов в почвенном растворе. При использовании уравнения линейной кинетики ранее получено строгое аналитическое решение [15], сопоставление с которым способствовало оценке точности нашего более общего в физическом смысле, однако, фактически приближенного аналитического решения.

Имея ввиду большое практическое значение таких теоретических разработок для приложений и, в частности, для расчета продуктивности агроэкосистем, именно получение нового более эффективного и общего аналитического решения нелинейной структурной модели, анализ с его использованием значимости почвенных и физиологических факторов для накопления растениями питательных веществ, а также обоснование параметров функции отбора питательных элементов растительным сообществом и явились целью данной работы.

1. ПОСТАНОВКА И РЕШЕНИЕ ЗАДАЧИ

Рассматривается действие изолированного корня большой длины, расположенного вертикально в неограниченном в плане и по глубине слое почвы, в результате чего формируется осесимметричный поток ионов. В этом случае уравнение переноса питательного элемента в безразмерной форме принимает вид [11]

$$\frac{\partial}{\partial \bar{r}} \left(\bar{r} \bar{D} \frac{\partial \bar{c}}{\partial \bar{r}} + \bar{c} \right) = \frac{b}{\bar{r}_0} \bar{r} \frac{\partial \bar{c}}{\partial \bar{t}}, \quad (2)$$

где

$$\begin{aligned} \bar{r} &= \frac{r}{r_m}; & \bar{D} &= \frac{D}{r_0 v_0}; \\ \bar{c} &= \frac{c}{c^0}; & \bar{t} &= \frac{t v_0}{r_m \theta_*}; \end{aligned}$$

c, c^0 – текущая и начальная концентрации элемента в почвенном растворе соответственно; b – коэффициент, характеризующий буферную способность почвы по отношению к данному элементу; r_m – некоторая характерная длина, в качестве которой удобно выбрать половину среднего расстояния между соседними корнями соответствующей культуры (действие ее отдельно взятого корня в идеализированных условиях и составляет предмет данного исследования); D – эффективный коэффициент молекулярной диффузии [16]; r_0 – эффективный (с учетом волосков) радиус корня [17–19]; v_0 – скорость поступления влаги в корень; θ_* – средняя влажность почвы.

Здесь следует заметить, что дисперсионная составляющая в диффузионном механизме переноса оказывается существенной только при скорости влагопереноса $v > 0.1$ см/сут ($\approx 10^{-6}$ см/с) [20]. В действительности, скорость v , как правило, меньше, так что дисперсионный фактор целесообразно учитывать только в специальных случаях. Также предполагается, что движение влаги в корнеобитаемом слое происходит строго в стационарном режиме. На практике это достигается за счет регулярного пополнения влагозапасов в почве, соразмерного с их расходом и потерями. Наконец, в экспериментах прослеживается зависимость буферной способности почвы от концентрации питательного элемента [8], что может серьезно осложнять теоретический анализ. Тем не менее, в ограниченном диапазоне изменения концентрации, что как раз характерно для природных условий, допускается использовать среднее значение b , и поэтому в дальнейшем b полагается постоянной величиной.

Граничное условие на поверхности корня, согласно принятой общей кинетике поглощения эле-

мента (1), имеет вид

$$\bar{r} = \bar{r}_0, \quad \bar{r}_0 \bar{D} \frac{\partial \bar{c}}{\partial \bar{r}} + \bar{c} = \frac{\bar{I}_m \bar{c}}{\bar{K}_m + \bar{c}} + \bar{s}, \quad (3)$$

где

$$\bar{I}_m = \frac{I_m}{v_0 c^0}; \quad \bar{K}_m = \frac{K_m}{c^0}; \quad \bar{s} = \frac{s}{v_0 c^0}.$$

Величина I_m считается переменной ($I_m = I_m(t)$). Тем не менее в качестве первого приближения рассчитывается также случай постоянного I_m , что оправдано при краткосрочных прогнозах накопления элемента растением и чревато большими ошибками при долгосрочных прогнозах, например, при оценке ожидаемого урожая сельскохозяйственных культур, продуктивности лесных массивов. Практический интерес представляет и частный случай $\bar{I}_0 = \bar{k} \bar{c}$ ($\bar{k} = k/v_0$), рассматриваемый параллельно. Формально из условия (3) следует, что $\bar{k} = \bar{I}_m / \bar{K}_m$ при $c \rightarrow 0$. По аналогии с [11] с учетом наблюдаемой локализации влияния корня на начальной (первой) стадии его действия в некоторой примыкающей зоне вводится внешняя граница этой зоны, на которой задаются следующие граничные условия:

$$\bar{r} = \bar{R}, \quad \bar{R} \bar{D} \frac{\partial \bar{c}}{\partial \bar{r}} + \bar{c} = 1, \quad c = 1. \quad (4)$$

Наконец, начальное условие будет

$$t = 0, \quad c = 1. \quad (5)$$

Вообще принятая схема изолированного корня [21, 22] и соответствующая ей модель (2)–(5) с высокой достоверностью отражают особенности питания растений именно на первой стадии миграционного процесса (в отсутствие конкуренции между корнями), продолжительность которой максимальна при сбалансированном содержании в корнеобитаемом слое не только влаги, но и питательных элементов. Баланс элементов и, как следствие этого, благоприятный для растений питательный режим почвы на практике достигаются путем внесения в нее обычно в начальный период формирования урожая удобрений. Определение нормы вносимых удобрений есть ключевой вопрос в агротехнике и агрохимии и должен решаться, исходя из поставленных задач и результатов специальных экспериментальных и теоретических исследований. Однако если для получения требуемого прироста биомассы достаточно обеспечить постоянный поток элементов в невозмущенных частях микрообластей движения, то для грубой оценки

величины M можно воспользоваться формулой

$$M = 2\pi r_0 v_0 c^0 \varkappa \int_0^t \int_0^{z_r} L dz dt,$$

где \varkappa – переводной коэффициент (M традиционно измеряется в кг/га); L – плотность сосущих корней; z_r – мощность корнеобитаемого слоя. Такая норма при $I_0 > 1$ компенсирует затраты на продукционный процесс только частично. Очевидно, что длительность первой стадии равна здесь времени t^* достижения границей зоны влияния корня внешней границы области движения. При постоянном расстоянии между соседними корнями $2r_m$ значение t^* находится из уравнения $R(t^*) = 1$. Для надежного расчета нормы M необходимо знать фактическое количество поглощенных растительностью питательных веществ (соответствующие формулы будут приведены ниже), а также их непродуктивные потери вследствие улетучивания в атмосферу, вымывания из зоны обитания корней и ряд других статей расходования, что требует применения сложных моделей трансформации и миграции элементов питания в почвенных экосистемах.

Приближенное решение задачи (2) – (5) получено путем частичного осреднения (вдоль области движения) правой части уравнения (2). Представляется оно в параметрической форме, причем параметром задачи служит $R(t)$. Аналогичный подход реализуется в [23], но при дополнительном допущении относительно формы профилей концентрации. Промежуточные выкладки вследствие их громоздкости, а также черточки над постоянными и переменными величинами, фигурирующими в задаче, опускаются. В общем случае нелинейной кинетики и $I_m = I_m(t)$ распределение концентрации c в пределах от r_0 до R имеет вид

$$c = 1 + \psi u, \tag{6}$$

где

$$\psi = \frac{(1 - I_m + s)r_0 u_0 - (K_m + 1)(R - r_0) + \sqrt{\Delta}}{2(R - r_0)u_0},$$

$$\Delta = [(I_m + s - 1)r_0 u_0 + (K_m + 1)(R - r_0)]^2 - 4[I_m - (1 + K_m)(1 + E)](R - r_0)r_0 u_0,$$

$$u = \frac{D}{D + 1} \cdot \frac{R^{\frac{1}{D} + 1} \cdot r^{-\frac{1}{D}}}{r_0} - \frac{R}{r_0} + \frac{r}{r_0(D + 1)},$$

$$u_0 = \frac{D}{D + 1} \left(\frac{R}{r_0} \right)^{\frac{1}{D} + 1} - \frac{R}{r_0} + \frac{1}{D + 1}.$$

Время достижения внешней границей зоны влияния корня положения, характеризующегося координатой R , вычисляется при $I_m = \text{const}$ следующим образом:

$$t = \frac{b}{r_0} \int_{r_0}^R \frac{A(\xi) + B(\xi)G(\xi)}{\xi - r_0} d\xi, \tag{7}$$

где

$$A(R) = \frac{r_0^2}{2} + \frac{R^2}{2(2D - 1)} - \frac{r_0^2 D}{2D - 1} \left(\frac{R}{r_0} \right)^{\frac{1}{D}},$$

$$B(R) = -\frac{r_0^3}{3(D + 1)} + \frac{r_0^2}{2} R + \frac{R^3}{6(2D - 1)} - \frac{r_0^3 D^2}{(2D - 1)(D + 1)} \left(\frac{R}{r_0} \right)^{\frac{1}{D} + 1},$$

$$G(R) = \frac{(1 - I_m - s)r_0 u'_0 - K_m - 1 + 0.5 \Delta'_R \Delta^{-\frac{1}{2}}}{(1 - I_m - s)r_0 u_0 - (K_m + 1)(R - r_0) + \sqrt{\Delta}} - \frac{u_0 + (R - r_0)u'_0}{(R - r_0)u_0},$$

$$\Delta'_R = 2[(I_m + s - 1)r_0 u_0 + (K_m + 1)(R - r_0)] \times \\ \times [(I_m + s - 1)r_0 u'_0 + K_m + 1] - 4r_0 [I_m - (1 + K_m)(1 + s)][u_0 + u'_0(R - r_0)].$$

Из уравнения (6) вытекает формула для расчета потока ионов в области движения и на поверхности корня ($r = r_0$):

$$I = 1 + \psi \frac{r - R_0}{r_0}. \tag{8}$$

При линейной кинетике поглощения элемента ($I = kc$) и при $k = k(t)$ выражение для концентрации (6) сохраняется, но при этом вид параметра ψ существенно упрощается и будет

$$\psi = \frac{(1 - k)r_0}{kr_0 u_0 + R - r_0}. \tag{9}$$

Также упрощается и вид зависимости $R(t)$, а именно,

$$t = \frac{b}{r_0} \int_{r_0}^R \frac{F(\xi)}{\xi - r_0} d\xi, \tag{10}$$

где

$$F(R) = \frac{r_0^2}{2} + \frac{R^2}{2(2D - 1)} - \frac{r_0^2 D}{2D - 1} \left(\frac{R}{r_0} \right)^{\frac{1}{D}} - (D + 1) \times$$

$$\times \frac{kR^{\frac{1}{b}} - (k-1)r_0^{\frac{1}{b}}}{kDR^{\frac{1}{b}+1} - (k-1)(D+1)Rr_0^{\frac{1}{b}} + (k-D_0-1)r_0^{\frac{1}{b}+1}} \times$$

$$\times \left[-\frac{r_0^3}{3D+3} + \frac{r_0^2}{2}R + \frac{R^3}{12D-6} - \frac{r_0^3 D^2}{(2D-1)(D+1)} \left(\frac{R}{r_0}\right)^{\frac{1}{b}+1} \right].$$

Полезно отметить, что в начальный период действия корня, когда c_0 отличается от 1 незначительно, можно полагать поток ионов I_0 постоянным и приблизительно равным I_m/K_m . Тогда для расчета концентрации $c(r, t)$ достаточно воспользоваться зависимостями, полученными в [11]. Точность указанных зависимостей падает по мере снижения величины c_0 , и в некоторый момент времени, значение которого зависит прежде всего от подвижности элемента и буферной способности почвы, игнорирование связи $I_0(c_0)$ приводит к недопустимым ошибкам. Очевидно, что дальнейшие расчеты следует проводить только на основе формул (6), (7).

Особый интерес для практики представляет определение суммарного количества питательного элемента, поглощенного растением в течение наперед заданного периода времени, например, вегетационного или активного роста. В данном случае достаточно оценить общее количество элемента, отобранного из почвы участком корня единичной длины Q . Так, к моменту t соответствующая безразмерная величина Q составит

$$Q = 2\pi r_0 \int_0^t I_0 dt. \quad (11)$$

После несложных преобразований для кинетики общего вида (1) и $I_m = \text{const}$ получено следующее выражение для Q :

$$Q = 2\pi r_0 \left\{ t - \frac{1}{r_0^2} \int_{r_0}^R [A(\xi) + B(\xi)G(\xi)] \psi(\xi) d\xi \right\}, \quad (12)$$

где значение R , соответствующее моменту t , находится из уравнения

$$t = \frac{b}{r_0} \int_{r_0}^R \frac{A(\xi) + B(\xi)G(\xi)}{\xi - r_0} d\xi. \quad (13)$$

В случае линейной кинетики и $k = \text{const}$ $Q(t)$ будет

$$Q = 2\pi r_0 \left[t - \frac{1-k}{r_0} \int_{r_0}^R \frac{F(\xi) d\xi}{kr_0 u + \xi - r_0} \right], \quad (14)$$

а R вычисляется в результате решения уравнения

$$t = \frac{b}{r_0} \int_{r_0}^R \frac{F(\xi) d\xi}{\xi - r_0}. \quad (15)$$

С момента прорастания семян и вплоть до завершения формирования надземной части и репродуктивных органов у однолетних растений, а также в первые годы жизни многолетних растений наблюдается сложная динамика развития корневой системы. Обусловлена она увеличением плотности корней и мощности корнеобитаемой зоны и, кроме того, весьма резким сначала нарастанием, а затем снижением поглотительной способности корней [24–26]. Хотя с увеличением возраста у растения четко прослеживается заметное уменьшение такой способности, однако быстрое увеличение плотности и общей длины активных корней в полной мере это компенсирует и, более того, обеспечивает устойчивое нарастание биомассы. Для достоверного моделирования накопления растением питательных веществ и в целом продукционного процесса необходимо тщательно учитывать все отмеченные стороны функционирования корневой системы. Формальное описание действия корневой системы несколько упрощается для зрелых многолетних растений, когда сама система хотя и постоянно обновляется, но в целом полностью сформирована. В таком случае применение некоторого эффективного постоянного параметра I_m более оправдано. В рамках рассматриваемой задачи, однако, имеет смысл говорить только об изменении со временем именно параметра I_m , тем более, что другие физиологические параметры, как и радиус r_0 , от возраста растения почти не зависят [8]. Что же касается увеличения плотности корней в реальных системах, то в принятой схеме оно в принципе тоже может быть отражено, если трактовать параметр r_m как переменную величину, изменяющуюся во времени. Тогда в качестве характерного масштаба длины целесообразно использовать некоторое промежуточное значение r_m , но следует помнить, что длительность первой стадии миграционного процесса с уменьшением r_m постепенно сокращается. В связи с переменным характером параметра I_m (типичное выражение для функции $I_m(t)$ будет дано ниже) зависимость $t(R)$ определяется в результате решения следующего уравнения:

$$\frac{dR}{dt} = \frac{br_0(R - r_0) - B(R) \cdot H(I_m, R) \cdot \frac{dI_m}{dt}}{A(R) + B(R) \cdot G(I_m, R)} \quad (16)$$

при условии

$$t = 0, \quad R = r_0, \quad (17)$$

где

$$H(I_m, R) = \frac{-r_0 u_0 + 0.5 \Delta'_I \cdot \Delta^{-\frac{1}{2}}}{(1 - I_m - s)r_0 u_0 - (K_m + 1)(R - r_0) + \sqrt{\Delta}};$$

$$\Delta'_I = 2r_0^2 u_0^2 (I_m + s - 1) + 2r_0 u_0 (K_m - 1)(R - r_0).$$

Решение задачи (16), (17) получено численным методом. При нелимитированном отборе элемента с учетом возрастных особенностей жизнедеятельности корня (растения) $I_0 = I_m(t)$, и тогда выражения для коэффициентов G , H в уравнении (16) упрощаются к виду

$$H = \frac{1}{I_m - 1}, \quad G = \frac{1}{R - r_0}.$$

Хотя применение данного решения к реальным развивающимся корневым системам оправдано только в начальный период их действия, но для малоподвижных элементов этого часто оказывается достаточно для расчетов поглотительного процесса в течение всего периода активного роста растения при условии, конечно, что известна зависимость $L = L(t)$. Тогда удельная интенсивность отбора элемента корневой системой q в момент времени t будет

$$q = 2\pi r_0 L(t) \frac{I_m(t) c_0}{K_m + c_0}.$$

Суммарное количество элемента, поглощенного растением из единичного объема почвы в течение всего расчетного периода времени, складывается из количеств, абсорбированных за промежутки времени δt_i (сумма δt_i равна длительности расчетного периода). Обычно экспериментальная информация о параметрах L , I_m носит дискретный характер и содержит по существу их средние для интервалов времени δt_i значения L_i , I_{mi} . До настоящего времени не решен окончательно вопрос о поглотительной способности новых корней, образующихся по мере развития корневой системы. Общий вид зависимости $I_m(t)$ в целом сохраняется для всех активных корней, и для ее описания можно подобрать функции, обладающие универсальностью. Тем не менее до сих пор неясно как выбирать исходное значение I_m для новых корней. Более обоснованно, по-видимому, считать, что поглотительная способность образовавшегося в момент t_i корня характеризуется величиной $I_{mi} = I_m(t_i)$. Тогда общее количество элемента, поглощенного растительностью из единичного

объема корнеобитаемой зоны за расчетный период, Q_g можно вычислить по формуле

$$Q_g = 2\pi r_0 \sum_{i=1}^n (L_i - L_{i-1}) \sum_{j=1}^{n-i+1} \frac{I_{m,i+j-1} c_{0j}}{K_m + c_{0j}} \cdot \delta t_j. \quad (18)$$

Несмотря на это, чаще полагают, что поглотительная способность корня определяется его собственным возрастом, а не возрастом самого растения. В таком случае

$$Q_g = 2\pi r_0 \sum_{i=1}^n (L_i - L_{i-1}) \sum_{j=1}^{n-i+1} \frac{I_{mj} c_{0j}}{K_m + c_{0j}} \cdot \delta t_j. \quad (19)$$

Представление (19) удобно тем, что допускает интегральное представление для Q_g . Если отслеживать динамику накопления элемента растением с момента начала формирования корневой системы, то [27]

$$Q_g = 2\pi r_0 \int_0^t \frac{dL}{d\tau} \int_0^{t-\tau} \frac{I_m(\tau) c_0(\tau)}{K_m + c_0(\tau)} d\tau.$$

Следует заметить, что расхождение между указанными подходами к вычислению величины Q_g может быть весьма существенным. В этом не сложно убедиться сопоставив выражения для Q_g , полученные в случае нелимитированного отбора элемента растущей корневой системой. Так, из формулы (18) вытекает

$$Q_g = 2\pi r_0 \int_0^t \frac{dL}{d\tau} \int_{\tau}^t I_m(\tau) d\tau, \quad (20)$$

а из (19) следует

$$Q_g = 2\pi r_0 \int_0^t \frac{dL}{d\tau} \int_0^{t-\tau} I_m(\tau) d\tau. \quad (21)$$

Различие в значениях Q_g , найденных по формулам (20), (21), возрастает с увеличением асимметрии в функции $I_m(t)$ и нелинейности $L(t)$.

2. ОБОСНОВАНИЕ РЕШЕНИЯ, ВЫБОР ИСХОДНЫХ ДАННЫХ, ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Так как приведенное выше аналитическое решение является приближенным, то достоверность последующего анализа во многом определяется точностью полученных расчетных зависимостей.

Для оценки эффективности данного решения использовалось в качестве своего рода эталона строгое решение [15, 27], найденное при заданных на внешней границе области движения условиях первого рода (конкуренция за питательный элемент между соседними корнями отсутствует) или второго рода (конкуренция имеет место), а также для линейной кинетики поглощения элемента корнем. Точные зависимости были построены в виде относительно медленно сходящихся рядов, причем их сходимость ухудшается по мере увеличения области. В силу этого новое решение является не только более общим, но и удобнее для практических вычислений при $I_0 = kc_0$. Были рассчитаны два существенно различающихся случая притока элемента к корню, а именно: $k > 1$ (на рис. 1 ему отвечают кривые 5–10) и $k < 1$ (кривые 1–4). В первом из них ($k = 6$) в прикорневой зоне наблюдается постепенная сработка запасов элемента и питание корня (растения) осуществляется за счет действия обоих механизмов переноса – диффузионного и конвективного. Во втором ($k = 0.5$) конвективный перенос элемента обеспечивает даже более высокий уровень его содержания, чем это необходимо для полного удовлетворения потребностей растения в нем. Таким образом, вблизи корня накапливается избыточное количество элемента, а диффузионный механизм работает уже в обратном (от корня) направлении. В расчетах принималось $D = 1$, что позволило преобразовать зависимость (15) к простому виду:

$$t = \frac{b}{6r_0} \left[\frac{(R - r_0)^2}{2} + \frac{2r_0}{k}(R - r_0) - \frac{4r_0^2}{k^2} \ln \frac{2r_0 + k(R - r_0)}{2r_0} \right] \quad (22)$$

Непосредственно распределение концентрации c в зоне влияния корня рассчитывалось по вытекающей из уравнения (6) формуле

$$c = 1 + \frac{r_0(1 - k)}{k(R - r_0)^2 + 2(R - r_0)} \cdot \frac{(r - R)^2}{r} \quad (23)$$

при фиксированных значениях t : для первого случая – это 0,083; 0,167 и 0,5, а для второго – 0,3; 0,9. Точные [27] и приближенные кривые почти совпали, а кривые 7, 8 вообще на рис. 1 показаны одной линией. Исключение составили кривые, вычисленные при $k = 0.5$ и $t = 0.9$, расхождение между которыми вблизи корня достигло 9%. В целом результаты сопоставления точного и приближенного решений свидетельствуют об их фактической идентичности.

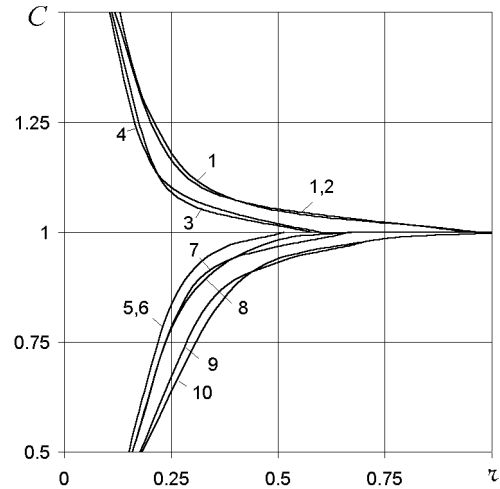


Рис. 1. Профили концентрации элемента: 1, 3, 5, 8, 10 – по форм. (23); 2, 4, 6, 7, 9 – по [27]; 1, 2 – $t = 0.3$; 3, 4 – $t = 0.9$; 5, 6 – $t = 0.083$; 7, 8 – $t = 0.167$; 9, 10 – $t = 0.5$

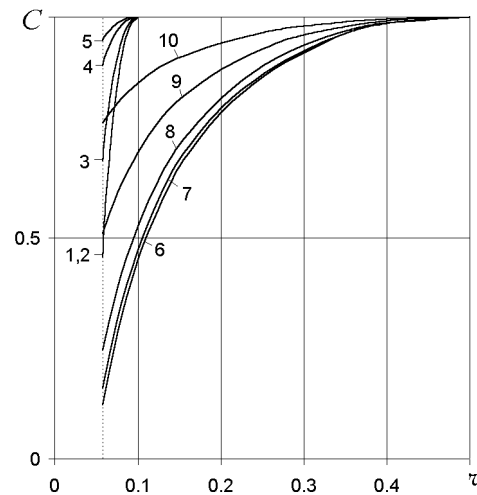


Рис. 2. Распределение концентрации элемента в зоне влияния корня: 1–5 – при $R = 0.1$; 6–10 – при $R = 1.0$; 1, 6 – вар. 1; 2, 7 – вар. 2; 3, 8 – вар. 3; 4, 9 – вар. 4; 5, 10 – вар. 5

Необходимые для анализа действия изолированного корня исходные данные, согласно модели (2) – (5), включают следующие параметры: физико-химические – v_0, θ_*, D, b, c^0 ; физиологические – I_m, K_m (или k), s и морфологические – r_0, r_m . Анализ результатов многочисленных экспериментов, представленных, например, в работах [29–36], и обобщенных в монографии [8], а также чувствительности математической модели по отношению к исходным параметрам свидетельствует о существенных различиях в реакции расчетных харак-

теристик на заданное изменение параметров задачи, указывает на значительную вариабельность некоторых из этих параметров. Например, начальное содержание фосфатов обычно колеблется в пределах от 10^{-9} моль/л до $5 \cdot 10^{-8}$ моль/л, К от $5 \cdot 10^{-8}$ до 10^{-6} , NO_3^- от 10^{-7} до 10^{-5} , Mg от 10^{-7} до $5 \cdot 10^{-6}$, Zn от $4 \cdot 10^{-10}$ до $8 \cdot 10^{-9}$ моль/л, хотя, конечно, в отдельных случаях значение c^0 может быть больше или меньше. В то же время сравнительно мало меняются такие параметры, как v_0 , θ_* , r_0 , r_m и, кроме того, их реальное изменение слабо влияет на приток элементов к корню. Это дает основание ограничиться в вычислениях единичными для всех примеров характерными значениями [37, 38]: $r_0 = 0.015$ см, $v_0 = 5 \cdot 10^{-7}$ см/с, $r_m = 0.375$ см, $\theta_* = 0.22$. Естественно, что безразмерные параметры (комплексы) могут варьироваться в более широких пределах. Так, диапазон типичных значений I_m для Р и кукурузы составляет 15 – 800, пшеницы 5 – 280, для К и кукурузы 8 – 160, пшеницы 1,5 – 28, для NO_3^- 0,2 – 20, для Mg 0,015 – 0,8, для Ca 0,06 – 0,32, для Zn 37 – 750. Меньшим изменениям подвержен безразмерный параметр K_m , который для Р и кукурузы колеблется от 0,06 до 3, пшеницы от 0,12 до 6. Особого внимания заслуживает коэффициент b , от которого в значительной мере зависят интенсивность переноса элемента, его накопление в корне. Отмечается выраженная зависимость b от физико-механических свойств почвы, а также содержания элемента в ней, что указывает на нелинейный характер взаимосвязи между концентрациями растворенных и адсорбированных ионов. Строго говоря, S (содержание элемента в твердой фазе) равно Vc^α (V и α – эмпирические коэффициенты), так что b можно трактовать как $Vc_c^{\alpha-1}$, где под c_c можно понимать осредненную в пределах области движения и расчетного периода концентрацию элемента. Вообще значения b для Р находятся в интервале 2 – 1000, но, главным образом, меняются от 50 до 200; для К характерный интервал значений b 5 – 40, хотя при высоком содержании К в почве нижний предел этого интервала может снижаться до 1,5 – 2; для Mg от 1,2 до 60, для Ca от 20 до 100, для Zn от 5 до 100. В дальнейших расчетах на базе модели (2) – (5) и $I_m = \text{const}$ вводится эффективное время $\tilde{t} = t/b$, что позволяет формально исключить параметр b из формул (7), (10), уравнения (16). Были отобраны шесть вариантов сочетаний модельных параметров, которые охватывают многообразие реальных условий питания растения. В частности, в варианте 1 приняты в дополнение к уже заданным параметрам $I_m = 750$, $K_m = 5$, что характерно

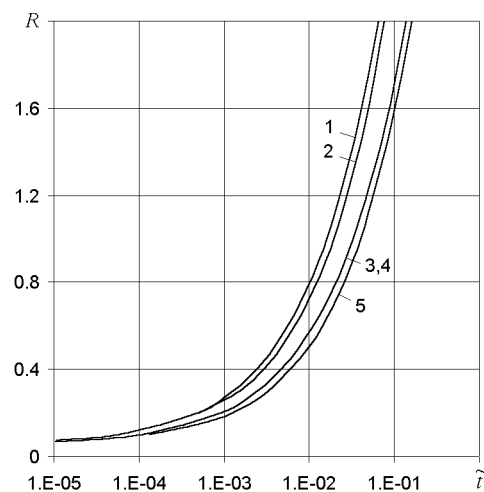


Рис. 3. Распространение зоны влияния корня: 1 – вар. 3; 2 – вар. 5; 3 – вар. 1; 4 – вар. 2; 5 – вар. 4

для почв с низким содержанием Р, Zn и кукурузы, а также $D = 35$, что свойственно фосфат-ионам. В варианте 2 полагается $I_m = 200$, $K_m = 1$ (малое содержание Р и К, достаточное Zn), $D = 35$. В варианте 3 $I_m = 200$, $K_m = 1$, но $D = 75$, что типично для ионов K^+ , NO_3^- , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Zn^{2+} . В варианте 4 выбирались $I_m = 15$, $K_m = 0.1$ – характерные значения параметров при низком содержании в почве NO_3^- , достаточном К и высоком Р, Zn и, кроме того, $D = 35$. В варианте 5 $I_m = 15$, $K_m = 0.1$, $D = 75$. Наконец, в варианте 6 $I_m = 0.2$, $K_m = 0.01$, что отвечает высокому содержанию в почве NO_3^- , Ca и достаточному Mg.

Для перечисленных вариантов в первую очередь были рассчитаны распределение концентрации элемента в пределах зоны влияния корня (рис. 2) и время распространения данной зоны (рис. 3). На рис. 2 приведены кривые изменения концентрации $c(r, R)$ для значений $R = 0, 1$ и 1, которые свидетельствуют о возрастании роли диффузионного переноса элемента с увеличением параметра I_m (вследствие повышения поглотительной способности растения или снижения начального содержания ионов в почве). Со временем для первых пяти вариантов вследствие резкого падения концентрации элемента вблизи корня диффузионный фактор приобретает решающее значение при его транспорте. В шестом варианте имеет место малосущественное накопление питательных веществ около корня – избыточная (сверх начальной) безразмерная концентрация при $r = r_0$ составляет сотые доли единицы. Таким образом, величина $c(r)$ фактически является постоянной во всей области движения. Кривые, иллюстрирую-

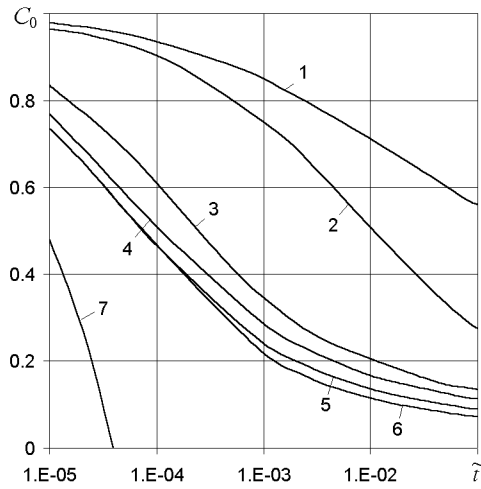


Рис. 4. Понижение концентрации элемента на поверхности корня:
 1, 2, 3, 5, 6 – по форм. (6), (7); 4 – по форм. (9), (10);
 7 – согласно [11];
 1 – вар. 5; 2 – вар. 4; 3 – вар. 3;
 4, 6, 7 – вар. 2; 5 – вар. 1

щие динамику распространения зоны влияния корня, представлены на рис. 3 для вариантов 1 – 5. Очевидно, что кривые $R(\tilde{t})$ различаются в существенно меньшей степени, чем соответствующие им $c(r, R)$ (рис. 2) и, более того, для вариантов 1, 2 результаты вычислений R практически совпадают и поэтому изображены на рис. 3 одной линией (кривая 3, 4). В целом наблюдается ускоренное расширение зоны влияния корня и соответственно быстрое увеличение количества элемента, вовлекаемого в движение посредством диффузии. Наглядное представление об изменении значимости конвективной составляющей в общем переносе элемента к корню в различных условиях можно получить из рис. 4, на котором даны кривые снижения концентрации на поверхности корня c_0 со временем (эффективным) \tilde{t} для вариантов 1 – 5. Также для сравнения определялась зависимость $c_0(\tilde{t})$ в случаях линейной кинетики (кривая 4) и нелимитированного отбора элемента корнем (кривая 7) для варианта 2. При этом использовалось значение $k = 115$, найденное путем осреднения выражения $I_m/(K_m + c)$ в пределах от 0 до 1. Линейное приближение $I_0 = kc_0$ оказывается пригодным для оценки c_0 и притока элемента к корню только в начальный период ($\tilde{t} < 10^{-4}$), где погрешность не превышает 10%. В дальнейшем ошибка при вычислении c_0 , связанная с таким приближением, заметно возрастает, достигая 55% при $\tilde{t} = 0.1$. В то же время пренебрежение кинетикой отбора элемента корнем ($I_0 = \text{const}$) приводит к совершенно

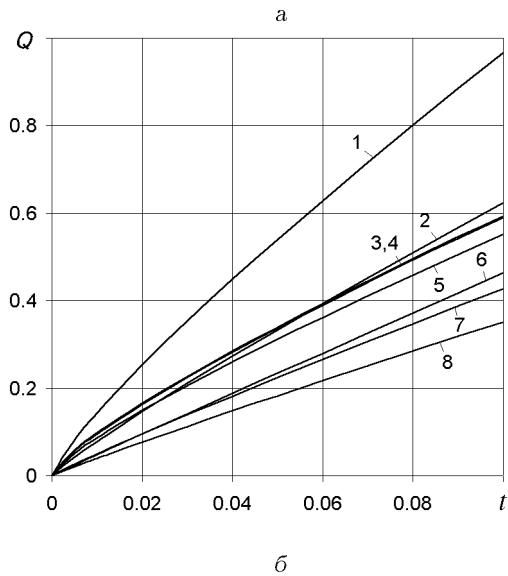
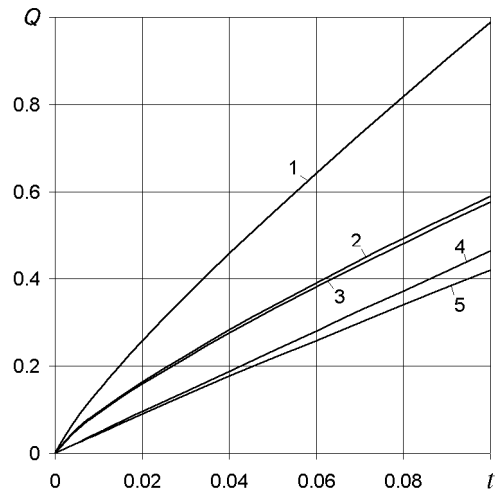


Рис. 5. Динамика накопления питательного элемента в корне:
 1 – вар. 3; 2 – вар. 2; 3 – вар. 1; 4 – вар. 5; 5 – вар. 4
 4, 6 – по форм. (12); 1–3, 5, 7, 8 – по форм. (14);
 1, 2, 6–8 – вар. 5; 3–5 – вар. 2;
 1 – $k = 150$; 2 – $k = 36$; 3 – $k = 200$; 5 – $k = 100$;
 7 – $k = 18.2$; 8 – $k = 13.6$

неприемлемым результатам.

Наиболее показательной характеристикой эффективности действия корня следует считать общее количество элемента Q_* , поглощаемое им из почвы в течение своей активной деятельности на протяжении одного сезона. Для различных культур длительность периода повышенной физиологической активности (роста) составляет 8–12 недель. В расчетах используется средняя длительность такого периода – 70 дней и соответствующее ей при принятых исходных данных безраз-

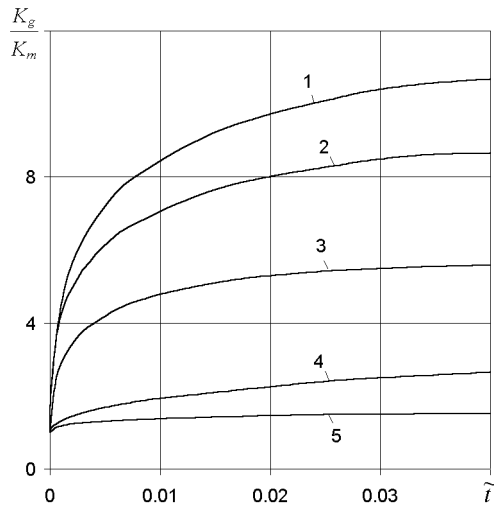


Рис. 6. График зависимости $\frac{K_g}{K_m}(\tilde{t})$:
1 – вар. 1; 2 – вар. 2; 3 – вар. 3; 4 – вар. 4; 5 – вар. 5

мерное значение $t_* = 39.3$. Динамика накопления элемента в корне (растении) $Q(t)$ рассчитывалась по формулам (12) и (14). Данные вычислений $\tilde{Q} = Q(\tilde{t})$, где $\tilde{Q} = Q/b$, для вариантов 2, 5 приведены на рис. 5. Количество поглощенного корнем элементом возрастает по мере увеличения D , I_m и уменьшения K_m . На примере расчета характеристики $Q(t)$ легко оценить ошибки, которые можно ожидать, применив уравнение линейной кинетики (рис. 5, б). Здесь показаны результаты определения \tilde{Q} для вариантов 2, 5 при различных значениях k , выбранных исходя из уравнения (1). Предельные значения k равнялись I_m/K_m и $I_m/(K_m + 1)$, а промежуточные вычислялись с помощью осреднения $I_m/(K_m + c)$ в интервале значений $c \in [0, 1]$, что характерно для условий притока малоподвижных элементов, а также в интервале $[0.5, 1]$, что скорее отвечает динамике мобильных элементов. Для варианта 2 на рис. 5, б показаны только кривые $\tilde{Q}(\tilde{t})$, рассчитанные по формуле (14) при предельных $k = 100$ и 200 . Кривые, полученные для остальных k (115 и 139), находятся в узком промежутке между указанными предельными кривыми 3 и 5. По существу, эталонная кривая 4 (по формуле (12)) сливается с кривой 3 и показана одной линией. Совершенно иная ситуация имеет место при применении упрощенной кинетики абсорбции ионов в варианте 5. Здесь надежность расчета \tilde{Q} оказывается низкой, о чем можно судить по характеру расположения кривых 1, 2, 7, 8, определенных для значений $k = 13.6, 18.2, 36, 150$ и их соответствию эталонной кривой 6.

Одним из важнейших приложений приведенного решения является его применение для обоснования

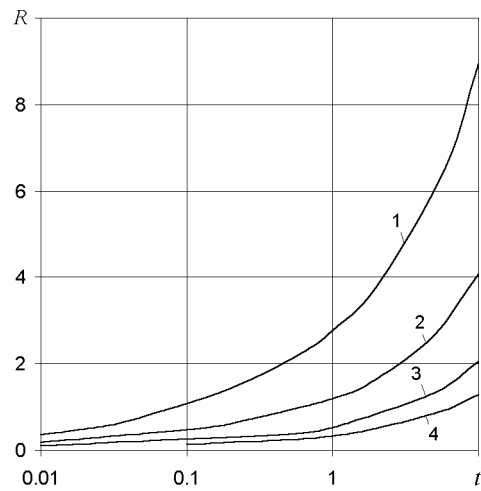


Рис. 7. Изменение протяженности зоны влияния корня со временем:
1 – вар. 4; 2 – вар. 3; 3 – вар. 2; 4 – вар. 1

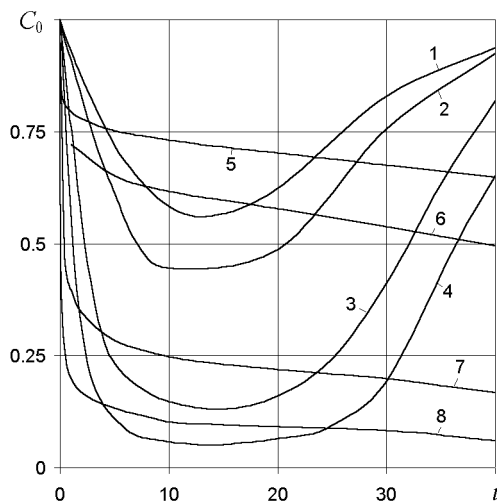


Рис. 8. Изменение концентрации элемента на поверхности корня:
1–4 – $I_m = I_m(t)$; 5–8 – $I_m = \text{const}$;
1, 5 – вар. 1; 2, 6 – вар. 2; 3, 7 – вар. 3; 4, 8 – вар. 4

функций отбора элементом растением (растительным сообществом) F , которая широко используется в моделях биологической сплошной среды. Суть такого обоснования и конкретные примеры для подвижных элементов и плодородных почв при нелимитированном отборе конкурирующими корнями изложены в работе [12]. Однако отбор малоподвижных ионов корневой системой, как правило, лимитируется их низким содержанием около поверхности корня. Учет общей кинетики (1) позволяет определить вышеупомянутую функцию F и в таком случае. Следует заметить, что здесь речь не идет об ограниченном

потреблении элемента растением вследствие неблагоприятных водно-физических условий, которое заслуживает отдельного исследования. Обычно абсорбция элемента в рамках концепции биологической сплошной среды также следует кинетике Михаэлиса-Ментен, а именно:

$$F = \frac{F_m C}{K_g + C}, \quad (24)$$

где F , F_m – текущая и предельная (при $C \rightarrow \infty$) удельные скорости поглощения элемента корневой системой; C – эффективная концентрация, отражающая макрохарактер распределения элемента в корнеобитаемой зоне; K_g – макроконстанта Михаэлиса-Ментен. Тогда обоснование функции F сводится к выражению коэффициентов F_m , K_g через параметры структурной модели (2)–(5) с использованием формул [12]

$$F_m = 2\pi r_0 L I_m, \quad (25)$$

$$K_g = K_m \frac{C}{c_0}. \quad (26)$$

Именно введение дополнительно морфологического параметра L или эквивалентного r_m делает принципиально возможным применение схемы и модели изолированного корня к более общим и реальным задачам функционирования растительных сообществ. Величина C , строго говоря, должна находиться в результате реализации модели питательного режима почвы, оперирующей с макрохарактеристиками. Корнеобитаемая зона при изучении микроструктуры потока ионов может рассматриваться как макрообласть движения или ее важнейшая часть. Физико-химические свойства почвы в зоне обитания корней, морфология корневой системы определяют условия питания микрообластей и находят отражение в структурной модели через параметры r_m , v_0 , c^0 . Поэтому оправдано по крайней мере в первом приближении для определения C также воспользоваться полученным выше решением, отождествляя искомую C со средней концентрацией c в интервале значений r от 0 до r_m , то есть принимая

$$C = \frac{2}{1 - r_0^2} \int_0^{r_m} r c dr. \quad (27)$$

Подстановка выражения для c (6) в (7) и последующее интегрирование дает в случае нелинейной кинетики

$$C = 1 - \frac{R}{r_0} \psi + \frac{2\psi}{1 - r_0^2} \left[\frac{D^2 R^{\frac{1}{D} + 1}}{(2D - 1)(D + 1)r_0} \times \right. \quad (28)$$

$$\left. \times \left(R^{2 - \frac{1}{D}} - r_0^{2 - \frac{1}{D}} \right) + \frac{R^3 - r_0^3}{3r_0(D + 1)} \right],$$

где ψ вычисляется согласно выражения (6), а в частном случае $I_0 = kc_0$ в соответствии с (9). Таким образом, формально параметр K_g может устанавливаться, исходя из известного значения K_m и вычисленных по формулам (6), (28) величин c_0 , C . С целью иллюстрации определения K_g было рассчитано отношение K_g/K_m для вариантов 1 – 5. Соответствующие кривые изменения указанного отношения во времени показаны на рис. 6. Однако, если кривые 1 – 3 уже в пределах рассматриваемого интервала времени становятся более пологими и в дальнейшем величина K_g/K_m даже несколько уменьшается, то для вариантов 4, 5 соответствующие им кривые 4, 5 отражают лишь начальный участок значительного роста этой величины. Поэтому только кривые 1 – 3, характерные для поведения малоподвижных элементов, правомочно использовать при нахождении константы K_g . Определение K_g для подвижных элементов требует выполнения расчетов микрохарактеристик на существенно большем временном интервале, причем обычно с учетом конкурентных отношений между соседними корнями. Конкретно искомую константу K_g можно найти, осреднив фактическую функцию $K_g(t)$ в пределах расчетного периода или выбрав некоторое характерное значение, например, при $r = 1$. Для вариантов 1 – 3 такие значения будут соответственно 10.52, 8.58 и 5.56.

Важно подчеркнуть, что игнорирование или даже упрощенный учет динамики развития корневой системы, обусловленной физиологическими факторами, можно оправдать с определенными оговорками и только в случае полностью сформировавшейся системы. Это подтверждается расчетами времени распространения зоны влияния корня (рис. 7) и концентрации элемента на поверхности корня при переменном I_m (рис. 8). Изменение I_m со временем имеет весьма сложный характер – быстро возрастает в первые 10-15 дней и более медленно снижается вплоть до конца периода активного роста растения. Характерная кривая $I_m(t)$, построенная для случая поглощения кукурузой Р, приведена в [25]. Есть все основания считать, что и для других питательных элементов и культур особенности изменения I_m во многом являются сходными. Поэтому указанную кривую $I_m(t)$ можно рассматривать как универсальную, а ее лучшая аппроксимация достигается благодаря использованию выражения

$$I_m = a_0 t \cdot \exp(-a_1 t^2), \quad (29)$$

где $a_0 = 3.43 \cdot 10^{-2}$, $a_1 = 1.02 \cdot 10^{-3}$. Следует иметь в виду, что данные об изменении $I_m(t)$ в течение первых дней роста в литературе отсутствуют. Тем не менее поведение функции $I_m(t)$ при малых t в соответствии с (29) не противоречит имеющейся экспериментальной информации относительно накопления в растениях питательных веществ, прироста биомассы в начальный период их развития. Возникающие в расчетах сложности вследствие существования особенности в формуле (6) в точке $I_m = 1 + K_m$ удается обойти путем добавления к I_m в (29) соответствующей константы, отчасти оправдываемого отмеченной неопределенностью в описании зависимости $I_m(t)$. Исходя из выражения (29) и выбранных ранее данных были реализованы следующие четыре варианта для $I_m(\dot{t})$: $I_m = 2.563\dot{t} \exp(-0.013 \cdot \dot{t}^2) + 2.5$, $I_m = 25.63 \exp(-0.324 \cdot \dot{t}^2) + 2.5$, $I_m = 640.75\dot{t} \exp(-8.102 \cdot \dot{t}^2) + 2.5$ и $I_m = 5766.75\dot{t} \exp(-72.922 \cdot \dot{t}^2) + 2.5$. Кроме того, задавались $D = 35$, $K_m = 1$, $r_0 = 0.057$. Как видно из рис. 7, с ростом поглотительной способности корня зона его влияния сужается, а скорость ее распространения падает. В то же время, концентрация вблизи элемента корня претерпевает существенно большие изменения по мере увеличения I_m (рис. 8). В начальной фазе развития корня ($t < 10$), характеризующейся быстрым возрастанием I_m , содержание элемента в прикорневой зоне резко снижается и его приток к корню осуществляется, главным образом, за счет диффузионного механизма. Во второй фазе потребность корня в элементе постепенно уменьшается, что приводит к повышению роли конвективного переноса элемента в снабжении им растения, нарастанию его количества вблизи корня. В целом рис. 8 свидетельствует о сложном характере изменения концентрации элемента на поверхности корня, а значит и поглотительного процесса. Поэтому следует быть осторожным при выборе и особенно упрощении параметра I_m в практических расчетах, например, продукционного процесса. На рис. 8 также показаны кривые $c_0(t)$, которые рассчитаны при постоянных значениях I_m , вычисленных в результате осреднения переменных $I_m(t)$. Очевидно существенное различие и в количественном, и в качественном отношении между указанными кривыми, определенными при $I_m = \text{const}$ и $I_m(t)$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одним из перспективных путей повышения достоверности расчетов динамики питательных элементов в агроэкосистемах, прогноза продукционного процесса является изучение закономерностей

формирования питательного режима покрытых растительностью почв на микроуровне, разработка и совершенствование структурных моделей, описывающих приток элементов к отдельным корням, их сообществам. Основополагающее значение в таких моделях имеет граничное условие на поверхности корней, с помощью которого учитываются специфические особенности поглощения ионов растением. В общем случае поглотительный процесс следует кинетике Михаэлиса-Ментен, а упомянутое граничное условие оказывается существенно нелинейным. Полученное при таком условии приближенное аналитическое решение, дающее практически совпадающие со строгим частным решением результаты, позволяет эффективно рассчитывать концентрацию и поток ионов в области движения и на ее границах. Одним из важнейших применений данного решения следует считать определение на его основе функции отбора растительностью малоподвижных питательных элементов, используемой в моделях биологической сплошной среды. В значительной мере динамика элементов в корнеобитаемой зоне определяется изменением поглотительной способности растений в течение периода их активного роста. Формальная замена в исходной модели переменной величины $I_m(t)$ на соответствующую ей постоянную часто приводит к существенно отличающимся результатам, что указывает на необходимость обоснования такого рода упрощений в конкретных случаях. В целом реализуемый в работе подход к изучению поведения питательных элементов на микроуровне может рассматриваться в качестве первого и необходимого шага при разработке общих моделей трансформации и миграции питательных веществ в почвенных экосистемах, а также метода расчета продуктивности агроэкосистем.

1. Айдаров И. П. Регулирование водно-солевого и питательного режимов орошаемых земель. – М.: Агропромиздат, 1985. – 303 с.
2. Подуэжтов Р. А. Динамические модели агроэкосистем. – СПб.: Гидрометеоздат, 1991. – 312 с.
3. Поляков В. Л. Агроекологічні аспекти регулювання азотного режиму ґрунтів – Тр. ювіл. конф. – Рівне: Вид-во УДАВГ, 1997. – 58–61 с.
4. Borges R., Mallarin A. P. Field-scale variability of phosphorus and potassium uptake by no-till corn and soybean // Soil Sci. Soc. Am. J. – 1997. – 61. – P. 846–853.
5. Pang X. P., Letey J., Wu Z. Yield and nitrogen uptake prediction by CERES-maize model under semi-

- arid conditions // *Soil Sci. Soc. Am. J.*– 1997.– **61**.– P. 254–256.
6. Claassen N, Barber S. A. Simulation model for nutrient uptake from soil by a growing plant root system // *Agron. J.*– 1976.– **68**.– P. 961–964.
 7. Nye P. H., Marriott F. H. A. A theoretical study of the distribution of substances around roots resulting from simultaneous diffusion and mass flow // *Plant and Soil.*– 1969.– **30**.– P. 459–572.
 8. Барбер С. А. Биологическая доступность питательных веществ в почве.– М.: Агропромиздат, 1988.– 376 с.
 9. Reginato J. C., Tarzia D. A., Dzioba M. A. Analytical study of the effects of some soil and plant parameters on root growth due to absorption of one mobile ion: A free boundary model // *Plant and Soil.*– 1993.– **157**.– P. 185–196.
 10. Rengel Z. Mechanistic simulation models of nutrient uptake: A review // *Plant and Soil.*– 1993.– **152**.– P. 161–173.
 11. Поляков В. Л. Неустановившийся приток нелIMITированных питательных веществ к изолированным корням // *Гидромеханика.*– 1997.– N 71.– С. 98–104.
 12. Поляков В. Л. НелIMITированный приток питательных элементов к сообществам корней // *Прикл. гидромеханика.*– 1999.– 1, N 73.– С. 73–78.
 13. Claassen N., Barber S. A. A method for characterizing the relation between nutrient concentration and the flux into roots of intact plants // *Plant Physiol.*– 1974.– **54**.– P. 564–568.
 14. Hodges T. K. Ion absorption by plant roots // *Advances in Agron.*– 1973.– **25**.– P. 163–207.
 15. Cushman J. H. An analytical solution to solute transport near root surfaces for low initial concentration I. Equations development // *Soil Sci. Soc. Am. J.*– 1979.– **43**.– P. 1087–1090.
 16. Най П., Тинкер П. Движение растворов в системе почва-растение.– М.: Колос, 1980.– 368 с.
 17. Ganoonia T. S., Raza S., Nielsen N. E. Phosphorus depletion in the rhizosphere as influenced by soil moisture // *Plant and Soil.*– 1994.– **159**.– P. 213–218.
 18. Hubel F., Beck E. In-situ determination of the P-relations around the primary root of maize with respect to inorganic and phytate-P // *Plant and Soil.*– 1993.– **152**.– P. 1–9.
 19. Itoh S., Barber S. A. A numerical solution of whole plant-nutrient uptake for soil-root systems with root hairs // *Plant and Soil.*– 1983.– **61**.– P. 403–413.
 20. Olsen S. R., Kemper W. D. Movement of nutrients to plant roots // *Adv. Agric.*– 1968.– **20**.– P. 91–151.
 21. Bar-Yosef B., Fishman S., Talpaz, H. A model of zinc movement to single roots in soils // *Soil Sci. Soc. Am. J.*– 1980.– **44**.– P. 1272–1279.
 22. Smethurst P. J., Comerford N. B. Simulating nutrient uptake by single or competing and contrasting root system // *Soil Sci. Soc. Am. J.*– 1993.– **57**.– P. 1361–1367.
 23. Reginato J. C., Palumbo M. C., Moreno I. S., Bernardo J. Ch., Tarzia D. A. Modeling nutrient uptake using a moving boundary approach: comparison with the Barber-Cushman model // *Soil Sci. Soc. Am. J.*– 2000.– **64**, N 4.– P. 1363–1367.
 24. Jungk A., Barber S. A. Plant age and the phosphorus uptake characteristics of trimmed and untrimmed corn root systems // *Plant and Soil.*– 1975.– **42**.– P. 227–239.
 25. Rengel Z., Robinson D. L. Modeling magnesium uptake from an acid soil. 1. Nutrient relationships at the soil-root interface // *Soil Sci. Soc. Am. J.*– 1990.– **54**.– P. 785–791.
 26. Steingrobe B., Schenk M.K. Simulation of the maximum inflow of lettuce grown under fluctuating climate conditions in the greenhouse // *Plant and Soil.*– 1993.– **155/156**.– P. 163–166.
 27. Barber S. A., Cushman J. H. Nitrogen uptake model for agronomic crops // *Modeling Waste Water Renovation-Land Treatment.*– New-York:Wiley-Interscience.– 1981.– P. 382–409.
 28. Cushman J. H. An analytical solution to solute transport near root surfaces for low initial concentration. II Applications // *Soil Sci. Soc. Am. J.*– 1979.– **43**.– P. 1090–1095.
 29. Чуйко Н. Ф., Дідух Я. П., Гребенюк А. Г. Взаємозв'язок забезпеченості рослин фосфором і його адсорбції кореневою системою з ґрунтів // *Доп. АН Україна.*– 1991.– N 2.– С. 143–146.
 30. Bassiri R. H., Rrior S. O., Norby R. J., Rogers H. H. A field method of determining NH_4^+ and NO_3^- uptake kinetics in intact roots: effect of CO_2 enrichment on trees and crop species // *Plant and Soil.*– 1999.– **217**.– P. 195–204.
 31. Brouder S. M., Cassman K. G. Evaluation of a mechanistic model of potassium by cotton in vermiculitic soil // *Soil Sci. Soc. Am. J.*– 1994.– **58**.– P. 1174–1183.
 32. Kelly J. M., Barber S. A., Edwards G. S. Modeling magnesium, phosphorus and potassium uptake by pine seedlings using a Barber-Cushman approach // *Plant and Soil.*– 1992.– **139**.– P. 209–218.
 33. Lu Shen, Miller M. H. Prediction of phosphorus uptake by field-grown maize with the Barber Cushman model // *Soil Sci. Soc. Am. J.*– 1994.– **58**.– P. 852–857.
 34. Meyer D., Junck A. A new approach to quantify the utilization of non-exchangeable soil potassium by plants // *Plant and Soil.*– 1993.– **149**.– P. 235–243.
 35. Mullins G. L., Sommers L. E., Barber S. A. Modeling the plant uptake of cadmium and zinc from soils treated with sewage sludge // *Soil Sci. Soc. Am. J.*– 1986.– **50**.– P. 1245–1250.
 36. Rao P. T., Ito O., Matsinga R. Differences in uptake kinetics of ammonium and nitrate in legumes and cereals // *Plant and Soil.*– 1993.– **154**.– P. 67–72.
 37. Rennenberg H., Schneider S., Weber P. Analysis of uptake and allocation of nitrogen and sulphur compounds by trees in the field // *J. Exp. Bot.*– 1996.– **47(303)**.– P. 1491–1498.
 38. Silverbush M., Barber S. A. Phosphorus and potassium uptake of field-grown soybean cultivars predicted by a simulation model // *Soil Sci. Soc. Am. J.*– 1984.– **48**.– P. 592–597.