

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Владимирский государственный университет
имени Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых»

АГРОФИЗИКА

Учебное пособие

Рекомендовано Учебно-методическим советом по почвоведению при УМО по классическому университетскому образованию Российской Федерации в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлению высшего профессионального образования 021900 «Почвоведение»



Владимир 2014

УДК 631.43
ББК 40.322
А26

Авторы:

*Е. В. Шеин, М. А. Мазиров, В. М. Гончаров, А. А. Корчагин,
А. Б. Умарова, С. И. Зинченко*

Рецензенты:

Доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры земледелия
и методики опытного дела Российского государственного аграрного
университета МСХА имени К.А. Тимирязева

А. И. Беленков

Кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии
Владимирского государственного университета
имени Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых

В. В. Романов

Издание осуществлено при содействии гранта Правительства РФ 11.G34.31.0079

Печатается по решению редакционно-издательского совета ВлГУ

Агрофизика : учеб. пособие / Е. В. Шеин [и др.] ; Владим.
А26 гос. ун-т им. А. Г. и Н. Г. Столетовых. – Владимир : Изд-во ВлГУ,
2014. – 92 с.

ISBN 978-5-9984-0462-7

Содержит материал учебной программы курса «Агрофизика» для студен-
тов 2-го курса очной формы обучения направления 021900 – Почвоведение.

Может быть использовано на лабораторных занятиях и при самостоятель-
ном изучении дисциплины «Агрофизика».

Рекомендовано для формирования профессиональных компетенций в со-
ответствии с ФГОС 3-го поколения.

Табл. 7. Ил. 32. Библиогр.: 17 назв.

УДК 631.43

ББК 40.322

ISBN 978-5-9984-0462-7

© ВлГУ, 2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
Глава 1. ФОТОСИНТЕЗ И ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ.....	8
1.1. Фотосинтез	8
1.2. Влияние физических факторов на интенсивность фотосинтеза	11
1.2.1. Влияние интенсивности и спектрального состава света.....	11
1.2.2. Влияние влажности почвы и температуры приземного воздуха на фотосинтез.....	16
1.2.3. Минеральное питание и концентрация CO ₂ в атмосфере	18
1.2.4. Изменения фотосинтеза в онтогенезе.....	19
1.2.5. Совместное влияние факторов	20
1.3. Дыхание	23
Глава 2. РАСТЕНИЯ И ВОДА	26
2.1. Характеристики влаги в почве. Влажность почв.....	26
2.2. Почвенно-гидрологические константы	29
2.3. Понятие о влагообеспеченности растений. Транспирация	35
2.4. Термодинамический подход к описанию передвижения влаги в системе «почва – растение – атмосфера»	37
2.5. Взаимосвязь водного питания, фотосинтеза, роста и продуктивности растений.....	38
2.5.1. Системный подход при анализе влагообеспеченности ...	38
2.5.2. Взаимосвязь почвенной влаги и урожая растений	40
2.6. Улучшение влагообеспеченности растений. Эффективность водопотребления.....	41
2.7. Факторы управления водообеспеченностью растений	45

Глава 3. ФИЗИКА МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ.....	48
3.1. Основные элементы минерального питания растений	48
3.2. Основные механизмы переноса веществ	48
3.3. Транспорт веществ по растению.....	51
Глава 4. РАСТЕНИЯ И СВЕТ	53
4.1. Значение светового потока для растений.....	53
4.2. Направление светового потока	54
4.3. Влияние интенсивности света на параметры роста	56
4.4. Фотопериодичность. Свет как фактор онтогенеза	59
Глава 5. РОСТ, РАЗВИТИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ ПРОДУКТИВНОСТИ	61
5.1. Рост и развитие растений	61
5.2. Основные параметры роста и развития.....	63
5.3. Параметры роста	66
5.4. Влияние физических факторов на рост растений.....	70
5.5. Соотношение корневой и надземной биомассы.....	74
5.6. Влияние на рост корней внешних условий.....	79
5.6.1. Влияние физических свойств почвы	79
5.6.2. Температура почвы	81
5.6.3. Влияние света на рост корней.....	82
5.6.4. Влияние давления почвенной влаги.....	83
5.6.5. Влияние удобрений.....	83
5.6.6. Влияние аэрации	84
5.6.7. Влияние рН и некоторых токсических (для роста корней) элементов.....	85
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	88
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	90

ВВЕДЕНИЕ

Агрономическая физика (агрофизика) – наука, изучающая физические, физико-химические и биофизические процессы в системе «почва – растение – деятельный слой атмосферы», основные закономерности продукционного процесса, разрабатывающая научные основы, методы, технические, математические средства и агроприемы рационального использования природных ресурсов, повышения эффективности и устойчивости агроэкосистем, земледелия и растениеводства в полевых и регулируемых условиях.

Продукционный процесс растений – это совокупность взаимосвязанных процессов, происходящих в растении, основные из которых – фотосинтез, дыхание, рост, формирующих урожай растений. Продукционный процесс зависит от факторов внешней среды и способен сам трансформировать средообразующие факторы через изменение газообмена, транспирацию, архитектуру посевов.

Из этих определений следует, что продукционный процесс весьма разнообразен, включает, кроме трех основных (фотосинтез, дыхание, рост), еще и многие процессы в растениях, которые зависят от факторов внешней среды. Эти факторы растения способны сами видоизменять, трансформировать в некоторых пределах. Хорошо известно, как растения благодаря строению листьев и их расположению (архитектура посевов, движение листьев за Солнцем) способны достичь максимального потребления света. Другим примером может служить способность растений формировать сомкнутые покровы, в которых устанавливается определенный, отличный от условий над растительным покровом микроклимат: в посевах и около него другая влажность, температура, скорость ветра, и соответственно, иные транспирация, дыхание и многие другие взаимосвязанные процессы.

Несмотря на многообразие факторов, определяющих продукционный процесс, несмотря на многочисленные приспособительные реакции растений, их разнообразие, в агрофизике выделяют несколько **общих законов продукционного процесса**. Этих законов немного, можно выделить пять основных. Некоторые из них совершенно оче-

видны и понятны на обыденном уровне. Другие требуют более подробного рассмотрения, которое будет сделано в данном курсе. Сейчас просто перечислим их и кратко прокомментируем:

1. *Закон незаменимости основных факторов жизни.* Этот закон утверждает, что ни один из факторов развития растений не может быть полностью заменен каким-либо другим. Ведь нельзя же заменить для растения тепло – влагой, влагу – светом и пр. Все эти факторы (свет, тепло, влага) необходимы растениям. В отсутствии хотя бы одного из них оно погибнет. Эти факторы – свет, тепло, влага – факторы космические, их ничем нельзя заменить, они – основные, все определяющие факторы. Из этого закона следует очень важный вывод, на который иногда указывают как на самостоятельный закон – столь важно его значение. Это закон «физиологических часов». Для растений один из основных регулирующих факторов – фотопериодичность, регулярность светового режима в каждой природной зоне. Именно длина дня и ночи является для большинства растений регулятором для наступления определенных стадий развития. Например, «запуск» подготовки деревьев к зиме, заключающийся в том, что они сбрасывают листья, замедляют многие физиологические процессы, происходит именно при определенной длине дня. Для растения длина дня – неумолимый космический фактор, на который оно всегда, вне зависимости от складывающихся в этот год метеоусловий, может опираться.

2. *Закон неравноценности и компенсирующего воздействия факторов среды.* Действительно, основные факторы, такие как тепло, свет, воду, заменить ничем нельзя. А вот их действие как-то изменить могут другие факторы. Например, облачность, туман могут ослабить недостаток влаги. А ветер ослабляет неблагоприятное действие заморозков. Главное же отличие этого закона от закона незаменимости основных факторов жизни в том, что последний действует всегда, на протяжении всей жизни растений, а 2-й – в отдельные периоды жизни растений, снижая неблагоприятное или увеличивая благоприятное воздействие основных факторов жизни.

3. *Закон минимума.* Этот закон часто трактуется как закон Либиха в отношении питательных элементов для растений, и его нередко представляют в виде бочки с досками разной длины. Самая низкая доска определяет урожай. Мы будем трактовать этот закон более

обще: интенсивность продукционного процесса определяется действием того физического фактора среды, который наиболее удален по значениям от своего оптимума. При такой трактовке из этого закона есть два следствия: 1) рост интенсивности процесса будет определяться скоростью прироста фактора, наиболее удаленного от оптимума, и 2) следует учитывать «компенсирующее» действие других, находящихся не в оптимальных условиях, факторов.

4. *Закон оптимума.* Этот закон гласит, что наивысшей скорости продукционного процесса можно добиться в том случае, если все факторы достигли своего оптимума. Иначе говоря, максимальный урожай может быть получен только при оптимизации всех основных факторов жизни. Этот закон тоже может рассматриваться как следствие 1-го закона о незаменимости факторов внешней среды. Однако именно этот закон является руководящим для достижения максимальной продуктивности за счет оптимизации действия разнообразных факторов.

5. *Закон «критических периодов».* Этот закон указывает на то, что в жизни растения имеются периоды, в течение которых растение наиболее чувствительно к недостатку того или иного фактора. Например, для многих зерновых культур критическим периодом в отношении к почвенной влаге считается период от выхода в трубку до колошения. Если в эту фазу развития растений возникает недостаток влаги в почве, то потери будут наибольшими, иногда – критическими. А фазы от цветения до восковой спелости являются критическими в отношении тепла.

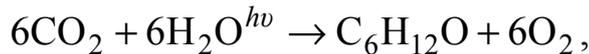
Эти законы агрофизики, законы, связывающие физические факторы среды и продукционный процесс, являются весьма общими, их можно приложить к разнообразным ситуациям. Хотя в каждом конкретном случае следует учитывать региональные особенности как внешних для растения факторов (почвенные, метеорологические и погодные условия и пр.), так и особенности самих растений.

Глава 1

ФОТОСИНТЕЗ И ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

1.1. Фотосинтез

Фотосинтез – процесс превращения солнечной энергии в химическую, которая накапливается растениями в виде питательных органических веществ. Итоговым уравнением фотосинтеза является следующее:



где $h\nu$ – лучистая энергия Солнца (кванты света).

Это уравнение отражает лишь суммарный процесс фотосинтеза – превращения зелеными растениями лучистой энергии Солнца в энергию химических связей органических веществ в результате цепи окислительно-восстановительных реакций с участием хлорофилла (или пигментов пластид), ряда ферментов, формирующих основной универсальный «аккумулятор» энергии – нуклеотид АТФ (аденозинтрифосфорную кислоту, или аденозинтрифосфат). Основные принципиальные моменты, важные для понимания влияния физических факторов на фотосинтез, можно изобразить в виде следующей схемы (рис. 1).

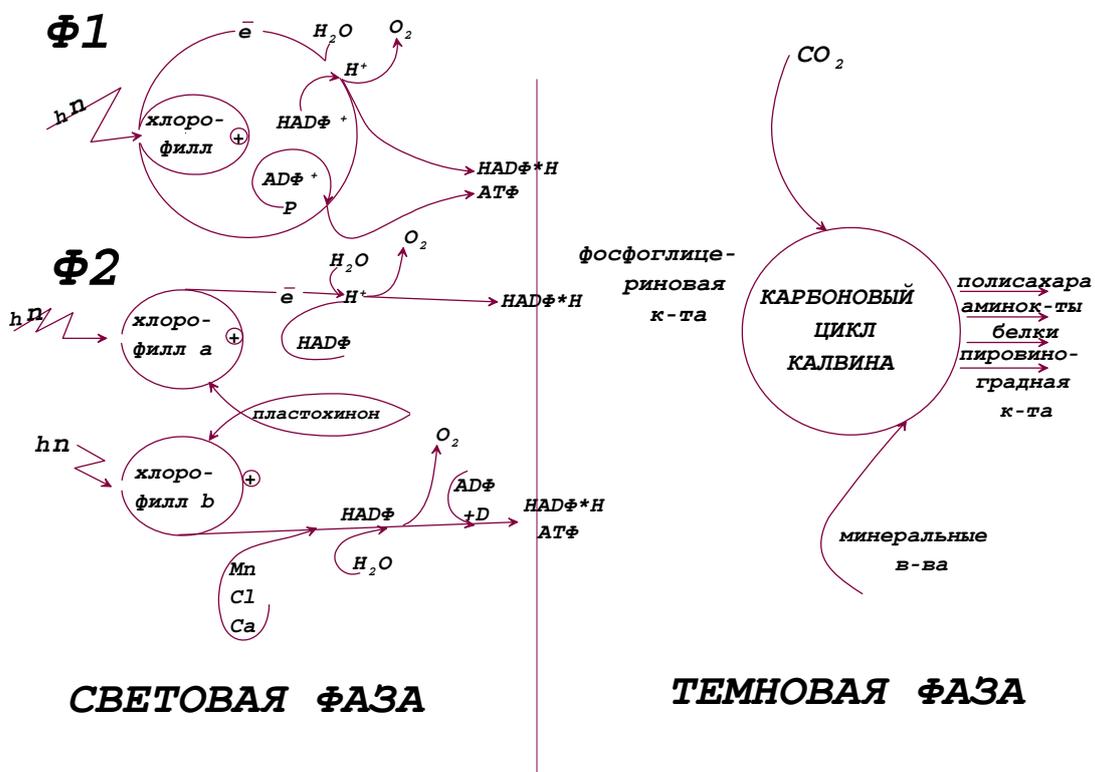


Рис. 1. Схема световой и темновой стадий фотосинтеза. Цикл Калвина

Квант света (преимущественно из красного и сине-фиолетового участков спектра) поглощается хлорофиллом. Эта уникальная молекула при этом возбуждается, электрон с ее орбиты срывается и начинает участвовать в последовательных реакциях. Прежде всего происходит реакция фотосинтетического фотолиза воды. В результате этой реакции с участием ферментов образуется протон (H^+), свободный кислород и вода из группы OH^- . Итак, первый материальный итог фотосинтеза – образование и выделение кислорода. Между тем образовавшийся протон присоединяется к коферменту *НАДФ*, формируя первый аккумулятор химической энергии – молекулу *НАДФ · Н*. Однако основным универсальным аккумулятором энергии служит молекула *АТФ*, образующаяся в результате реакции фосфорилирования – присоединения неорганического фосфата к АДФ (аденозиндифосфата). В результате, как видно из рис. 1, образуются две энергетически «ресурсные» молекулы – *АТФ* и *НАДФ · Н*, которые способны давать энергию для формирования сложных органических веществ из углекислоты воздуха. Это второй важнейший итог фотосинтеза – образование молекул *АТФ* и *НАДФ · Н*, являющихся аккумуляторами энергии. И эти два важнейших результата фотосинтеза происходят на так называемой световой фазе фотосинтеза, которая протекает при обязательном участии лучистой энергии – квантов света, поглощаемых хлорофиллом. Это общая схема протекания первого, с участием лучистой энергии, этапа фотосинтеза, причем протекающего по циклической схеме, или фотосинтеза I (*Ф1*).

Световая фаза фотосинтеза может протекать и нециклически (на рис. 1 – *Ф2*). В этом случае на этой фазе уже участвуют два типа хлорофилла – хлорофилл *a* и *b*. Итогом *Ф2* также является образование энергетических аккумуляторов, молекул *НАДФ · Н* и *АТФ*, выделение свободного кислорода при фотолизе воды. Однако протекание этого процесса невозможно без участия минеральных ионов марганца, хлора, кальция. А некоторые запасы пластохинонов являются связующим звеном работы хлорофиллов *a* и *b*. Роль пластохинонов заключается в передаче электронов в сложных физико-химических реакциях световой фазы фотосинтеза. Нередко указывают, что второй путь фотосинтеза (*Ф2*) является эволюционно более молодым.

Таким образом, на первой стадии фотосинтеза – световой – за счет движения электронов идет постепенный и плавный процесс

формирования энергетически емких молекул $АТФ$ и $НАДФ \cdot Н$ и образования газообразного кислорода.

На второй стадии фотосинтеза – темновой – происходит синтез сложных органических веществ (углеводов, белков и др.) из фосфоглицериновой кислоты, минеральных веществ, поступающих из почвы и $СО_2$ атмосферы, – так называемый карбоновый цикл Калвина (см. рис. 1). Энергия для этого белкового синтеза – это энергия, запасенная в молекулах $АТФ$ и $НАДФ \cdot Н$, образовавшихся на световой стадии, которые способствуют восстановлению $СО_2$ до углевода. Подсчитано, что для такого рода восстановления необходимы 3 молекулы $АТФ$ и 2 молекулы $НАДФ \cdot Н$. Цикл Калвина, в котором образуются первые трехуглеродные продукты (фосфоглицериновая кислота и др.), в приведенном примере свойственен не всем, а только группе растений – так называемым $С3$ -растениям (вполне понятно, что название $С3$ -растения связано с трехуглеродными компонентами цикла Калвина). В эту группу входит большинство сельскохозяйственных растений: пшеница, подсолнечник, картофель и др. Однако в некоторых травянистых растениях (например, кукурузе, просо, сорго, сахарном тростнике) в качестве первых продуктов образуются четырехуглеродные соединения. Вполне понятно, что эти растения формируют группу $С4$ -растений. Их нередко называют растениями с «кооперативным фотосинтезом», подчеркивая итог этого способа фотосинтеза в виде формирования $С4$ -кислот (малат, аспарат). Но есть и еще одна группа растений, у которых устьица в темноте открыты и идет темновая фиксация $СО_2$, результатом которой является образование яблочной кислоты, а затем, уже на световой стадии, углеводов. Эти растения называют $САМ$ -растения. Для нас важно, что продукционный процесс у этих трех групп различен; различны и суточная продуктивность фотосинтеза, и транспирационный коэффициент: суточная продуктивность для $С3$ -, $С4$ - и $САМ$ -растений составляет 70 – 100, 150 – 200 и 30 – 50 мг $СО_2/(дм^2 \cdot сут)$, а транспирационный коэффициент – 400 – 500, 200 – 400 и 100 г $Н_2О/г$ сухой биомассы. Получается, что $С4$ -растения обладают наилучшими показателями фотосинтеза и экономичным водным питанием, особенно при высоких (30 – 40 °С) температурах.

Важным результатом темновой стадии фотосинтеза является поглощение из атмосферы $СО_2$, а итогом – образование сложных орга-

нических веществ-ассимилянтов, формирующих основные запасы, участвующих в процессах дыхания, увеличения биомассы и формирования генеративных и других органов. Не менее важно то, что этот этап фотосинтеза – цепь термохимических реакций, интенсивность которых будет зависеть от температуры внешней среды. Поэтому выделяются как минимум три основных физических фактора – температура, свет и концентрация CO_2 в межклеточниках листьев, определяющие этот важнейший процесс в растениях. Учитывая, что для фотосинтеза необходима и вода, роль влагообеспеченности растений в процессе также важна.

Следует подчеркнуть, что не только физические факторы определяют интенсивность фотосинтеза. Например, фотосинтез будет зависеть от концентрации хлорофилла: чем она выше, тем больше пропорция поглощенного света по отношению ко всему поступившему. Однако эта зависимость далеко не линейна. Для каждой длины волны фотосинтетически активных лучей λ соотношение интенсивности поглощения этих лучей a_λ и концентрации пигмента c имеет следующий вид:

$$a_\lambda = 1 - \exp(-k_\lambda l_\lambda c),$$

где k_λ – константа; а l_λ – длина оптического пути для световой энергии в растении, причем не обязательно в листе растения. Нередко этот путь проходит по всему стеблю растения, а фотосинтез происходит в прикорневой части. Кроме того, приведенное уравнение справедливо для гомогенных систем, например для экстракта хлорофилла, получаемого при обработке раствором ацетона. Лист же растения – чрезвычайно гетерогенная система, которая способствует более активному поглощению света.

1.2. Влияние физических факторов на интенсивность фотосинтеза

1.2.1. Влияние интенсивности и спектрального состава света

Как уже было отмечено выше, фотосинтез будет зависеть от поступающей световой энергии. Вспомним, что световая энергия может измеряться в системе СИ в джоулях на квадратный метр в секунду ($\text{Дж}/\text{м}^2 \cdot \text{с}$), в ваттах на квадратный метр ($\text{Вт}/\text{м}^2$). Все эти размерности энергии можно встретить в литературе. Соотношение их: $\text{Дж}/(\text{м}^2 \cdot \text{с}) = \text{Вт}/\text{м}^2$. Кроме того, освещенность, которая существенно зависит от уг-

ла падения световых лучей, измеряется в люксах (лк), в люменах на квадратный метр ($\text{лм}/\text{м}^2$) или в канделах на квадратный метр ($\text{кд}/\text{м}^2$).

Если измерять фотосинтез в миллиграммах ассимилированного CO_2 на квадратный дециметр поверхности листа в час ($\text{мг}/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$), а интенсивность света – в ваттах на квадратный метр или сантиметр ($\text{Вт}/\text{см}^2$) поверхности, то кривая зависимости фотосинтеза от интенсивности света будет иметь следующий вид (рис. 2).

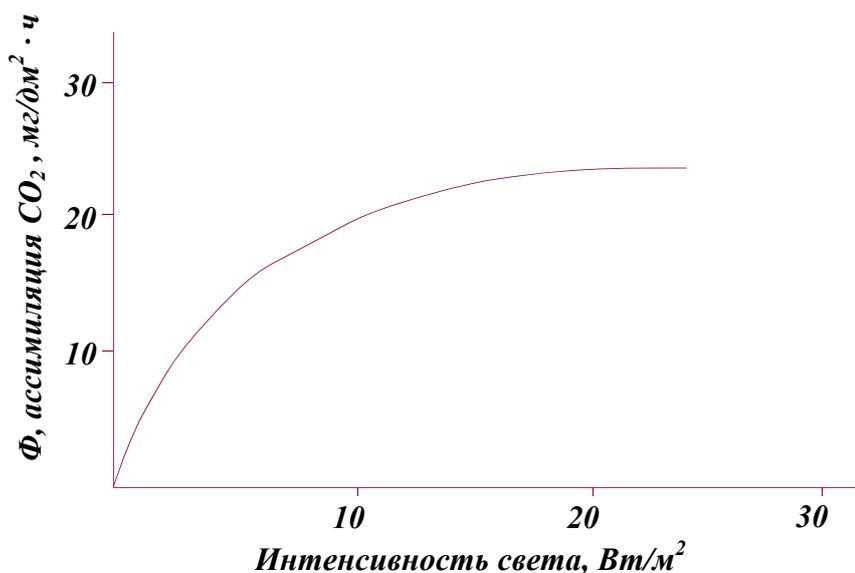


Рис. 2. Световая кривая фотосинтеза: зависимость фотосинтеза Φ , мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$, от интенсивности поступающей лучистой энергии, $\text{Вт}/\text{м}^2$

Такой тип кривой – возрастающая кривая с насыщением – нередко называется кривой логарифмического типа. При малых интенсивностях света фотосинтез растет очень быстро. То, что фотосинтез возможен при очень слабом свете, было доказано еще в 1880 г. А.С. Фаминицыным. А вот при повышении интенсивности света рост фотосинтеза снижается и достигает практически постоянных значений. Обычно для характеристики процессов, подчиняющихся такого рода зависимостям, используют параметр, отражающий угол наклона кривой в нарастающей ее части. Чем выше этот параметр, тем активнее происходит нарастание процесса, что и является характеристикой процесса, его особенностей, в данном случае фотосинтеза. Если этот угол будет большим, кривая фотосинтеза круто идет вверх при слабом начальном изменении света, и это означает, что растения очень активно ис-

пользуют световую энергию, в особенности при малых ее значениях. Иногда этот параметр называют параметром светочувствительности, так как чем он выше, тем чувствительнее растение к небольшому увеличению интенсивности света. Повышенный параметр светочувствительности характеризует группу теневыносливых растений. Кроме того, важным параметром служит и количество световой энергии, при которой кривая выполаживается, – это фотосинтез при полном обеспечении растений световой энергией. Этот параметр характеризует «мощность» фотосинтеза, который, как правило, выше у светолюбивых растений.

Такой вид зависимости позволил предложить и функциональные зависимости фотосинтеза от физических факторов, однако не в виде логарифмической функции (типа $y = \log_a x$), которая не совсем удачно описывает фазу стабилизации фотосинтеза при высокой интенсивности радиации (фазу «насыщения» фотосинтеза). Для такого рода экспериментальных зависимостей чаще используют уравнение логистического типа – в данном случае связывающее интенсивность фотосинтеза при оптимальных условиях тепло- и влагообеспеченности Φ и интенсивность фотосинтетически активной радиации (ФАР) $I_{\text{ФАР}}$:

$$\Phi = \frac{\Phi_0 b I_{\text{ФАР}}}{\Phi_0 + b I_{\text{ФАР}}},$$

где Φ_0 – интенсивность фотосинтеза при полном световом насыщении, b – начальный наклон световой кривой фотосинтеза (параметр светочувствительности или теневыносливости).

Можно предположить, что неодинаковый по спектральному составу свет будет также оказывать влияние на интенсивность фотосинтеза. Ведь недаром большинство растений на нашей планете – зеленые. По-видимому, это эволюционно выгодно, т.е. интенсивнее всего растения росли и созревали в условиях, когда преобладали другие, кроме желто-зеленой, части спектра, хотя эта часть спектра и не является энергетически самой низкой. Напротив, максимальные значения световой энергии в суммарной радиации при безоблачном небе приходятся как раз на зеленую и сине-зеленую области (рис. 3).

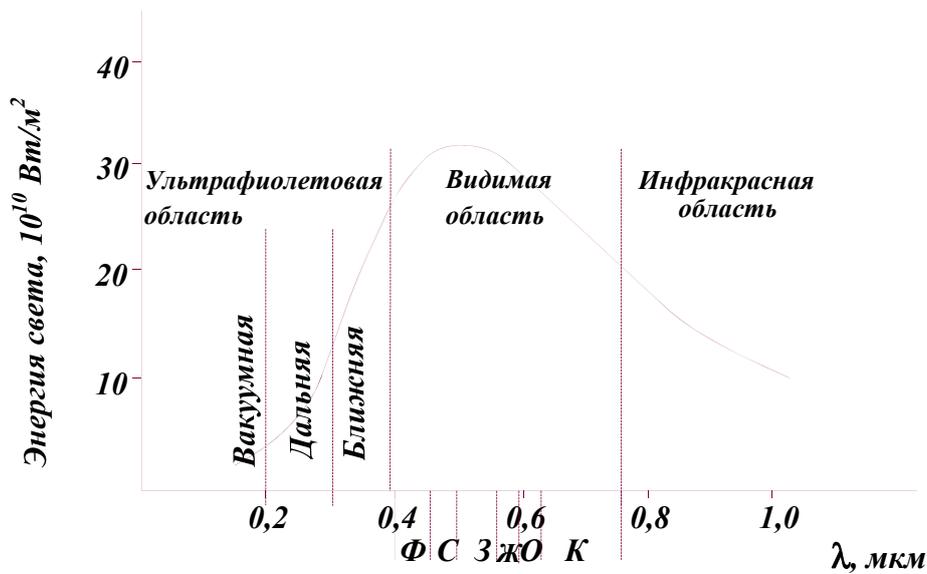


Рис. 3. Распределение световой энергии в спектре дневного солнечного света (по И.А. Шульгину, 1967)

Однако еще в 1869 г. появилась работа К.А. Тимирязева, в которой он приводил исследования, доказывающие, что фотосинтез интенсивнее всего должен происходить в красном участке спектра. Он изучал фотолиз углекислоты и получил данные, указывающие, что наиболее фотосинтетически активная часть спектра – это красная область видимого света. Впоследствии К.А. Тимирязев доказал, что и сине-фиолетовая часть спектра чрезвычайно важна для растений. Получается, что именно в этих двух областях у большинства наземных растений фотосинтез будет протекать наиболее интенсивно. Это и доказывает спектральная кривая фотосинтеза, приведенная на рис. 4.

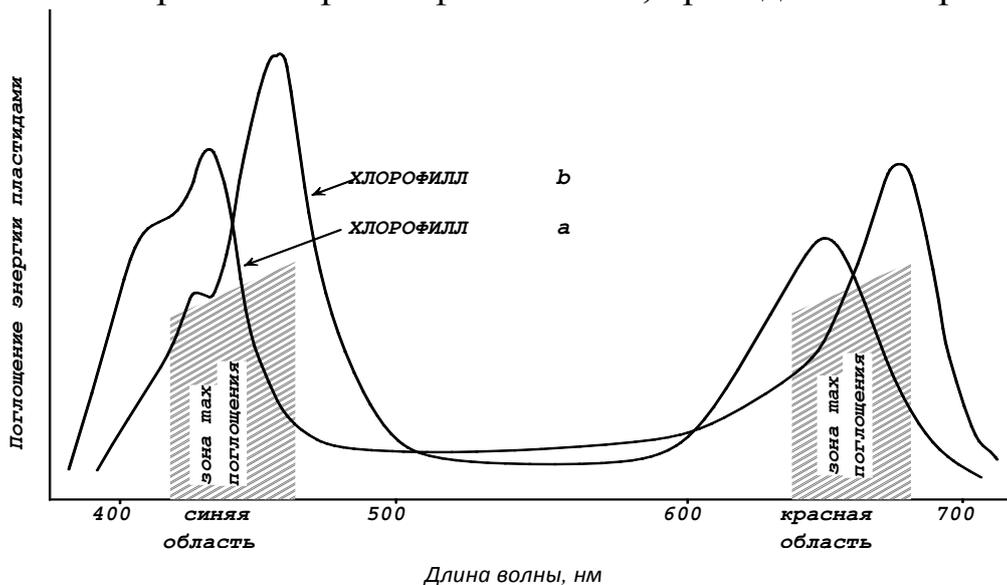


Рис. 4. Спектральная кривая фотосинтеза (представленная по спектрам поглощения пигментов пластид)

Таким образом, фотосинтетически активная радиация находится в области 400 – 700 нм. В этой области имеются два максимума поглощения – для лучей с длинами 620 и 440 нм.

Естественен вопрос: почему же именно в длинноволновой (красно-оранжевой) и коротковолновой (сине-фиолетовой) областях наблюдаются максимумы? Объяснение, наверное, может быть следующим. С одной стороны, сине-фиолетовая – это одна из наиболее энергетически выгодных областей спектра (см. рис. 4).

С другой стороны, красно-оранжевые лучи преобладают в спектре вечернего света, при приближающемся к закату солнце. А это наилучшее время для работы фотосинтетического аппарата, так как воздух прогреет, температура окружающей растению среды высокая. Да и листья большинства растений расположены так, что именно вечерние лучи попадают на их поверхность перпендикулярно, т.е. наиболее эффективны. Таким образом, на интенсивность фотосинтеза действуют как минимум еще два фактора – температура воздуха и направление светового потока, что и определяет наиболее интенсивный фотосинтез в красно-фиолетовой части спектра в вечернее время. Не следует забывать и о том, что эффективность использования ФАР изменяется в процессе развития растений, что доказывается динамикой известного нам параметра «коэффициент использования ФАР» ($KI_{ФАР}$).

Сегодня нередко появляются работы, связанные с исследованием влияния ультрафиолетовой части солнечной радиации на фотосинтез. В большинстве этих работ приводятся факты, указывающие, что радиация этой части спектра снижает фотосинтез. Подчеркивается, что ультрафиолет снижает транспорт электронов в циклах фотосинтеза, ингибирует фотохимические реакции на предварительных стадиях фотосинтеза и др., т.е. снижает фотосинтетическую интенсивность растений и, кроме того, приводит к существенным изменениям в росте и развитии растений, снижении отношения побег/корень, угнетает цветение и пр., вплоть до их гибели при высоких потоках ультрафиолета.

Впрочем, влияние спектрального состава света на продуктивность и урожай растений не всегда соответствует полученным для фотосинтеза закономерностям. Например, в экспериментах с искусственным освещением хлопчатник развивал наибольшую биомассу, и фазы развития наступали раньше всего при желто-зеленом свете! Поэтому фотосинтетические закономерности непосредственно на продуктивность растений переносить не следует.

1.2.2. Влияние влажности почвы и температуры приземного воздуха на фотосинтез

Другой физический фактор, оказывающий влияние на фотосинтез, – это, конечно же, влажность почвы. Ведь именно вода участвует в формировании органических веществ. А она доставляется в листья растений из почвы. Если в листьях будет проявляться недостаток влаги, фотосинтез будет замедляться. Аналогично и при избытке воды в почве: потребление воды растением может замедлиться, и фотосинтез также уменьшится. Таким образом, в случае влияния влажности мы имеем куполообразный тип зависимости фотосинтеза от влажности почвы (рис. 5). Ширина «купола» этой зависимости будет характеризовать диапазон влажности почвы, при котором фотосинтез происходит наиболее интенсивно и равен величине Φ_0 . Такой тип куполообразной зависимости с одним экстремумом (максимумом) описывается параболической функцией

$$\Phi = \Phi_0 \left[-a \left(\frac{3B_{\text{ДДВ}}}{3B_{\text{НВ}}} \right)^2 + b \left(\frac{3B_{\text{ДДВ}}}{3B_{\text{НВ}}} \right) \right],$$

где a и b – эмпирические параметры, характеризующие изменение фотосинтеза в процессе развития и старения растения; $3B_{\text{ДДВ}}$ – запасы воды в диапазоне доступной влаги или запасы продуктивной влаги ($3B$ при наименьшей влагоемкости за вычетом $3B$ при влажности завядания) в корнеобитаемой толще почвы; $3B_{\text{НВ}}$ – запасы почвенной влаги при наименьшей влагоемкости.

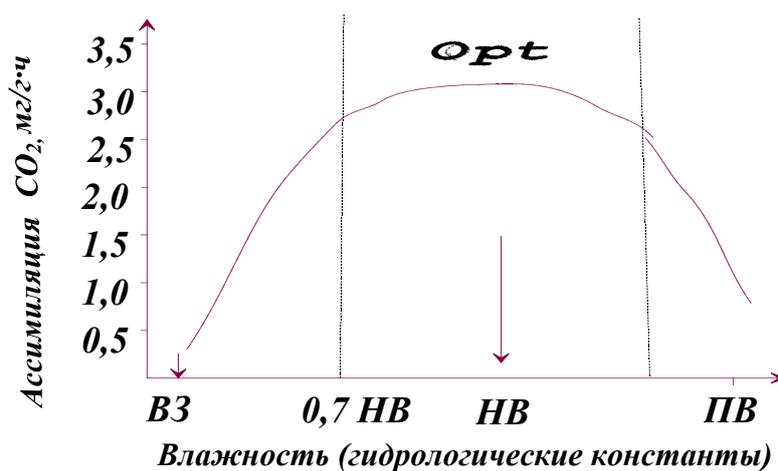


Рис. 5. Зависимость фотосинтеза от влажности почвы, выраженная в виде почвенно-гидрологических констант: ВЗ – влажность завядания; НВ – наименьшая влагоемкость; ПВ – полная влагоемкость, или водовместимость

Аналогично влажности воздействует на фотосинтез и температура: имеются некоторый, связанный с биологическими особенностями растений в ареале их распространения, оптимальный диапазон температур и конкретно оптимальная для фотосинтеза температура воздуха T_{opt} , при которой фотосинтез достигает максимального для данных растений уровня – уровня Φ_0 (рис. 6).

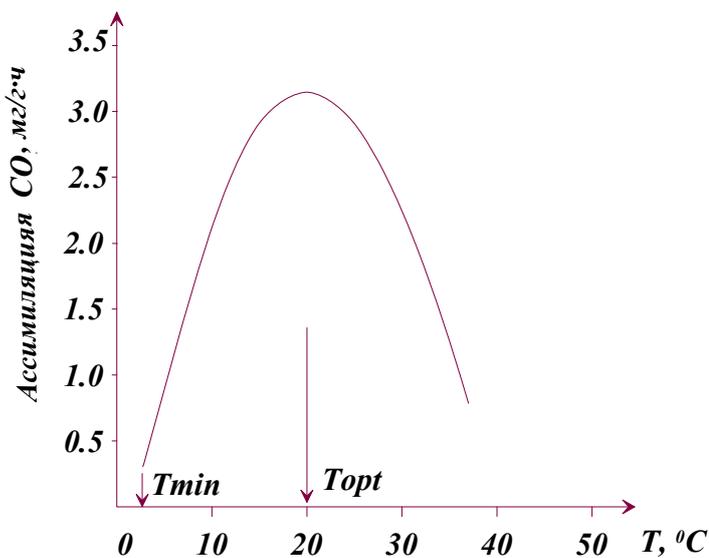


Рис. 6. Температурная кривая фотосинтеза

Такой «куполообразный» вид зависимости также позволяет аппроксимировать ее некоторой функцией зависимости фотосинтеза от температуры, например, предложенной А.Н. Полевым:

$$\Phi = \Phi_0 \left\{ 0,2 \frac{T - T_{min}}{T_{opt} - T} \left[6 - \left(\frac{T - T_{min}}{T_{opt} - T_{min}} \right)^5 \right] \right\},$$

где T – текущая температура воздуха; T_{min} – минимальная температура воздуха, при которой начинается фотосинтез.

Для характеристики растений важна и температура, при которой начинается фотосинтез, – минимальная температура T_{min} . Этот параметр зависит от физиологических особенностей растений, их природного ареала, районирования. Так, северные древесные растения (ель, сосна) начинают фотосинтезировать уже при отрицательных температурах $-15 - -10$ °С, а тропические растения – при $+4 - +8$ °С.

Кроме того, для описания влияния температуры на фотосинтез употребляют и параметр, аналогичный используемому в химической кинетике – Q_{10} : во сколько раз возрастает скорость реакции при повышении температуры на 10 °С. Обычно для фотосинтетических процессов, как для большинства ферментативных реакций, $Q_{10} = 2 - 3$. Однако Q_{10} не является величиной постоянной для конкретного растения и всей температурной кривой фотосинтеза. Нередко возникают условия, когда температура становится единственным лимитирующим фактором (например, ярким утром после ночных заморозков). Тогда параметр Q_{10} может достигать и значений > 4 .

1.2.3. Минеральное питание и концентрация CO_2 в атмосфере

Вполне понятно, что для образования компонентов и нормальной работы фотосинтетического аппарата необходимы минеральные вещества, входящие как в состав пластид, ферментов и других компонентов фотосинтеза, так и непосредственно участвующие в фотосинтезе. К последним относятся минеральный фосфор, а также ионы хлора, марганца и кальция. В состав же хлорофиллов (*a* и *b*) входит магний, а в состав хлоропластов, участвующих в переносе электрона (цитохромов, ферредоксина), – железо. Поэтому дефицит этих элементов существенно нарушает работу всей фотосинтетической системы. Для ее функционирования необходимы и другие биофильные макроэлементы – азот и калий. Азот участвует в постройке элементов пластид, структур хлоропластов, а калий – элемент большинства ферментативных систем – участвует практически на всех этапах фотосинтеза в разнообразных энзиматических реакциях.

С другой стороны, необходимым минеральным продуктом для фотосинтеза является и наличие основного начального «кирпичика» в формировании трех- или четырехкарбоновых кислот – газообразного CO_2 .

Таким образом, содержание CO_2 является лимитирующим фактором фотосинтеза. Оно определяет газовую функцию фотосинтеза, условия поступления и движения CO_2 к пластидам. Причем в большей мере это лимитирующее действие проявляется не столько в концентрации в атмосфере (она, как только что было выяснено, практически константа), а в пути следования CO_2 к фотосинтетическим пигментам: CO_2 диффундирует из воздуха через устьица в межклеточное пространство, затем растворяется в воде клеток и уже в водной среде диффундирует к хлоропластам, где и происходит реакция карбоксилирования. Следовательно, существует как минимум три источника сопротивлений диффузионному движению CO_2 на пути к хлоропластам: сопротивление воздуха вблизи поверхности листа (диффузионное сопротивление воздуха – r_a), диффузионное сопротивление устьиц при поступлении CO_2 в межклетники (r_s) и диффузионное сопротивление движению CO_2 в клеточном растворе, в мезофилле (r_m). Как правило, эти сопротивления и являются ограничивающими фотосинтез в отношении фактора CO_2 , в отношении газообмена при фотосинтезе. В самом общем виде, учитывая, что диффузионный поток всегда пропорционален градиенту концентрации и обратно пропорционален

суммарному сопротивлению переноса, можно записать общее выражение зависимости фотосинтеза Φ от указанных сопротивлений:

$$\Phi = \frac{c_0 - c_i}{r_a + r_s + r_m},$$

где c_0 и c_i – концентрации CO_2 в атмосфере и вблизи хлоропластов, г $\text{CO}_2/\text{см}^3$. Это уравнение в качественном виде показывает значение диффузионных сопротивлений на различных участках процесса диффузии CO_2 из атмосферы к непосредственным фотосинтезирующим «фабрикам» в клетках – пластидам. Эти сопротивления на различных участках этого пути доставки могут заметно сказываться на газообеспеченности и соответственно на продуктивности этих «фабрик», на итоговом фотосинтезе.

1.2.4. Изменения фотосинтеза в онтогенезе

Следует учитывать не только физические факторы среды, но и биологические особенности растений, прежде всего изменение фотосинтеза в процессе старения растений, или в онтогенезе. Физиологический возраст растений довольно затруднительно выразить в виде просто времени. Возможно, растение находилось в неблагоприятных температурных условиях. Естественно, наступление фаз развития может задерживаться. Поэтому для оценки физиологического возраста опять-таки используют физические факторы, на фоне которых происходил рост растений, прежде всего – температуру воздуха. Однако не просто температуру, а эффективную температуру, как правило, температуру более 10 °С. И не просто измеренную температуру, а сумму эффективных температур, или сумму эффективных температур нарастающим итогом. Эта величина и оказывается основной характеристикой физиологического возраста конкретного вида растений – $\sum T_{эфф}$. Зависимость фотосинтеза от физиологического возраста растений в виде параметра $\sum T_{эфф}$ также имеет вид одновершинной кривой с оптимумом в некотором диапазоне суммарных эффективных температур, характеризующих определенную стадию растений в онтогенезе. На рис. 7 видно, что резкое увеличение биомассы происходит на стадии формирования колоса, когда в растении с наибольшей активностью работает фотосинтезирующий аппарат, формируются запасы органических веществ. Наступление этой стадии, как и последующих, хорошо коррелирует с суммой эффективных температур,

что позволяет использовать этот параметр для оценки и прогноза наступления той или иной стадии в развитии растений, в онтогенезе. Причем эта корреляция характерна не только для наступления стадий развития растения в онтогенезе (стадии «закладки листьев», «формирование колоса», «рост колоса» и «формирование зерна»), но и с числом формирующихся органов, т.е. с числом листьев, числом цветков и пр. Это позволяет и по сумме эффективных температур определять число формирующихся органов, которые образуют характерную для каждого вида кривую зависимости числа органов на различных стадиях развития в зависимости от суммы эффективных температур (рис. 7). Такого рода кривые нередко используются для прогноза наступления стадий и оценки числа органов в растениях.

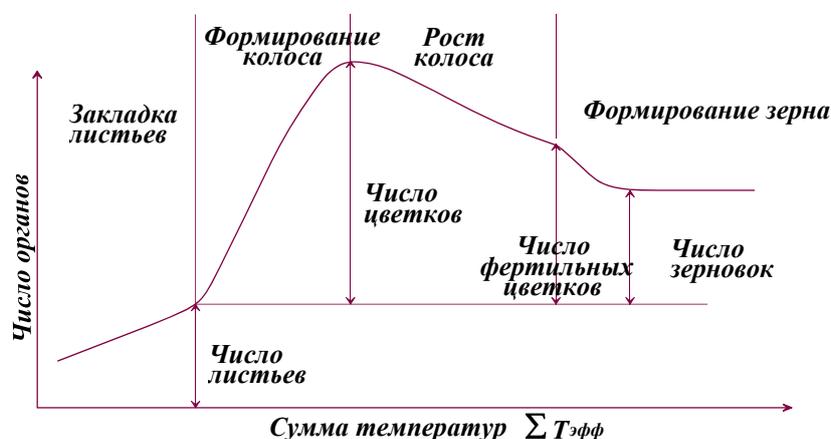


Рис. 7. Число органов на различных стадиях онтогенеза зерновых в зависимости от суммы эффективных температур

Но, как это обычно бывает в реальных условиях, физические факторы природной среды действуют не по отдельности, а совместно, давая эффект усиления (явление синергизма) или ослабления (антагонизм).

1.2.5. Совместное влияние факторов

Рассматривая совместное действие различных факторов, следует учитывать, что они могут усиливать или смягчать действия других природных факторов. Но они никогда не могут быть взаимозаменяемы, и мы никогда не сможем полностью компенсировать недостаток света увеличением содержания влаги в почве, недостаток тепла – внесением азотных удобрений и т.д. Физические факторы не могут быть взаимозаменяемы – это один из законов экологии.

Следует иметь в виду и правило лимитирующих факторов. Обычно его представляют в виде закона Либиха (закона Блэкмана – Либиха) – закона минимума или, образно, в виде бочки, в которой уровень воды определяется самой низкой из слагающих бочку дощечек. Это означает, что поднять уровень воды в этой бочке можно только «нарастив» самую короткую дощечку, т.е. фотосинтез, рост и развитие растений будет регулировать только тот фактор, который находится в минимуме. В современной агрофизике этот закон в прямом виде не применяется, он не совсем точен. Действительно, если какой-либо фактор находится в минимуме при оптимальных величинах других факторов, то величина фотосинтеза будет определяться именно этим абиотическим фактором. Но другие факторы, хотя они полностью и не могут заменить находящийся в минимуме, могут смягчить его действие, а иногда и заметно компенсировать. Примером могут служить разнообразные эксперименты по взаимовлиянию интенсивности света и температуры воздуха. В определенном диапазоне недостаток света удастся компенсировать повышением температуры. Это вполне понятно: оба эти фактора определяют температуру листьев растений и соответственно интенсивность фотосинтеза. В особенности смягчающее действие синергетических факторов проявляется в критических точках – минимальных температурах, содержания влаги и пр., но лишь смягчающее, а не заменяющее. Хотя в агрофизике очень важно знать и уметь использовать это смягчающее действие в критические моменты жизни растений – при резком похолодании, заморозках, засухе, а также в условиях закрытого грунта.

И еще один момент взаимовлияния факторов очень важен. Если какой-либо из факторов находится в минимуме, а группа других факторов оказывает смягчающее воздействие, то интенсивный прирост фотосинтеза возможен только при прибавлении этого фактора. Об этом говорят формы кривых зависимостей фотосинтеза от абиотических факторов: наиболее крутой рост фотосинтеза всегда наблюдается в области значений фактора несколько выше минимального критического. Этот факт мы уже отмечали, когда указывали, что если температура является лимитирующим фактором при оптимуме освещенности, влагообеспеченности растений, то Q_{10} в этих условиях может составлять величины > 4 , тогда как в обычных условиях Q_{10} составляет два-три.

Было указано, что увеличение концентрации CO_2 способствует увеличению фотосинтеза и обладает синергетическим действием с

другими абиотическими факторами. Например, хорошо известно, что световые кривые фотосинтеза будут изменять и свое максимальное значение Φ_0 и угол наклона b при различной концентрации CO_2 в воздухе (рис. 8, по Б.А. Рубину и В.Ф. Гавриленко, 1977).

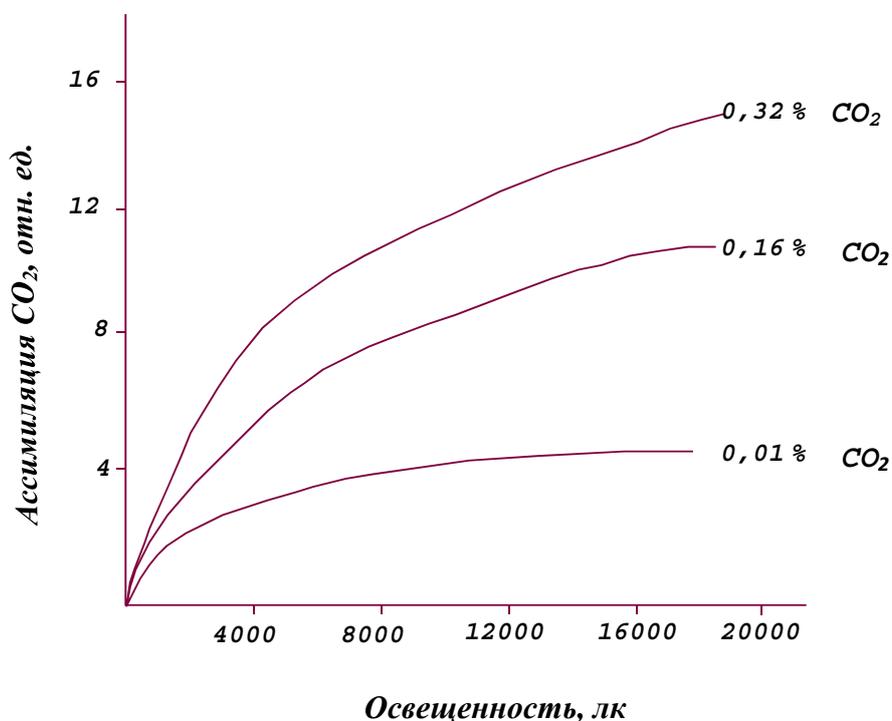


Рис. 8. Световые кривые фотосинтеза при различной концентрации CO_2

Из кривых ясно, что интенсивность фотосинтеза в 3 условных единицы может быть достигнута при освещенности в 1200, 1900 и 6000 лк при концентрациях CO_2 0,32, 0,16 и 0,01 %. А это означает, что регулировать фотосинтез в условиях недостаточной освещенности, например в условиях теплиц, можно с помощью изменения CO_2 , что может оказаться более эффективным, оперативным и надежным. Но, подчеркнем, полностью компенсировать недостающий фактор среды (освещенность) другим (содержанием CO_2 в воздухе) не удастся, возможно только регулирование в определенном диапазоне. Приведенные на рис. 8 зависимости как раз и указывают эти возможности регулирования.

Фотосинтез зависит от притока минеральных веществ и количества образующихся и накапливающихся продуктов. Это вполне объяснимо. Ведь в основе фотосинтеза лежат разнообразные химические реакции, которые всегда подчиняются правилу ле Шателье – Брауна – правилу смещения химического равновесия в зависимости от внеш-

них факторов: воздействие факторов, отклоняющих систему от равновесия, вызывает в системе процессы, стремящиеся ослабить эффект воздействия. В частности, заметное увеличение фотосинтеза с ростом освещенности проявляется только при достаточном обеспечении растений азотом. Азот участвует в синтезе белков. Его наличие дает возможность растению устанавливать равновесие биохимических реакций на более высоком уровне, наиболее полно использовать свой фотосинтетический аппарат, световую энергию и формировать белки. Поэтому и форма зависимости фотосинтеза от интенсивности лучистой энергии имеет вид логистической кривой с различным углом наклона для различных доз азота (рис. 9).

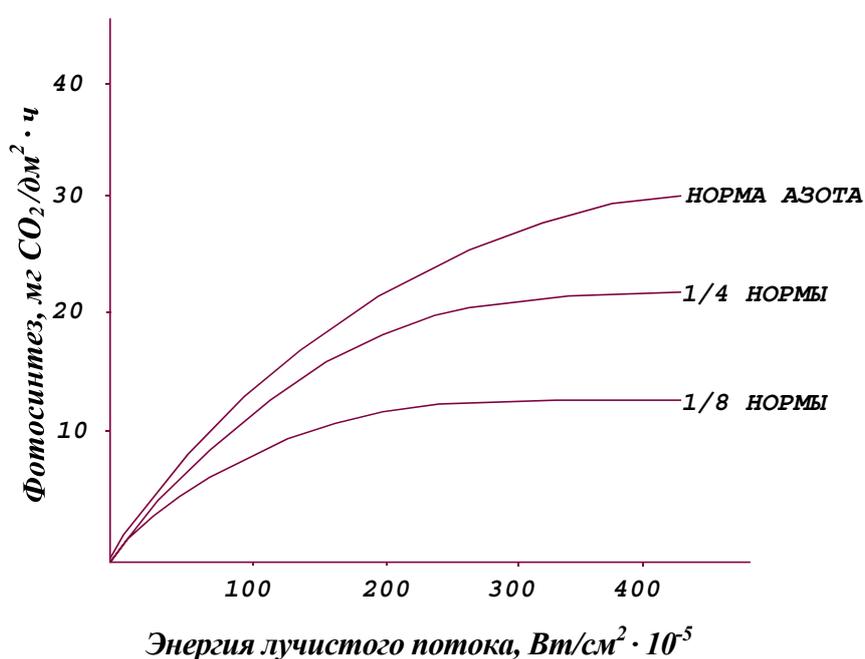


Рис. 9. Световые кривые фотосинтеза при различных дозах азота (по А.Н. Полевому, 1988)

1.3. Дыхание

Дыхание – это сложный физико-химический процесс, в ходе которого органические вещества, образованные в результате фотосинтеза, окисляются с высвобождением энергии при поглощении кислорода и выделении углекислого газа. Главное предназначение процесса дыхания – это получение энергии, необходимой для жизнедеятельности, а итог – получение таких аккумуляторов энергии, как АТФ, выделение $СО_2$ и поглощение $О_2$. Весьма схематично процесс дыхания представлен на рис. 10, на котором изображены два основных участка процесса дыхания: цикл Кребса и дыхательная цепь, в которой и осуществляется окислительное фосфорилирование.

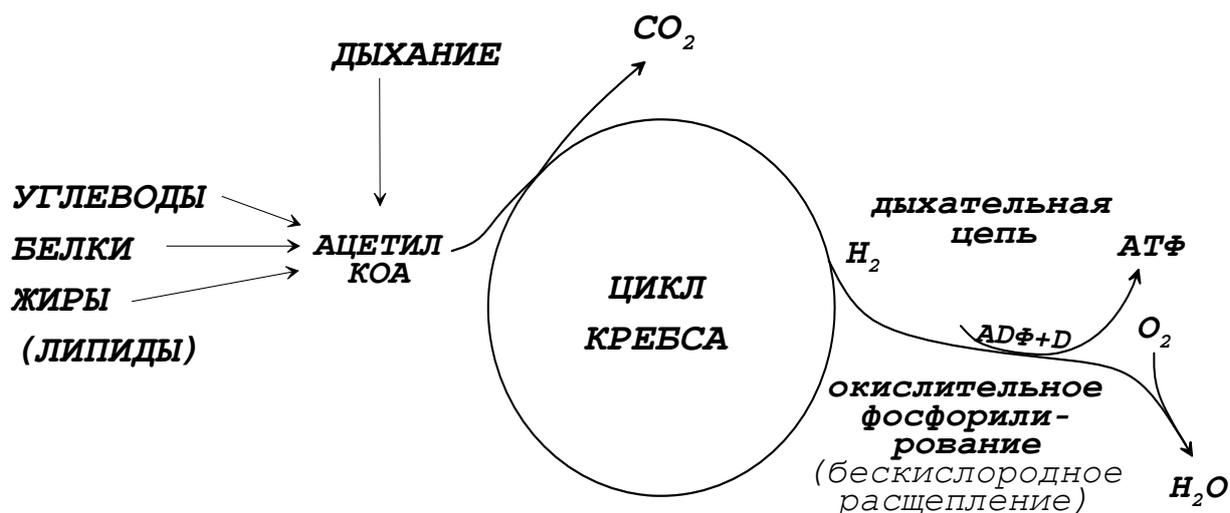


Рис. 10. Схема процесса дыхания (цикл Кребса)

Следует подчеркнуть, что не весь ассимилированный при фотосинтезе углерод тратится на дыхание, а только его часть. Другая его часть, как указывалось, формирует запасы. Углеродсодержащие вещества расходуются в процессе дыхания. В агрофизике, как правило, используют подход к процессу дыхания, разделяющий общее дыхание на «дыхание роста» (или, в дальнейшем, просто «дыхание») и «дыхание поддержания» [3]. «Дыхание роста» определяет прирост сухой биомассы растения (или его органа), а «дыхание поддержания» пропорционально сухой биомассе растения. Этот подход называется «двухкомпонентная концепция дыхания». Она удобна тем, что позволяет физически и математически выделить часть сформированных в результате фотосинтеза резервов, которые расходуются именно на рост растения.

В онтогенезе функция дыхания изменяется. Хорошо известны факты более интенсивного дыхания молодых, быстро растущих растений. Кроме того, дыхание существенно зависит от температуры. Так как это процесс в основном физико-химический, то для его характеристики, аналогично скорости химической реакции, вводят температурный коэффициент дыхания, Q_{10} – увеличение скорости дыхания при увеличении температуры на 10 градусов. Тогда функцию изменения дыхания под влиянием температуры (но без учета онтогенетических изменений) можно записать в следующем виде:

$$R = R_0 Q_{10}^{0,1(T-T_0)},$$

где R_0 и T_0 – исходное дыхание и температура.

В целом функция дыхания – также одновершинная кривая, аналогичная температурной кривой фотосинтеза. Обе эти кривые представлены на рис. 11.

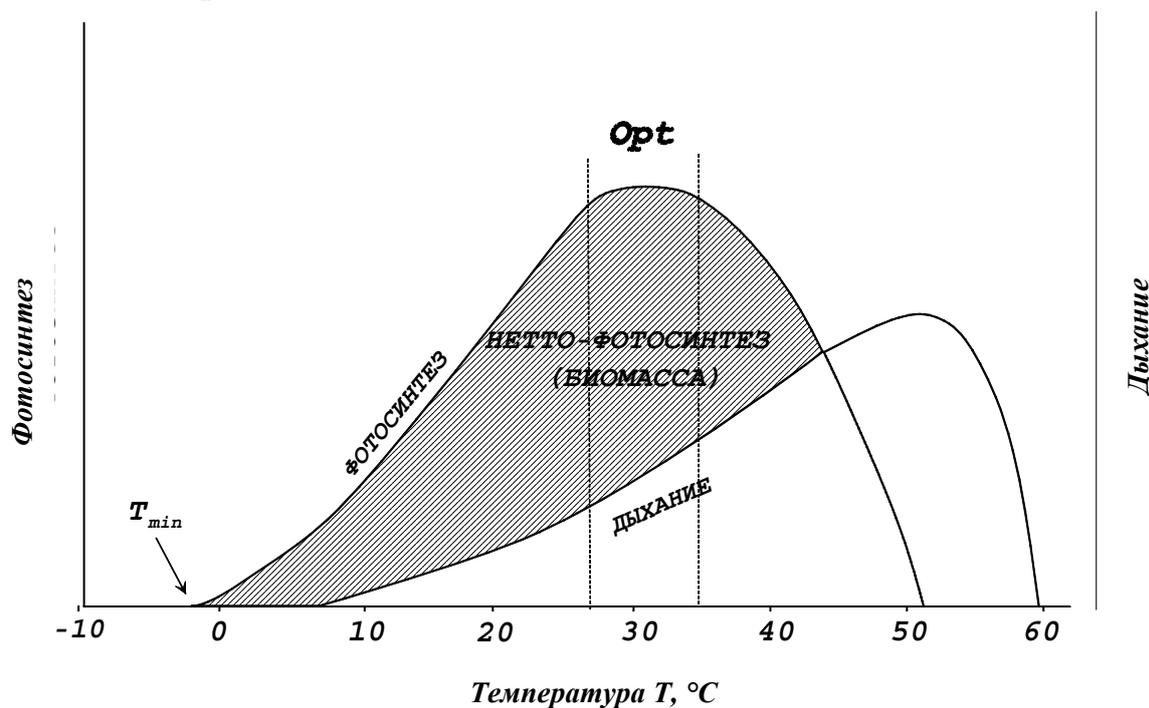


Рис. 11. Температурные кривые дыхания и фотосинтеза (по А.Н. Полевому, 1988)

Из приведенного графика видно, что разность между продукцией фотосинтеза (формирующимися ассимилянтами) и дыханием дает чистую нетто-продукцию фотосинтеза. Эта нетто-продукция складывается из запасов и структурной биомассы. Кроме того, следует подчеркнуть, что эти кривые не симметричны при изменении температуры. Имеется диапазон температур, при которых фотосинтез происходит наиболее интенсивно, дыхание же не достигает максимума. Это область наиболее эффективного формирования запасов и структурной биомассы. При более высоких температурах дыхание превосходит фотосинтез – происходит «сгорание» формирующихся при фотосинтезе запасов.

И, наконец, еще один важный момент: представленные на рис. 11 кривые очень похожи по форме. Схожесть определяется не только тем, что оба эти процесса в основе своей физико-химические, но и тем (что очень важно!), что они взаимосвязаны. Так, дыхание роста можно рассматривать пропорциональным фотосинтезу посевов, а ды-

хание поддержания – биомассе посева, которая, в свою очередь, зависит от температуры и возраста растений.

Таким образом, основными действующими факторами при количественном физически обоснованном описании процессов фотосинтеза, дыхания, роста и развития выступают такие факторы среды, как температура воздуха, влажность почвы – факторы, непосредственно влияющие на интенсивность процессов в растении. Фактор изменения основных физиологических процессов в онтогенезе растений также учитывается в виде суммы эффективных температур, которая оказывается тесно связанной с наступлением соответствующих фаз развития растений.

Глава 2

РАСТЕНИЕ И ВОДА

2.1. Характеристики влаги в почве. Влажность почв

В предыдущей главе уже была отмечена зависимость основной составляющей продукционного процесса – фотосинтеза – от содержания влаги в почве (см. рис. 5). Для того чтобы подробнее разобраться в физике водного питания растений, прежде всего остановимся на характеристике почвенной влаги. Первая – и важнейшая – это влажность почвы.

Влажность в агрофизике и почвоведении определяется как количество воды, приходящееся на единицу веса абсолютно сухой почвы. Важно подчеркнуть: расчет влажности ведется именно на абсолютно сухую навеску. Поэтому если встречаются значения влажности более 100 % (при процентном выражении доли воды к весу абсолютно сухой почвы), значит, речь идет об оторфованных почвах, торфах, лесных подстилках, степном войлоке и т.п., когда вес абсолютно сухого вещества значительно меньше, чем вес влаги в нем. Обычные же минеральные почвы имеют диапазон изменения влажности от доли процента до 50 процентов к весу.

Существует три способа представления данных о влаге в почве. О первом было сказано в гл. 1 – это отношение массы воды к массе

абсолютно сухой почвы, т.е. к массе твердой фазы (в граммах на грамм или, если умножить на 100, то в процентах):

$$W = \frac{m_w}{m_s}, \text{ г/г или \% к весу; } W = \frac{m_{\text{вл}} - m_{\text{сух}}}{m_{\text{сух}}},$$

где m_w – масса воды; m_s – масса твердой фазы; $m_{\text{вл}}$ – масса влажной почвы, $m_{\text{сух}}$ – масса сухой почвы (равная m_s); W – весовая или массовая влажность почв (г/г или % к весу при умножении на 100).

Второй способ выражения – это отношение массы (или объема) воды к объему почвы V_t – объемная влажность (θ , $\text{см}^3/\text{см}^3$):

$$\theta = \frac{m}{V_t}.$$

Нетрудно показать, что объемная и весовая влажности взаимосвязаны через плотность почвы ρ_b : $\theta = W\rho_b$.

Существует еще одна очень важная форма выражения влаги – в виде запасов влаги (ZB) в конкретном слое почвы:

$$ZB = \frac{W\rho_b h}{100} \text{ [см водного слоя]},$$

где h – мощность слоя, см; ρ_b – плотность почвы, $\text{г}/\text{см}^3$; W – влажность массовая (весовая)? %.

Балансовая форма представления данных по влажности используется в основном для характеристики запасов влаги, балансовых расчетов, для выражения всех составляющих водного баланса в одних единицах. Эта характеристика влажности является самой важной в агрономии. Именно по запасам влаги оценивают и прогнозируют агротехническое состояние почвы, т.е. её готовность для полевых работ, влагообеспеченность посевов, вегетирующих культур. В табл. 1 приведены классификации продуктивных (НВ-ВЗ) запасов влаги в слоях 0 – 20 и 0 – 100 см для зерновых культур на суглинистых почвах. Такие величины запасов влаги в слое 0 – 20 см, как 30 мм водного слоя, и в слое 0 – 100 см, – как 100 мм следует запомнить, так как они отражают оптимальные запасы влаги для растений в начале вегетации. Если запасы влаги ниже этих величин, это может сказаться на потери урожая вследствие почвенной засухи.

Таблица 1

*Оценка запасов продуктивной влаги для произрастания
сельскохозяйственных культур (по В.В. Медведеву и др., 2002)*

Рассматриваемый почвенный слой и фаза развития	Запасы продуктивной влаги НВ – ВЗ, мм водн. сл.		
	Оптимальные	Допустимые	Нерекомендуемые
В слое 0 – 20 см при появлении всходов	> 30	10 – 30	< 10
В слое 0 – 100 см при цветении или форми- ровании генеративных органов	> 120	60 – 120	< 60

С помощью указанных трех способов выражения влажности почвы всегда можно рассчитать количество воды в почве, приходные и расходные статьи водного баланса почвы. Но для оценки состояния влаги, ее подвижности, ее доступности для растений этого недостаточно (существует образное выражение «Вода в почве – это совсем не то же самое, что вода в ведре»). Вода в почве представлена различными формами, характеризующимися, прежде всего, различной степенью ее связи с твердой фазой почвы. Это тоже одна из специальных гипотез в физике почв – учение о почвенно-гидрологических константах, которое формировалось в основном в рамках отечественной физики почв. Такие известные российские физики почв, как А.А. Роде, С.И. Долгов, Н.А. Качинский, неоднократно в специальных экспериментах доказывали, что вода в почве при различном ее содержании (влажности) далеко не равнозначна по своим свойствам. Более того, одно и то же влагосодержание (влажность) в различных почвах может быть различно по подвижности, по доступности для растений. Например, если влажность почвы равна 15 % к массе почвы, то из песчаного образца с такой влажностью вода может свободно вытекать и будет доступна растениям. Но на тяжелосуглинистой или глинистой почве при такой влажности растения будут испытывать недостаток влаги и будут засыхать. Получается, что абсолютная величина влажности без сопутствующих знаний о других фундаментальных свойствах почв дает ограниченную информацию. В связи с этим и было развито учение о почвенно-гидрологических константах как о состоя-

ниях воды в почве, отличающихся по скорости ее передвижения в почве, возможности потребления растениями и другим функциональным характеристикам почвенной влаги.

Определения

Влажность (весовая) – количество воды, приходящееся на единицу массы абсолютно сухой почвы.

Влажность (объемная) – количество воды, приходящееся на единицу объема абсолютно сухой почвы.

Влагоемкость – максимальное количество воды, удерживаемое в почве силами определенной природы. Понятие влагоемкости является основой учения о почвенно-гидрологических константах.

Почвенно-гидрологическая константа – характерная влажность почвы, определяемая по ее состоянию или по состоянию контактирующих с почвой объектов и используемая в практических почвенно-физических, гидрологических, мелиоративных расчетах.

2.2. Почвенно-гидрологические константы

Величина влажности, при условиях, когда все поровое пространство заполнено водой, называется *полной влагоемкостью*, или *водовместимостью*, W_s или θ_s . Теоретически величина θ_s должна быть равна порозности ϵ , так как обе они выражают объем порового пространства (заполненного или незаполненного водой) в отношении всего объема образца. Практически такого соответствия достичь весьма трудно даже в лабораторных условиях: в образце всегда останутся пузырьки воздуха, всегда будет присутствовать во всевозможных кавернах так называемый «защемленный воздух». Поэтому величина водовместимости всегда несколько меньше порозности. В природных условиях величина водовместимости наблюдается в зоне грунтовых вод, верховодки.

Как известно, над уровнем грунтовых вод располагается верховодка. В верховодке влага содержится в капиллярах, которые в нижней своей части находятся в грунтовой воде. Поэтому, по образному выражению классиков физики почв, – это «капиллярно-подпертая вода». Влажность, соответствующая этому состоянию воды, носит название *капиллярной влагоемкости* (КВ) или влажности при КВ, $\theta_{кв}$. Здесь поровое пространство, кроме заполненных водой капилляров,

уже будет содержать некоторое количество воздуха. Его количество будет равно $\varepsilon_{кв} = \varepsilon - \theta_{кв}$. Строго говоря, в пределах капиллярной каймы не наблюдается постоянной влажности. Ведь в нижней части вода содержится в крупных капиллярах, и по мере продвижения вверх по капиллярной кайме – все в более тонких. Соответственно, от низа к верху капиллярной каймы и влажность будет изменяться, поэтому величина капиллярной влагоемкости строго не определена, это некоторая усредненная влажность, свойственная капиллярной кайме, «капиллярно-подпертой влаге».

Если грунтовые воды опустились, находятся глубоко, а влага из почвы свободно стекает, дренируется под действием гравитационных сил, то в почве останется влага, удерживаемая только капиллярными силами. Эта влажность называется *наименьшей влагоемкостью* (НВ), или $\theta_{нв}$ (синонимы: предельно полевая влагоемкость, полевая влагоемкость, field capacity). Эта величина определяется физически уже более строго, чем капиллярная влагоемкость: если почву при условии свободного оттока и отсутствия слоистости сначала насытить водой до водовместимости, а затем подождать, когда стечет вся вода, способная передвигаться под действием сил гравитации, останется вода, удерживаемая капиллярными силами. При достижении равновесия в почве будет наблюдаться величина влажности, соответствующая наименьшей влагоемкости. Это уже определенный качественный критерий: если влажность в почвенном горизонте будет выше НВ, то из него влага будет перетекать в нижележащий до тех пор, пока не будет достигнута в верхнем слое влажность, равная НВ. Этим качеством НВ пользуются при расчетах перетекания влаги из слоя в слой. Кроме того, эта равновесная влажность, которую возможно определить в поле, наблюдается в почве весной, после таяния снега, стекания гравитационной воды и представляет собой весенние запасы влаги. Именно потому, что НВ представляет количество воды, которое удерживается почвой после осадков или полива, эта величина является основой большинства гидрологических, мелиоративных расчетов.

Таким образом, наименьшая влагоемкость – важнейшая в агрофизике почвенно-гидрологическая константа. Она важна и тем, что характеризует содержание в почве воздуха в этот момент. Характеристическая величина воздухоудержания при влажности НВ носит название «*воздухоемкость*»: $\varepsilon_{возд} = \varepsilon - \theta_{нв}$. Ниже приведены оптимальные диапазоны воздухоемкости для различных по гранулометрии почв:

- песчаные – 20 – 25 %;
- суглинистые – >15 – 20 %;
- глинистые – >10%.

Если величина воздухоемкости будет ниже указанного оптимума, то в почве будут наблюдаться неблагоприятные, близкие к анаэробным условия. Может это происходить, например, при уплотнении почв, когда заметно уменьшается поровое пространство почв, и при некоторых других процессах.

Когда влага содержится только в капиллярах, она легко передвигается из одной точки почвы в другую под действием капиллярных сил, легко переносит ионы растворимых солей. Однако по мере иссушения почвы влага остается во все более тонких капиллярах, движение в них становится медленнее, а достигнув определенного уровня влажности, замедляется весьма резко и заметно. Качественно этот момент может характеризоваться прерыванием сплошной сети капилляров. В отдельные капилляры входит воздух, гидравлическая связь между капиллярами нарушается, что и отмечается резкой потерей подвижности воды. По предложению А.А. Роде и М.М. Абрамовой, эта величина влажности получила название «*влажность разрыва капиллярной связи*» – ВРК. Эта почвенно-гидрологическая константа весьма важна. Она характеризуется заметным уменьшением подвижности почвенной влаги, так как почвенная капиллярная влага уже не представляет собой единой гидравлической связи, а распадается на отдельные капилляры и остается в виде пленок. Движение воды, ее доступность для растений резко снижаются. И хотя общепринятых методов определения ее нет, иногда эту величину считают близкой к 70 % от наименьшей влагоемкости для суглинистых почв, а для песчаных и супесчаных – около 50 – 60 % от НВ.

Представим, что на нашей почве росли бы растения. До сих пор они чувствовали себя достаточно обеспеченными влагой (влагообеспеченными). И при ВРК они еще явно не страдают от недостатка влаги. Однако предположим, что почва продолжает иссушаться, терять влагу. В некоторый момент у растений появятся первые признаки завядания, они исчезнут, если воздухообеспеченность улучшится. Если же продолжать иссушение, то настанет тот момент, когда влажность почвы понизится настолько, что растения приобретут признаки устойчивого завядания. Наступит почвенная засуха. Влажность в этот

момент будет равна влажности устойчивого завядания растений или просто *влажности завядания* (ВЗ). Это также важная гидрологическая константа, указывающая, что в почве больше не содержится доступной для растений влаги. Если и есть вода, то она недоступна для растений, это уже непродуктивная влага. Эта величина экспериментально определяется методом вегетационных миниатюр, когда растения (как правило, ячмень или овес, впрочем, в США принят подсолнечник) выращивают в небольших стаканчиках емкостью около 100 см³ до стадии третьего листа. Поверхность почвы прикрывают от испарения песком и парафином и прекращают их полив. Когда обнаруживаются признаки завядания, растения ставят на ночь во влажную камеру. И если после нахождения во влажной атмосфере потеря тургора будет заметна, значит, в почве достигнута влажность, соответствующая ВЗ (более подробно см. А.Ф. Вадюнина, З.А. Корчагина, 1986).

Если и дальше иссушать почву, то у самой её поверхности в период засухи будет наблюдаться влажность, соответствующая максимальной гигроскопической влажности. Эта величина – также «рубежная», характеризующая наличие в почве адсорбированной, прочно-связанной сорбционными силами твердой фазы влаги. Эта величина условна, определять ее можно только в лаборатории. Поэтому *максимальная гигроскопическая влажность* (МГ, $W_{\text{МГ}}$) – влажность почвы при нахождении ее в атмосфере с относительной влажностью 98 %, т.е. максимальное количество, которое почва способна сорбировать из близкого к насыщенному парами воды воздуха.

И, наконец, самая низкая влажность – та, которая может наблюдаться только в почвенных образцах, которые находятся в условиях лаборатории и очень редко – в природных условиях. Это *гигроскопическая влажность* (ГВ, $W_{\text{Г}}$) – влажность почвы, свойственная образцу в атмосфере лаборатории. Относительная влажность воздуха (или относительное давление паров воды) в лаборатории – величина хоть и заметно колеблющаяся (от 30 до 80 %), но не сильно изменяющая ГВ. Она нужна для расчета массы абсолютно сухой навески (m_{a-c}) по данным о массе воздушно-сухой (т.е. в атмосфере лаборатории, m_{g-c}) навески:

$m_{a-c} = \frac{m_{g-c}}{W_2 + 1}$, если W_2 выражена в граммах на грамм, или

$m_{a-c} = \frac{m_{g-c} \cdot 100}{W_2 + 100}$ при использовании выражения W в процентах.

Существует некоторое правило (далеко не всегда соблюдающееся!) о соотношении величин влажностей, соответствующих почвенно-гидрологическим константам: $ПВ : НВ : ВРК : ВЗ : МГ = 1 : 0,5 : 0,35 : 0,25 : 0,05$. Но (очень важно!) это правило можно применять лишь для ориентации в величинах почвенно-гидрологических констант, но оно неприменимо для количественных расчетов. Основой для нахождения величин почвенно-гидрологических констант является их экспериментальное определение.

Если рассматривать диапазоны между отдельными почвенно-гидрологическими константами, то принято выделять следующие категории:

1. (ПВ – НВ) – *диапазон подвижной влаги*. Указывает на количество воды, которое может стечь при наличии свободного стока из рассматриваемой почвенной толщи.

2. (ПВ – НВ) или (ПВ – динамическая влагоемкость) – *водоотдача*. Эта количественная характеристика, отражающая количество воды, вытекающее из почвенного слоя при понижении уровня грунтовых вод от верхней до нижней границы этого слоя. Если уровень грунтовых вод опустился заметно ниже рассматриваемой почвенной толщи, то для расчета водоотдачи используют разницу между ПВ и НВ; если же уровень остался в пределах рассматриваемой толщи, то – между ПВ и динамической влагоемкостью, т.е. учитывают распределение влажности в капиллярной кайме грунтовых вод.

3. (НВ – ВЗ) – *диапазон доступной (продуктивной) влаги*. Для различных почв диапазон, указывающий на количество доступной для растений влаги, может быть различным, например: в песчаных почвах он может достигать 6 – 8 %, а в суглинистых – 12 – 17 %. Поэтому говорят, что суглинистые почвы содержат больше продуктивной влаги, чем песчаные. Тяжелосуглинистые почвы будут содержать большее количество влаги, чем средне- и легкосуглинистые. А вот в глинах, и тем более в тяжелых глинах, доступной влаги может быть меньше, чем в средне- и тяжелосуглинистых почвах: в глинах стремительно возрастает количество связанной воды, больше увеличивается ВЗ, чем растет НВ.

4. (НВ – ВРК) – *диапазон легкоподвижной, легкодоступной для растений влаги*. Это наиболее эффективная часть той продуктивной влаги, которая характеризуется диапазоном (НВ – ВЗ). Иногда этот

диапазон заменяют другим – (НВ – 70 % НВ). Этот диапазон влажности следует поддерживать в корнеобитаемом слое, чтобы, с одной стороны, избежать непродуктивных потерь влаги на стекание ее в нижележащие слои и в то же время способствовать наиболее эффективной работе фотосинтетического аппарата растений.

5. $W/НВ$ – *относительная влажность*. Это отношение предложено для того, чтобы сравнивать состояние влаги в различных по гранулометрическому составу почвах. Ведь сравнение по абсолютным величинам влажности (W) мало о чем говорит: в глинистой почве влажность может достигать 20 %, а в песчаной, например, 10 %. Но это не означает, что в глинистой почве влага более доступна и подвижна. Напротив, эта величина влажности близка к влажности завядания. В песчаной же – ближе к НВ. А вот если нормировать влажность величиной наименьшей влагоемкости, характерной для каждого почвенного слоя, то качественное сравнение производить можно. В приведенном примере НВ для глинистой и песчаной почвы будут составлять, например, 35 и 12 %. Тогда относительные влажности составят 57 и 83 %, что говорит о значительно большей доступности и подвижности влаги в песчаной почве.

Определения

Полная влагоемкость (водовместимость, ПВ) – наибольшее количество воды, содержащееся в почве при полном заполнении всех пор и пустот, за исключением занятых «защемленным» и адсорбированным воздухом.

Капиллярная влагоемкость (КВ) – количество влаги в почве, удерживаемое капиллярными силами в зоне капиллярной каймы грунтовых вод («капиллярно-подпертая влага»).

Наименьшая влагоемкость (НВ) – это установившаяся после стекания избытка воды влажность предварительно насыщенной почвы; достигается, как правило, через 2 – 3 дня после интенсивного дождя или полива хорошо дренируемой гомогенной почвы; НВ – это наибольшее количество влаги, которое почва в природном залегании может удержать в неподвижном или практически неподвижном состоянии после обильного или искусственного увлажнения и стекания влаги при глубоком залегании грунтовых вод («капиллярно-подвешенная влага»).

Влажность разрыва капиллярной связи (ВРК) – влажность почвы, при которой прерывается гидравлическая связь капиллярной сети и подвижность влаги в процессе иссушения резко уменьшается. Находится в интервале влажностей между наименьшей влагоемкостью и влажностью устойчивого завядания растений.

Влажность завядания растений (ВЗ) – влажность почвы, при которой влага становится недоступной для растений, и они, теряя тургор, необратимо (даже при помещении в насыщенную парами воды атмосферу) завядают.

Максимальная гигроскопическая влажность (МГ) – влажность, устанавливающаяся в почве при помещении ее в атмосферу с относительной влажностью воздуха 98 %.

Гигроскопическая влажность (ГВ) – влажность почвы, соответствующая относительному давлению паров воды в лабораторных условиях. Соответствует влажности воздушно-сухой почвы.

2.3. Понятие о влагообеспеченности растений. Транспирация

Два основных процесса в растениях - фотосинтез и транспирация – тесно взаимосвязаны: если транспирация, представляющая собой поток воды через устьица растений, понизится за счет недостатка почвенной влаги и последующего прикрытия устьиц, то снизится и фотосинтез за счет прежде всего поступления CO_2 в лист. Поэтому транспирация и продуктивность растений тесно скоррелированы. Отметим также, что количество воды для фотосинтеза несравненно ниже транспирируемого (от 2 до 10 % общего количества потребляемой растением влаги), обычно его не учитывают при изучении закономерностей формирования потока влаги в системе «почва – растение – атмосфера».

Зависимость водопотребления и урожая позволяет вводить ряд показателей взаимосвязи продукции растений и их водного обмена. В частности, для сравнения различных видов растений по их потребности во влаге используют транспирационные коэффициенты – количество влаги, расходуемое растением для формирования 1 г зеленой массы. Этот коэффициент отражает эффективность использования влаги растением, его способность экономно потреблять влагу при формировании зеленой биомассы. А вот коэффициент водопотребления, который следует отличать от транспирационного коэффициента,

представляет собой количество воды, необходимое для создания единицы массы урожая. Естественно, коэффициенты водопотребления всегда выше транспирационных коэффициентов (табл. 2).

Таблица 2

Транспирационные коэффициенты и коэффициенты водопотребления некоторых сельскохозяйственных растений

Показатель	Сельскохозяйственные культуры			
	Пшеница	Кукуруза	Сахарная свекла	Сорго
Транспирационный коэффициент	505	372	601	271
Коэффициент водопотребления	1350	790	1450	598

Из табл. 2 видно, что наиболее засухоустойчивые культуры очень экономно расходуют влагу: и транспирационные коэффициенты, и коэффициенты водопотребления кукурузы и сорго значительно ниже, чем пшеницы и сахарной свеклы. Однако указанные показатели в большей мере являются характеристиками водного питания растений, отражающими эволюционные и экологические особенности растений, но мало применимы для оперативного управления водным режимом растений. Для этого оказываются более полезными термодинамические подходы к описанию влагопотребления растений. А основным показателем влагообеспеченности будет поток влаги через растение, т.е. транспирация.

Определения

Транспирация (Tr , см/сут, $\Gamma_{H_2O}/\Gamma_{сух.в-ва} \cdot \text{сут}$) – испарение растениями в атмосферу парообразной влаги в процессе их жизнедеятельности. Транспирация характеризуется количеством влаги, которое выделяется определенной массой или площадью (1 г или 1 см²) сырых (или сухих) листьев в единицу времени. Поэтому наиболее распространенные размерности – сантиметр в сутки (см/сут), миллиметр в час (мм/ч) и др., аналогичные размерностям испарения, интенсивности осадков, впитывания влаги, фильтрации и других видов потоков влаги.

Транспирация актуальная (Tr , см/сут) – измеряемая в данный момент времени при конкретных метеорологических и почвенных условиях.

Транспирация потенциальная (Tr_0 , см/сут) – количество воды, транспирируемое в единицу времени зеленой низкорослой культурой, полностью затеняющей почву, выравненной по высоте и не испытывающей недостатка в почвенной влаге (влажность почвы в диапазоне от НВ до $\approx 0,7$ НВ).

Транспирация относительная (Tr/Tr_0 , безразмерная величина) – отношение актуальной транспирации к потенциальной. Является показателем влагообеспеченности растений: считается, что при относительной транспирации менее 1 растение страдает от недостатка почвенной влаги.

Как показатель влагообеспеченности растений наиболее удобен безразмерный параметр – относительная транспирация. Именно его мы будем использовать в качестве основной характеристики водообеспеченности растений.

2.4. Термодинамический подход к описанию передвижения влаги в системе «почва – растение – атмосфера»

Для описания переноса влаги вполне можно применить понятие потенциала влаги для различных частей системы и основное уравнение переноса влаги. Следует только учесть, что в данном случае используются величины полных давлений (потенциалов) влаги: полное давление влаги в почве ($P_{п}$), в корне ($P_{к}$), в листе ($P_{л}$) и в атмосфере ($P_{а}$). Охарактеризуем распределение этих давлений в рассматриваемой системе.

Движение влаги из почвы через растение в атмосферу возможно лишь в случае, если будет выполняться условие $P_{п} > P_{к} > P_{л} > P_{а}$ (с учетом отрицательного знака давления влаги). За счет перепада давлений влаги в почве и корне ($P_{п} - P_{к}$) будет формироваться подток почвенной влаги к корням растений (q_w). За счет перепада между корнем и листом ($P_{к} - P_{л}$) – поток влаги к листьям, а перепад давлений влаги между листом и атмосферой ($P_{л} - P_{а}$) определяет поток парообразной влаги из листа в атмосферу, т.е. транспирацию (Tr). Вполне понятно, что водный поток в данной системе одинаков во всех ее частях и $q_w = Tr$.

Физические основы регулирования потока влаги в системе «почва – растение – атмосфера» состоят в следующем.

Вначале, когда давление влаги в почве высоко, транспирация находится на высоком уровне ($Tp/Tp_0 = 1$). Затем, в процессе потребления влаги корнями растений, давление влаги в почве начинает снижаться, и поток к листьям временно падает. Это вызывает увеличение концентрации веществ в клетках листьев и снижение осмотического и, соответственно, полного давления влаги в листьях. Перепад давлений влаги в системе «почва – лист» увеличивается, и транспирация остается на первоначальном уровне. Почва продолжает иссушаться, однако растение еще способно понижать давление влаги в листьях, увеличивая перепад давлений между почвой и листом и восстанавливая оптимальный поток влаги из почвы к корням и в листья. При достижении некоторого «критического» давления влаги в почве, несмотря на продолжающийся рост перепада давлений в системе «почва – лист», транспирация начинает уменьшаться вследствие уменьшения подтока влаги к корням. Основной причиной уменьшения подтока является стремительное снижение коэффициента влагопроводности почвы.

При дальнейшем иссушении почвы давление почвенной влаги продолжает падать, интенсивно уменьшается проводимость и, соответственно, подток влаги к корням. Даже некоторый рост перепада давления $P_{\text{п}} - P_{\text{л}}$ не способен компенсировать падение влагопроводности почвы и увеличить подток к корню. Транспирация продолжает снижаться вплоть до очень низких значений, до завядания растений. Основным фактором, регулирующим водное питание растений, является давление почвенной влаги, а параметром, его характеризующим, – «критическое» давление влаги в почве. Эти процессы детально рассмотрены в монографиях И.И. Судницына [6].

2.5. Взаимосвязь водного питания, фотосинтеза, роста и продуктивности растений

2.5.1. Системный подход при анализе влагообеспеченности

Все процессы, связанные с водообеспеченностью растений, можно проследить на рис. 12, на котором представлена потоковая диаграмма взаимосвязи транспирации с фотосинтезом и продукционными процессами. На схеме ясно видно, что взаимосвязь процессов в растении происходит через устьичную регуляцию, связанную с освещением, теплом, влажностью воздуха. Больше интенсивность освещения – шире устьица (процесс фотоактивного открывания устьиц).

Устьица, как известно, состоят из двух замыкающих полукруглых клеток, тургор которых определяет их открытость, или ширину устьичной щели. Выше тургор – шире отверстие устьиц. Поэтому на рис. 12 информационная стрелка от блока «Давление воды в клетке» отражает тургоресцентность (а значит и открытость) устьиц. Еще одна стрелка направлена в блок «Устьичная регуляция» от блока «Фотосинтез». Эта взаимосвязь фотосинтеза и открытости устьиц регулируется концентрацией CO_2 околоустьичной полости. Если концентрация CO_2 снижается, то устьица открываются. Поэтому, при восходе солнца, при активизации процесса фотосинтеза, увеличение потребления CO_2 из межклетников и околоустьичной полости обязательно приведет к открыванию устьиц. Именно этот механизм определяет ночное закрывание устьиц и их открывание при проявлении процесса фотосинтеза, а не только водный механизм, связанный с водообеспеченностью и тургоресцентностью устьичных клеток, описанный выше.

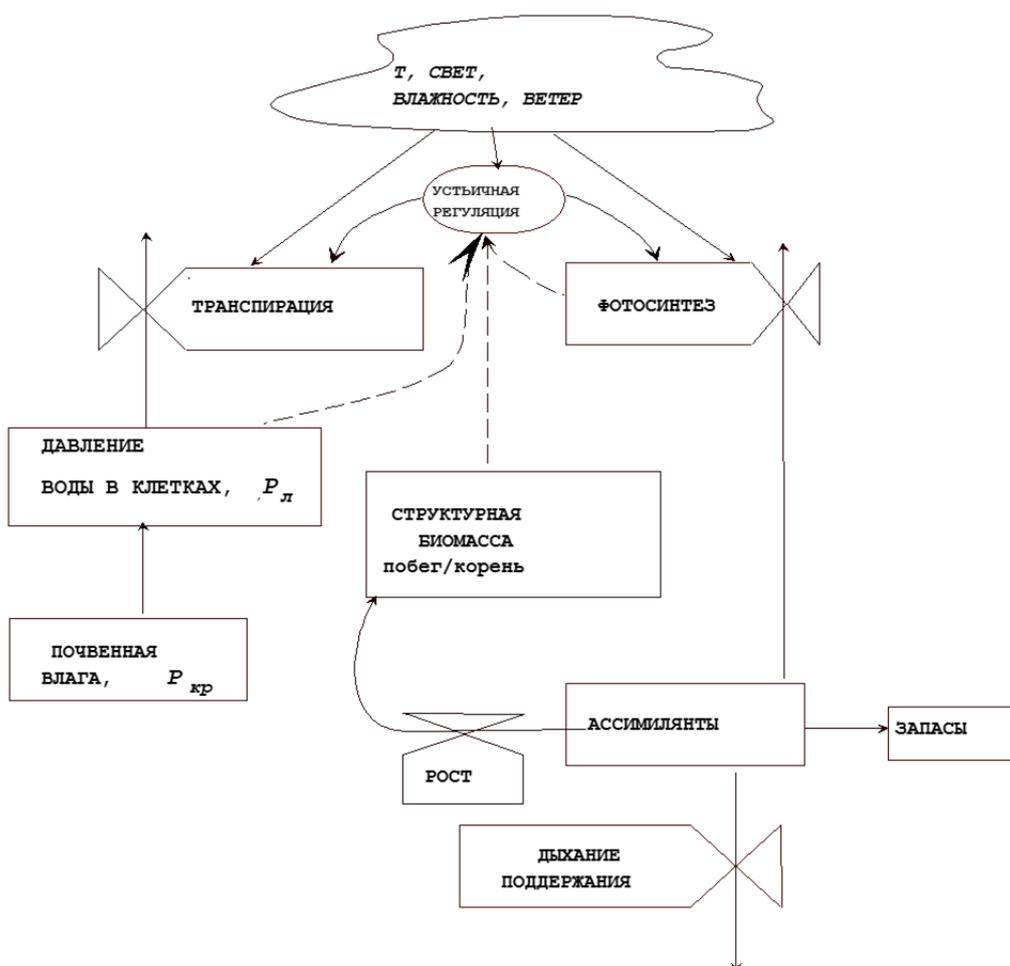


Рис. 12. Схема взаимосвязи процессов транспирации, фотосинтеза, дыхания поддержания, формирования биомассы в зависимости от влагообеспеченности растений

Вполне понятны и потоковые стрелки, направленные из блока «Устьичная регуляция» к блокам «Фотосинтез» и «Транспирация» (см. рис. 12): выше устьичная активность – выше фотосинтез и транспирация. Фотосинтез, как известно, связан с формированием запасов, которые определяют дыхание поддержания и формирование структурной биомассы в виде структурных растительных органов: листьев, стебля и пр., состоящих в основном из клетчатки. Формирование структурной биомассы как продукта фотосинтеза также будет оказывать влияние на содержание CO_2 в межклетниках, а значит, и на устьичную регуляцию (стрелка от блока «Структурная биомасса» к блоку «Устьичная регуляция»). Важна и стрелка, обозначающая движение потока влаги от блока «Почвенная влага» к блоку «Транспирация». Формально все эти взаимоотношения приводят к зависимости урожая от запасов влаги.

2.5.2. Взаимосвязь почвенной влаги и урожая растений

Традиционно и в агрометеорологии, и в агрофизике используют не только давление влаги, но и запасы влаги в единицах высоты водного слоя (см водн. сл.). Это оказывается удобным при балансовых способах оценки влагообеспеченности растений, при расчетах запасов влаги, доступной для растений в определенной толще почвы, динамики этих запасов по данным о суммарной эвапотранспирации, которая также выражается в сантиметрах водного слоя за определенный период.

На рис. 13 представлены зависимости урожая от запасов влаги в метровом слое почвы. Вид этих зависимостей – весьма характерный, имеет оптимум в некотором диапазоне количества почвенной влаги. Оптимум транспирации приходится на некоторую область давлений влаги в почве. Учитывая, что транспирация строго скоррелирована с фотосинтезом, следовательно, и зависимости урожая от запасов почвенной влаги также будут иметь определенный оптимум.

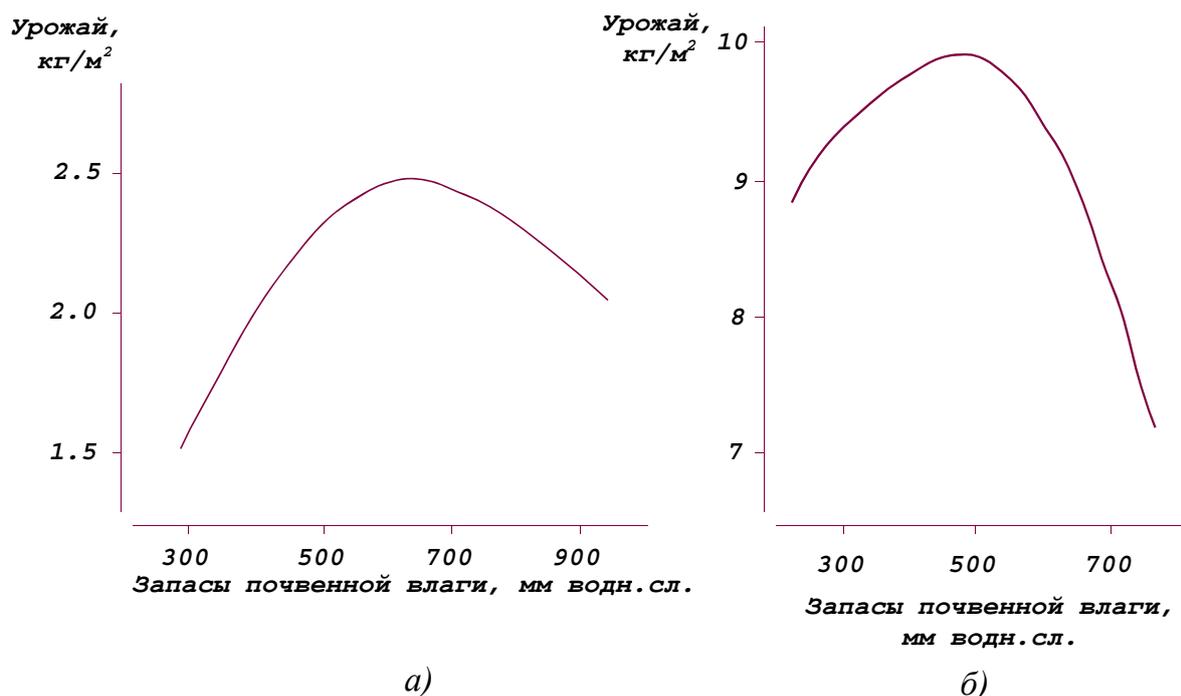


Рис. 13. Зависимость урожая томатов (а) и перца (б) от запасов влаги в метровой толще почвы

Для ориентирования в величинах оптимальных диапазонов влаги используют не общие запасы влаги, а запасы продуктивной влаги как разницу между запасами при НВ и ВЗ. Характерные величины оптимальных, допустимых и нерекомендуемых запасов продуктивной влаги в различные фазы развития представлены в табл. 1.

2.6. Улучшение влагообеспеченности растений. Эффективность водопотребления

Обычно в качестве основного параметра, характеризующего эффективность использования растением влаги, используют отношение массы сухой растительной продукции (урожая, Y) к суммарной эвапотранспирации (E_{Σ}). Обозначим это отношение как эффективность водопотребления растений (ЭВР):

$$\text{ЭВР} = \frac{\text{биомасса (сухая)}}{\text{эвапотранспирация}} = \frac{Y}{E_{\Sigma}}$$

Эта величина может быть выражена как в килограммах на миллиметр водного слоя (кг/мм водн. сл.), так и в тоннах на гектар на кубический метр на гектар (т/га/м³/га), т.е. в тоннах на кубический метр (т/м³)

или в тоннах (сухого вещества) на тонну (воды) ($t(\text{сухого вещества})/t(\text{воды})$), и т.д. Последняя размерность показывает близость ЭВР к понятию транспирационного коэффициента K_t , который есть количество воды, необходимое для создания одного грамма веществ. Отличие лишь в том, что понятие эффективности включает в себя и непроизводительные, неэффективные потери воды в виде испарения с поверхности почвы, которые необходимо уменьшить. Это один из явных путей увеличения эффективности использования воды. Кроме того, величина ЭВР тесно связана с эффективностью использования растением солнечной радиации. А это уже процессы, обусловленные особенностями фотосинтеза в растениях, использования ими различных частей спектра и пр. Но числитель, «биомасса», есть результат в основном двух процессов «фотосинтез – дыхание» с учетом потерь биомассы от различных вредителей. А вот знаменатель – величина, зависящая также от солнечной радиации и водного питания растений, от доступности почвенной влаги. Следовательно, меры по повышению эффективности водопотребления растения включают в себя биологическое направление по улучшению потребления растениями солнечной энергии и повышение доступности почвенной влаги. В связи с этим формируются направления по селекции более продуктивных видов растений. Вместе с тем более насущными являются разработки по снижению водного стока с полей, увеличению влагоемкости корнеобитаемого слоя почвы, снижению непроизводительных потерь на испарение (мульчирование, рыхление поверхности и др.). Эти мероприятия включают также способы размещения культур (рядки, ширина рядков, расстояния в рядках и пр.), плотность посевов, дата посева, интенсивность развития листьев. Вариантов для повышения эффективности водопотребления оказывается много. Поэтому, прежде чем рассматривать разнообразные способы управления эффективностью водных ресурсов на сельскохозяйственных полях, попытаемся исследовать этот вопрос теоретически, как предлагал Франк Вайетс (Frank G. Viets, 1981).

Зависимости эффективности водных ресурсов и эвапотранспирации при росте урожая могут быть нескольких видов (рис. 14). На рис. 14, *a1* представлена характерная зависимость увеличения эвапотранспирации при пропорциональном увеличении урожая. Этот путь оказывается не слишком эффективным: ЭВР постоянна (рис. 14, *a2*) при таком пропорциональном росте.

Явление эвапотранспирации скорее относится к одиноко стоящим растениям или растениям, выращиваемым в лизиметрах с предохранением поверхности почвы от испарения.

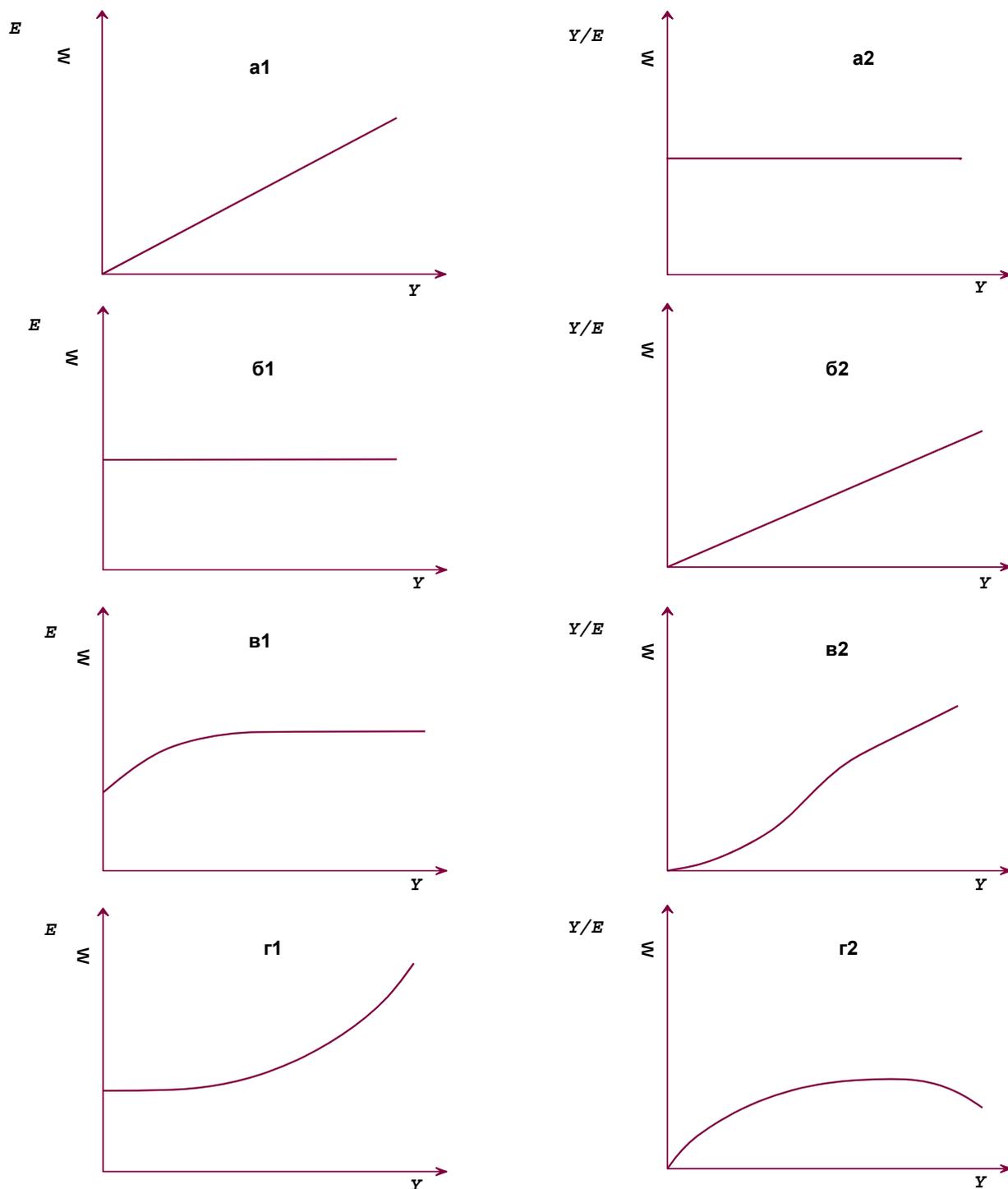


Рис. 14. Зависимости эвапотранспирации ($E_{\text{д}}$) (a1, б1, в1 и г1) и эффективности водопотребления растений ($Y/E_{\text{д}}$) (a2, б2, в2 и г2) от урожая (Y) (по F.G. Viets, 1981)

На рис. 14, *б1* показано, что увеличение урожая не приводит к росту эвапотранспирации (это описание водопотребления риса, для выращивания которого вопросы об эффективности использования почвенных водных ресурсов не стоят). Поэтому увеличение ЭВР при увеличении урожая хотя и оказывается чрезвычайно неэффективным, но для случая с рисом – это единственный выход. Другая ситуация: водопотребление с поля после посева (рис. 14, *в1*). Сначала на поверхности почвы нет растений (начальный участок на рис. 14, *в1*). В этот момент испарение происходит только с поверхности почвы, а затем растения начинают транспирировать, и с ростом биомассы стабилизируется эвапотранспирация. Эффективность использования воды увеличивается (рис. 14, *в2*). Эта благоприятная ситуация, указывающая, что эффективность повышается за счет использования солнечной энергии, – наиболее эффективный путь повышения урожая. И, наконец, наиболее реалистичная ситуация (рис. 14, *г1*): сначала, пока растения еще не появились на поверхности почвы, все определяет испарение. И, как и в предыдущем случае, ЭВР равна нулю (рис. 14, *г2*). Затем она повышается при интенсивном росте биомассы и увеличении транспирационного расхода, однако, достигнув максимума, начинает снижаться, так как биомасса не увеличивается, а потери на эвапотранспирацию продолжают расти, – это неблагоприятная ситуация, о чем говорит и снижение ЭВР (см. рис. 14, *г2*).

Все виды кривых, приведенных на рис. 14, справедливы и для динамики развития растений, всех стадий его развития. Они вполне могут быть применены для улучшения эффективности использования водных ресурсов в течение вегетационного периода, в котором есть определенные промежутки времени, когда ЭВР может снижаться (рис. 15).

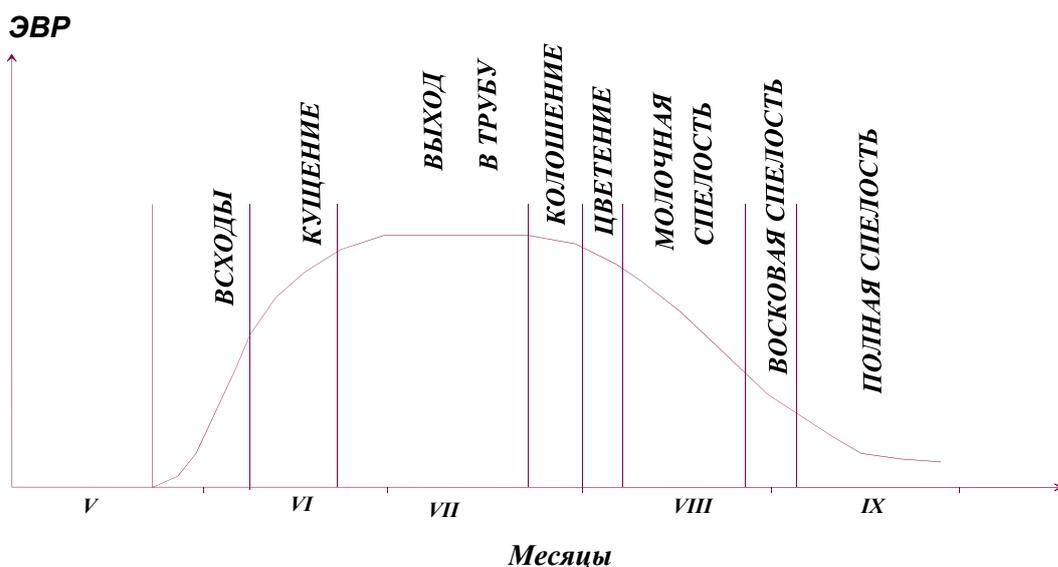


Рис. 15. Характерный вид динамики ЭВР в течение вегетационного развития (для условий засушливых лет центральной части России)

Как видно из рис. 15, сначала, до появления всходов, биомасса равна нулю, и ЭВР также равна нулю. В дальнейшем, по мере роста растений, она сначала повышается, а затем, как правило, становится ниже. В эту стадию, стадию начала кущения, и необходимы мероприятия по снижению непродуктивных потерь. Также непродуктивные потери могут возникать в период после уборки урожая, когда биомасса на поле приближается к нулю, а непродуктивное испарение влаги из почвы может быть весьма заметным. В это время нужно применять определенные меры по их снижению. Таким образом, изучение динамики ЭВР, прогноз этой величины в зависимости от особенностей метеоусловий и других факторов позволяют оптимизировать в течение вегетационного сезона влагообеспеченность растений и минимизировать непродуктивные расходы.

Необходимо знать принципы управления и планирования мероприятий по поддержанию ЭВР на постоянном высоком уровне: это мероприятия по регулированию факторов, связанных с биологией самих растений (увеличение числителя в формуле для расчета ЭВР, прежде всего повышение эффективности работы фотосинтетического аппарата), а также с почвенными условиями (снижение непроизводительных расходов или снижение значений знаменателя в расчетной формуле).

2.7. Факторы управления водообеспеченностью растений

Можно выделить две группы основных факторов управления водообеспеченностью растений.

Факторы агротехники

1. *Дата посадки.* Этот фактор весьма важен, особенно в условиях дефицита влаги. С одной стороны, даже незасухоустойчивые виды успевают развить достаточную биомассу, чтобы завершить свой цикл формирования урожая, избежав водных стрессов, с другой – необходимо, чтобы почвенная засуха не совпала с периодом наибольшей чувствительности растений к засухе. Как правило, это период интенсивного роста растений, увеличения биомассы. В этом случае приходится решать проблему оптимизации тепловых и водных ресурсов, так как тепловые ресурсы для роста растений, как правило, недостаточны, а водные быстро расходуются. Оптимальные решения могут быть найдены на основе критических температур почвы для пророста-

ния растений и запасов влаги или, более определенно, на основании прогнозных расчетов и использования соответствующих технологий. Но, в любом случае, решить вопрос по посадке нужно очень быстро и точно.

2. *Способ посадки.* Этому вопросу посвящено очень много работ. Цель – найти оптимальное размещение растений в рядках и расстоянии между рядками, чтобы растения в наибольшей мере использовали солнечную радиацию, т.е. увеличить эффективность фотосинтеза, тем самым увеличить и ЭВР за счет роста биомассы. Здесь надо иметь в виду, что отзывчивость растений на их расположение тем сильнее, чем выше растения. В любом случае необходимо стараться создать, как говорят, архитектуру листового покрова, чтобы с наибольшей эффективностью использовать солнечную радиацию, а соответственно и увеличить ЭВР. Конечно, борьба с сорняками, оптимальное внесение пестицидов и пр. также увеличивают эвапотранспирацию в формуле ЭВР.

Почвенные факторы

1. *Обработка почв* (вспашка, боронование и пр.). Безусловно, это один из важнейших приемов увеличения ЭВР. За счет обработки почв снижаются непродуктивные потери в виде испарения с поверхности почвы, так как создается слой из мелкокомковатых отдельных агрегатов, который имеет низкую влагопроводность, является преградой для подтока влаги к поверхности. При вспашке разрушается непрерывность капиллярных путей, почва рыхлится, а, как известно, рыхлая почва хуже проводит капиллярный поток влаги. Все это приводит к снижению знаменателя в выражении для ЭВР и к соответствующему росту ЭВР. Здесь остается большое поле для исследований: как влияют различные типы, сроки, методы обработки; насколько вспашка способствует укоренению, влияющему на более продуктивное использование почвенной влаги из глубинных слоев, и т.д.

2. *Удобрения.* Перечислим возможные пути влияния удобрений на ЭВР: 1) увеличение роста корней (это касается, прежде всего, фосфатных удобрений); 2) увеличение вегетативной массы, а следовательно, затенение поверхности почвы и лучшее использование солнечной энергии; 3) ускорение циклов развития, что особенно важно для засушливых регионов; 4) увеличение биомассы, что приводит к росту ЭВР. Следует иметь в виду, однако, что воздействие удобрений на ЭВР в различных по влагообеспеченности условиях неодинаково. На рис. 16 приведены зависимости ЭВР от урожая, который повышался в одних и тех же условиях за счет внесения азотных удобрений.

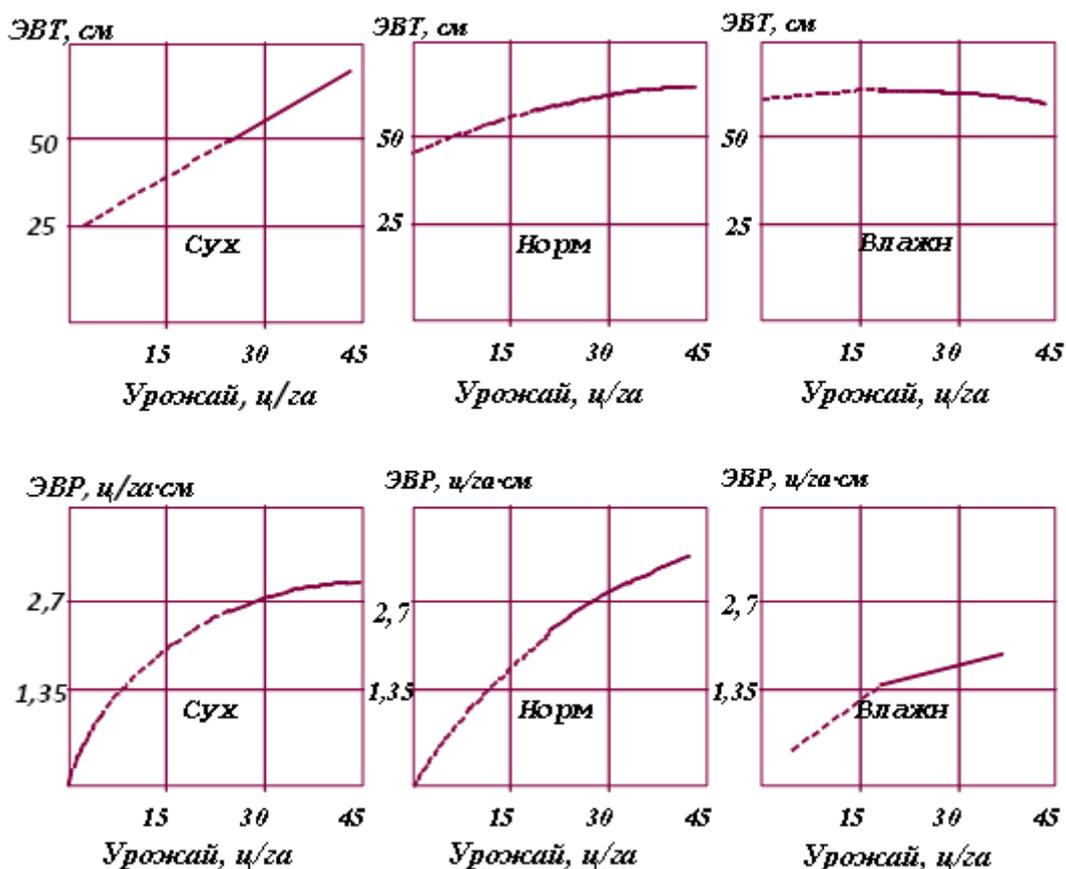


Рис. 16. Зависимость эвапотранспирации (ЭВТ, см водн. сл.) и эффективности водопотребления растений (ЭВР, ц/га·см) от урожая растений (У, ц/га), увеличение которого достигнуто внесением азотных удобрений. Пунктиром обозначены гипотетические части этих кривых (по F.G. Viets, 1981)

Из приведенных кривых видно, что в сухих условиях при определенных уровнях развития биомассы внесение удобрений может быть особо эффективным. А вот во влажных, хотя и происходит некоторый рост ЭВР за счет удобрений, это увеличение небольшое, и, вероятно, увеличение количества вносимых удобрений не будет являться существенной мерой по эффективности использования воды. Тем более что в переувлажненных условиях действие удобрений не может быть эффективным до тех пор, пока не оптимизирован (за счет, прежде всего, дренажа) водный режим почвы.

3. *Мульчирование поверхности.* Это чрезвычайно важный аспект снижения непродуктивных потерь в виде испарения.

Не следует забывать и о других положительных воздействиях мульчи: увеличении водопроницаемости, а следовательно, увеличении почвенных влагозапасов, снижении поверхностного стока, что в ряде случаев может стать доминирующим фактором использования этого приема, например в тропических странах при осадках ливневого типа.

Глава 3

ФИЗИКА МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

3.1. Основные элементы минерального питания растений

Для большинства растений необходимы в том или ином количестве 17 элементов, которые приведены в табл. 3. Они формируют группы макро-, вторичных и микроэлементов. Каждый из элементов выполняет свою специфическую роль, но следует учесть, что на 95 % растения состоят из С, Н и О, которые поступают в растения из CO_2 воздуха и почвенной воды. Остальные 13 или 14 элементов растения берут в ионной форме из почвенного раствора, хотя S и Cl растения иногда способны сорбировать и усваивать из воздуха в виде SO_2 и Cl_2 . Также не следует забывать об уникальной способности бобовых фиксировать атмосферный азот благодаря симбиотическим взаимоотношениям *Rhizobia* в корневой зоне. Натрий, кремний, кобальт и ванадий могут способствовать увеличению урожая, но не являются определяющими элементами в его формировании. Иногда Na выполняет функции K, например для растений сахарной свеклы. А кобальт способен играть существенную роль в формировании витамина B_{12} , который принимает участие в фиксировании азота *Rhizobia*.

Таблица 3

Основные химические элементы жизнеобеспечения растений и формы их потребления

Макроэлементы	Макроэлементы вторичной потребности	Микроэлементы
Углерод (CO_2)	Кальций (Ca^{2+})	Бор (H_2BO_3^-)
Кислород (O_2)	Магний (Mg^{2+})	Хлор (Cl^-)
Водород (H_2O)	Сера (SO_4^{2-})	Кобальт (Co^{2+})
Азот (NH_4^+ , NO_3^- и N_2 для бобовых)	–	Медь (Cu^{2+})
Фосфор (H_2PO_4^- , HPO_4^{2-})	–	Железо (Fe^{2+})
Калий (K^+)	–	Марганец (Mn^{2+})
–	–	Молибден (MoO_4^{2-})
		Цинк (Zn^{2+})

3.2. Основные механизмы переноса веществ

Основные физические процессы подтока и переноса веществ в растении – конвекция и диффузия. Конвекция – движение вещества с массовым потоком раствора. Массовый поток жидкости в вегетиру-

Ющее растение всегда существует за счет транспирации, поэтому вполне возможен перенос ионов к корню и по растению. Кроме того, растение способно избирательно потреблять некоторые ионы, которые особенно важны в его жизнедеятельности. Этот перенос будет осуществляться уже из-за концентрационных перепадов, так как около корня и в корне концентрация нужного растению элемента ниже, чем в почвенном растворе. И тем ниже, чем выше потребность в нем. Соответственно, чем выше градиент концентрации между поверхностью корня и в почвенном растворе, тем выше диффузионный поток. Причем большинство положительно заряженных биофильных элементов растение способно потреблять из сорбированного состояния, за счет обменных реакций «почвенно-поглощающий комплекс (ППК) – почвенный раствор» и «почвенный раствор – поверхность корня». Все это схематично указано на рис. 17, где приведены все перечисленные процессы. Диффузионно и благодаря подтоку раствора (конвективно) к корню доставляются элементы. Их наличие в почвенном растворе регулируется обменными реакциями с соответствующими ионами ППК, которые также регулируются концентрацией потребляемых ионов в растворе.

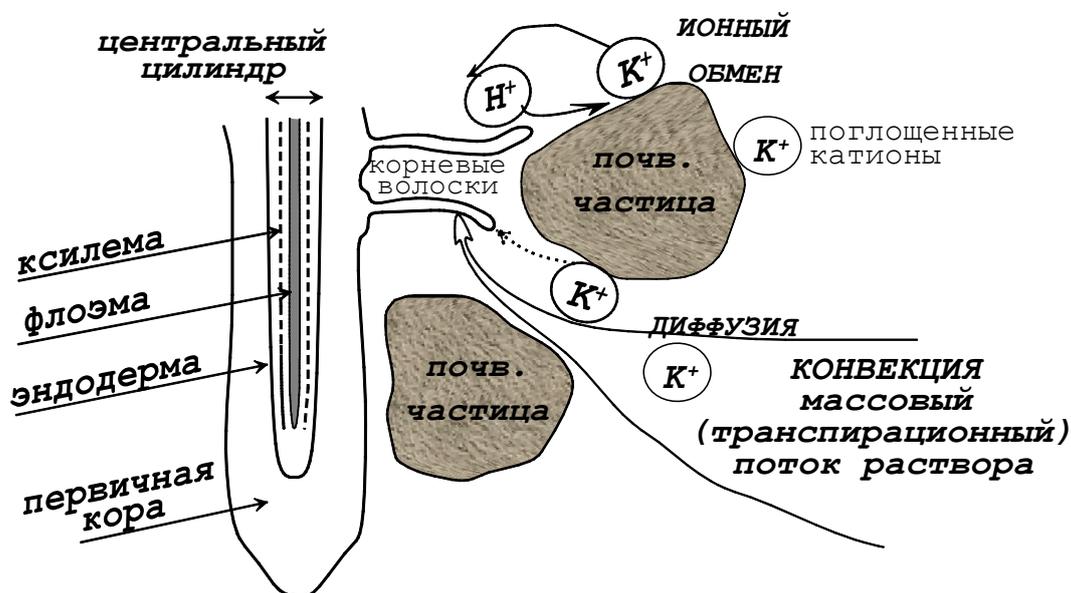


Рис. 17. Схема процессов подтока веществ к корню растения

О значении конвекции в передвижении веществ и их поглощении корнями растений указывает опыт, проведенный С. Барбером с коллегами (1963). Так как в растение поступает большое количество

почвенного раствора для поддержания транспирационного тока, можно было бы предположить, что именно с этим потоком и будет поступать основное количество питательных веществ. С. Барбер с коллегами попытался свести баланс веществ: зная содержание элемента в растении, его транспирационный коэффициент (количество воды, необходимое для построения единицы сухой биомассы), можно рассчитать, какова должна быть концентрация элемента в почвенном растворе, для того, чтобы свести баланс. Далее можно сравнить полученную по такому балансовому расчету концентрацию элемента с его реальной концентрацией в почвенном растворе. Если концентрация элемента в почвенном растворе окажется выше расчетной, то обеспечение растения этим элементом вполне возможно лишь за счет конвективного потока. Если же меньше, – значит, этот элемент поглощается за счет других механизмов, прежде всего диффузии. Результаты проведенного опыта Барбера с соавторами приведены в табл. 4.

Таблица 4

*Возможность поглощения растениями элементов
с общим транспирационным потоком в виде конвекции*

Элемент	Содержание в растении, мг/г	Необходимая расчетная концентрация в почвенном растворе, мг/л	Реальная концентрация в почвенном растворе, мг/л	Возможность обеспечения элементом путем конвекции
Ca	2,2	4,4	33,0	Возможно
Mg	1,8	3,6	28,0	Возможно
K	20,0	40,0	4,0	Невозможно
P	2,0	4,0	0,5	Невозможно

Таким образом, совершенно очевидно, что ионы К и Р потребляются из раствора со значительно большей скоростью, чем это возможно конвекционным путем. Их перенос осуществляется диффузионно. При этом следует учитывать, что диффузия ионов в почве – процесс довольно длительный. Действительно, коэффициент диффузии большинства ионов в растворе составляет не более 1,73 см²/сут. Для иона К коэффициент диффузии в растворе составляет 1,71, ионов NO₃ – 1,64, Са и Mg –

0,67 и 0,6 см²/сут. В почве же, с учетом извилистости порового пространства и реальной влажности, необходимо использовать уже не коэффициент диффузии, а эффективный коэффициент диффузии солей, который обычно на два-три порядка ниже. По подсчетам Барбера (1988), ион калия за сутки за счет диффузии способен передвинуться не более чем на 0,13 см, а H_3PO_4^- – и того меньше, всего только на 0,004 см. Поэтому не только ион движется к корню за счет диффузии, но и корню необходимо «двигаться», расти для получения необходимого количества веществ. По-видимому, этот фактор – фактор активного роста корней, освоения корнями нового почвенного пространства – может оказаться определяющим в обеспечении растений питательными элементами, а не только чисто физические процессы конвективного и диффузионного подтока веществ к корням растений. Определить значение этого фактора в прямых экспериментах нелегко: трудно «разделить» факторы подтока иона к корню за счет диффузии и роста корня в направлении большей концентрации иона. Такого рода исследование можно провести лишь с помощью математической модели, выделив отдельные параметры, характеризующие тот или иной процесс, а затем оценив относительное влияние на результирующее поглощение веществ поочередно каждого из параметров, оставляя остальные постоянными. Рассмотрим такого рода модельный анализ с помощью математической модели поглощения веществ корнем растения.

3.3. Транспорт веществ по растению

Ионы, поступившие в клетки корня, перемещаются по первичной коре к эндодерме. Это перемещение возможно как по апопласту, так и по симпласту. Апопластические перемещения – это движение ионов по клеточным стенкам. Физически этот тип переноса происходит за счет диффузии по градиенту концентрации и гидродинамического переноса с движущейся к центральному цилиндру водой. По симпласту ионы движутся внутри клеток за счет прежде всего осмотического движения цитоплазмы. Между клетками при симпластическом переносе ионы проникают по так называемым плазмодесмам (рис. 18).

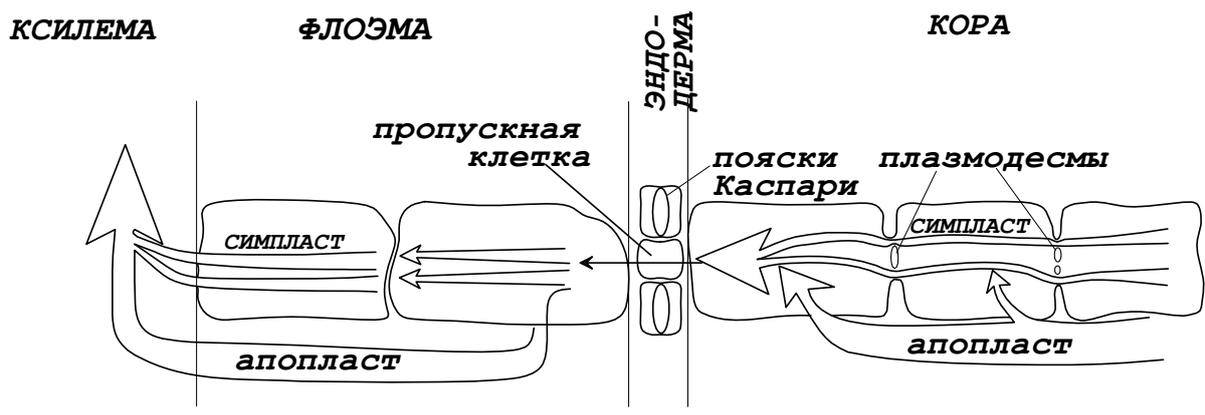


Рис. 18. Движение веществ по корню: симпластический и апопластический переносы

Здесь также основной тип переноса – диффузионный, по градиенту концентрации. Этот градиент возникает за счет повышенной метаболической активности тканей в центре корня. Эта активность приводит к снижению концентрации веществ в центре корня: градиент концентрации движет вещества от поверхности корня к его центральной части. Однако наиболее труднопроницаемая часть в корне – это слой клеток эндодермы. В этих клетках встречаются специфические гидрофобные образования – пояски Каспари. Эти гидрофобные барьеры не позволяют веществам и воде свободно проникать через клетки эндодермы. Имеется лишь некоторая часть клеток без поясков Каспари. Это пропускные клетки, через которые симпластическим потоком и движутся растворы. В дальнейшем, опять-таки совместно, по апопласту и симпласту вещества передвигаются по флоэме, наконец, попадают в мертвые сосуды ксилемы, в которых уже движутся как в тонких капиллярах. Здесь основным механизмом переноса является градиент давления влаги (осмотического), который формирует транспирационный поток воды и движет вместе с ним ионы в различные части растения.

Глава 4

РАСТЕНИЯ И СВЕТ

4.1. Значение светового потока для растений

На вопрос о значении света для растений ответ вполне ясен: свет является основной энергией для работы фотосинтетического аппарата, поэтому чем лучше освещение, тем лучше усвоение света растением, тем выше фотосинтез и, соответственно, биомасса. Однако в учении о фотосинтезе речь шла о функционировании пигментов, прежде всего хлорофилла, в зависимости от физических факторов среды, в частности от света. При этом не все и не всегда для растения в целом будет идти по тем же зависимостям, которые получены для пигментов. И конечно, имеются отдельные специальные закономерности по использованию растительным покровом световой энергии. Поэтому неизбежно появляются дополнительные вопросы, например о том, какие части спектра наиболее важны для растительного сообщества? Как изменяется продуктивность растений: при изменении формы листовой пластинки, ее угла поворота к солнечным лучам, ее суточного движения или за счет структуры (точнее архитектуры, ярусности листьев) растительного покрова? И как физика этого явления может способствовать наибольшему усвоению растениями солнечной лучистой энергии или искусственного света.

При изучении процесса фотосинтеза вполне определенно было доказано, что у большинства наземных растений имеется два максимума в длинах волн, которые наиболее эффективны. Это максимумы в синей (голубой) и красной частях спектра, длины волн около 400 и 700 нм. А вот для волн в диапазоне от 730 до 1200 нм поглощение света достигает лишь нескольких процентов от потока световой энергии. В целом ход фотосинтетической кривой, отражающей зависимость урожая от длин волн, с учетом этих процессов остается прежним (рис. 19), с максимумами в области 400 и 600 – 700 нм, однако не со столь яркими, как для фотосинтетической активности пигментов. Заметно более интенсивное поглощение и в желто-зеленой области спектра, в области длин волн от 500 до 600 нм.

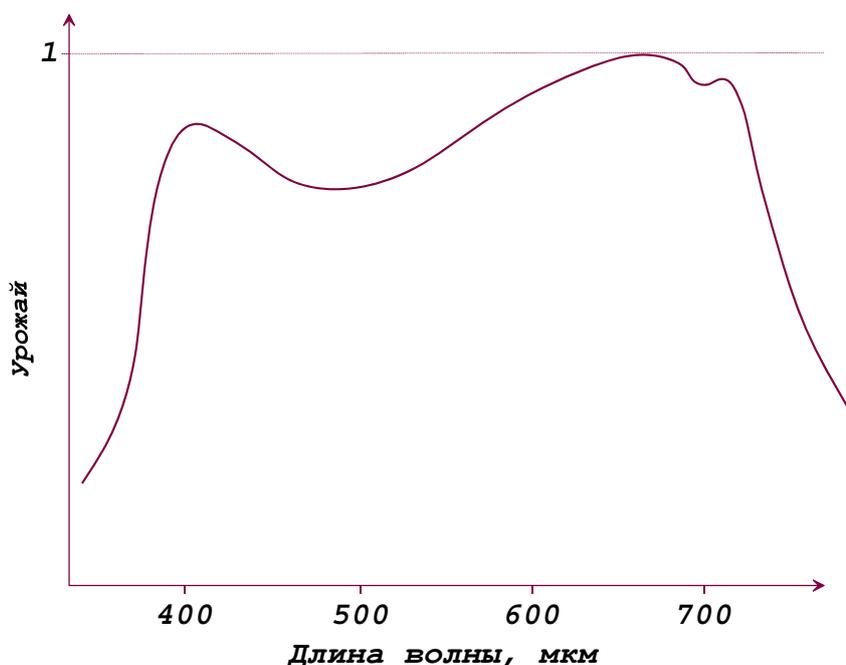


Рис. 19. Относительный урожай растений при различных длинах волн (по МакГри, 1986)

Это указывает на то, что следует учитывать не только влияние спектрального состава света на работу пигментов, но и процессы «доставки» световой энергии к этим ферментам. Это особенно важно, если этой энергии оказывается недостаточно, при затенении растений или при формировании определенного направления листьев у различных растений.

4.2. Направление светового потока

У многих растений листья с самого начала и в течение всей их жизни растут почти вертикально вверх, например у лука. А это означает, что прямую полуденную радиацию эти растения почти и не усваивают. Для них наиболее эффективен боковой свет. Аналогично и у листьев злаковых растений. Во взрослом вегетирующем состоянии листья этих растений также имеют некоторый угол наклона к горизонту: примерно такой, чтобы боковые лучи образовывали с их поверхностью угол, близкий к перпендикулярному. Поэтому может оказаться так, что боковые наклонные солнечные лучи могут быть наиболее эффективны (рис. 20, а). Это положение доказывает классический опыт известного агрофизика, основателя школы агрофизики света и растений, Б.С. Мошкова. В этом эксперименте на опытных делянках растения лишали света (прикрывали) на три часа в день: од-

ну группу растений прикрывали на три часа утром (вариант «утро»), другую – днем (вариант «день»), третью – вечером, с 17 до 20 часов (вариант «вечер»). Контролем служили растения, выращенные при непрерывном освещении, биомасса которых была взята за 100 %. Результаты этого опыта приведены на рис. 20, б.

Как видно из рис. 20, б, в наибольшей мере на растения повлияло лишение их вечернего света – урожай сократился наполовину. В меньшей мере влияло на растения затемнение днем, еще меньше – утром, что вполне понятно: как правило, утром еще достаточно прохладно и фотосинтетические механизмы «работают» заметно медленнее.

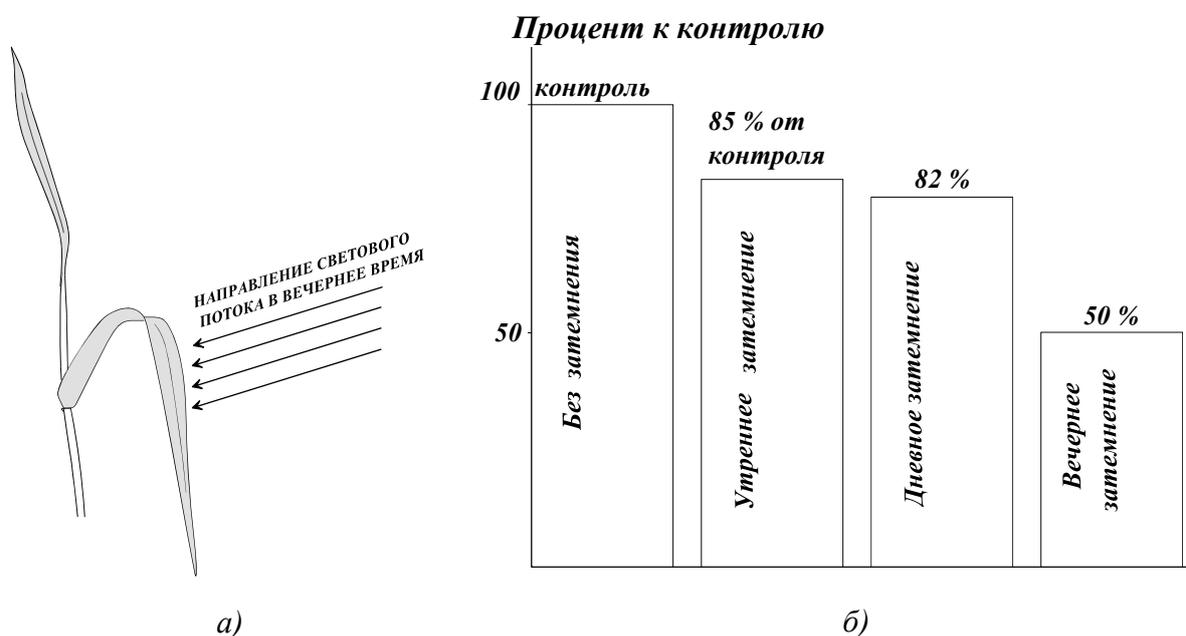


Рис. 20. Схема расположения листа злаков к направлению светового потока (а) и результаты опыта Б.С. Мошкова по влиянию утреннего, дневного и вечернего света (б)

Оптимум и температуры, и направления падения световых лучей – это вечерняя пора. Поэтому так важен для растений именно свет вечернего солнца, наиболее продуктивный.

Важен этот вывод и для условий закрытого грунта: необходимо размещать осветители не просто вверху, а учитывать расположение листьев выращиваемых растений. Размещать осветители лучше всего так, чтобы световой поток был направлен перпендикулярно к поверхности листьев, нередко не сверху, а сбоку от растений. Во всяком случае, для растений с ланцетовидными листочками (лук, нарциссы и др.) такое расположение осветителей дает заметный (в несколько раз!) прирост урожая.

4.3. Влияние интенсивности света на параметры роста

Интенсивность светового потока в определенном диапазоне мощности лучистой энергии линейно влияет на удельный вес листьев. Экспериментальные данные, приведенные на рис. 21 (по Jurik et al), хорошо это подтверждают. Однако мы хорошо помним, что фотосинтез зависит от освещенности в виде куполообразной функции, имеющей оптимум области мощности светового потока в диапазоне 500 – 800 Вт/м², что близко к солнечному полуденному освещению. Причем многочисленные исследования подтвердили вид этой зависимости как для светолюбивых, так и теневыносливых форм растений. Эти два типа растений различаются по способности усваивать световую энергию.

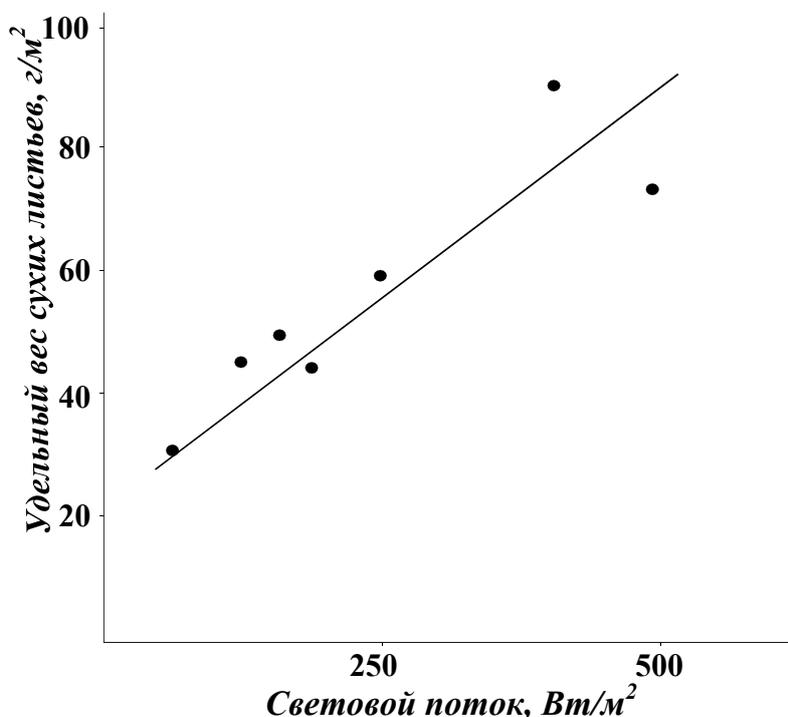


Рис. 21. Зависимость удельного веса сухих листьев (г/м²) растений *Fragaria virginata* от интенсивности светового потока [15]

При одной и той же интенсивности освещения фотосинтез светолюбивых растений протекает интенсивнее, чем у теневыносливых (рис. 22), особенно при высоких значениях интенсивности света.

А вот теневыносливые более «бережно» относятся к поступающей лучистой энергии: при малых значениях светового потока фотосинтез у них протекает несколько интенсивнее, чем у светолюбивых. Эти особенности поведения растений в отношении света учитываются в параметре светочувствительности или теневыносливости – начальном наклоне световой кривой фотосинтеза.

Явление светочувствительности или теневыносливости связано, по-видимому, с тем, что у этих групп растений различия заключаются, прежде всего, не столько в работе самого фотосинтетического аппарата, а в условиях (пути, проводимости) доставки фотонов к пигментам. Одна из гипотез предполагает, что у теневыносливых растений светопроводимость возрастает, а вот емкость световой системы снижается. Попробуем с помощью этих физических параметров – проводимости и емкости светопроводящей системы растений – объяснить и некоторые другие факты, касающиеся поведения растений в условиях недостатка света.

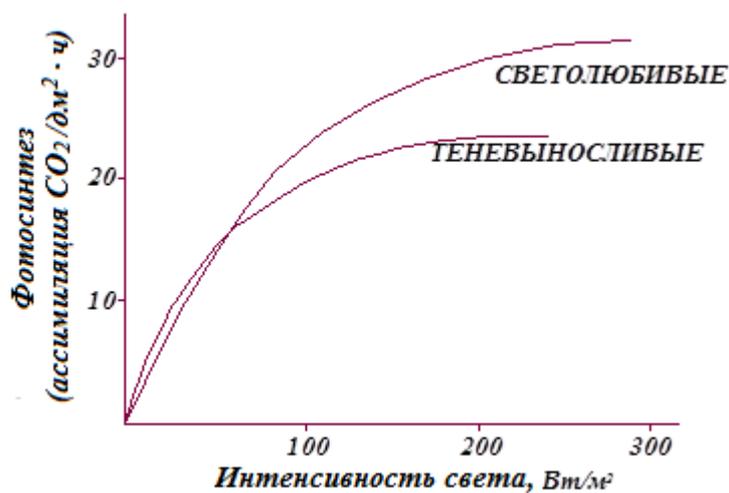


Рис. 22. Световая кривая фотосинтеза для светолюбивых и теневыносливых растений

Известен факт увеличения удельной поверхности листьев при снижении лучистого потока. Это также подтверждает гипотезу о том, что основным фактором, влияющим на увеличение удельной поверхности листьев в ответ на затенение, является уменьшение некоторых компонентов фотосинтетической системы, которые ответственны за емкость и проводимость светового потока.

Также отмечен факт, что при уменьшении светового потока, при затенении растений наблюдается эффект, приводящий к увеличению доли сухой биомассы, сосредоточенной в листьях, в общей сухой биомассе растений, т.е. к увеличению отношения площади листьев к биомассе растений, «листового массового отношения» ($A_{уд_л}$). Однако

этот эффект меньшего значения, чем эффект возрастания удельной площади листьев, т.е. отношения площади листьев к массе листового материала ($A_{уд_л}$). И этот факт может интерпретироваться в пользу высказанной выше гипотезы об уменьшении емкости и проводимости светопроводящей части фотосинтетической системы в случае затенения растений.

Впрочем, природа этих процессов изучена слабо, имеются разнообразные данные, что только позволяет надеяться на разработку единого механизма влияния затенения на параметры роста растений. Но однозначно можно сказать, что затенение действует на интенсивность накопления продукции, причем по-разному на теневыносливые и тенечувствительные растения. Это хорошо видно из табл. 5.

Таблица 5

*Параметры роста теневыносливых (*Impatiens parviflora*) и тенечувствительных (*Helianthus annuus*) растений в зависимости от относительной интенсивности светового потока (по Bjorkman, 1981)*

Параметры роста	Растения	Относительный поток световой энергии				
		100	50	22	10	5
Индекс результирующего накопления (ИРН), $г \cdot м^{-2} \cdot нед^{-1} \cdot 10^{-3}$	• Теневыносливые	61	52	31	20	12
	• Тенечувствительные	68	55	29	20	5
Относительная скорость роста, $г \cdot г^{-1} \cdot нед^{-1}$	• Теневыносливые	0,80	0,93	0,73	0,64	0,43
	• Тенечувствительные	1,10	1,01	0,63	0,37	0,09
Удельная площадь листьев ($A_{уд_л}$), $м^2 \cdot г^{-1} \cdot 10^{-3}$	• Теневыносливые	32	43	53	71	80
	• Тенечувствительные	26	32	43	41	36
Удельная масса листьев ($A_{уд}$), $г \cdot г^{-1}$	• Теневыносливые	0,41	0,43	0,44	0,45	0,45
	• Тенечувствительные	0,61	0,57	0,54	0,47	0,46

Отметим, прежде всего, насколько интенсивнее реагирует фотосинтетический аппарат у тенечувствительных растений. Об этом говорит такой параметр, как индекс результирующего накопления (ИРН), – отношение прироста биомассы в единицу времени для единицы площади листа. ИРН уменьшается у тенечувствительных растений в 13,6 раза, а у теневыносливых – всего в 5 раз при уменьшении светового потока в 20 раз. Во многом это, конечно, связано с увеличением удельной площади листьев (т.е. площади листьев к их массе) у

теневыносливых растений. Листья у них становятся тоньше, световой поток скорее достигает фотосинтетического аппарата, его потери на светоперенос в листе меньше (сравните: удельная площадь листьев у теневыносливых возросла в 2,5 раза, а у тенечувствительных – в 1,4 раза, при этом масса листьев по отношению к массе растения, удельная масса листьев, у выносливых осталась та же, а у тенечувствительных – снизилась в 1,33 раза). Таким образом, приспособительные реакции теневыносливых растений приводят к тому, что световой поток скорее достигает зерен хлорофилла, меньше отражается и диффузно превращается по мере его достижения. Отсюда и большая эффективность его работы у теневыносливых растений.

Кроме того, имеются и важные качественные изменения у растений при их затенении. Затенение или загущение посевов в период от закладки листьев до формирования колоса резко уменьшает количество оплодотворенных цветков и соответственно уменьшает количество семян в колосе.

4.4. Фотопериодичность. Свет как фактор онтогенеза

Хорошо известен факт, что длительность светового дня является одним из основных факторов, регулирующих наступление стадий растений, особенно древесных, в онтогенезе. Например, длительность светового дня – регулятор для подготовки деревьев к зиме: они запасают вещества, сбрасывают листья и пр. Это очень важно: именно такой космический фактор, как длительность светового дня, ответствен за осуществление фаз в онтогенезе многолетних растений и соответственно их «привязку» к определенной природно-климатической зоне. Поэтому существование растения в определенной природно-климатической зоне оказывается тесно связанным с фотопериодичностью, с длительностью светового дня.

Давно известно, что северные сорта растений совершенно непригодны для выращивания на юге. Это особенно касается древесных культур и кустарников. Сначала существовало мнение, что на северные виды плохо воздействуют повышенные температуры, а вовсе не такой космический фактор, как долгота светового периода. Рассмотрим это на примере одного классического опыта, проведенного проф.

Б.С. Мошковым. Черенки северных видов черной смородины и ивы выращивали близ Ленинграда и Сухуми при естественном световом дне (14 и 10 часов соответственно) и при дополнительном освещении. При естественном освещении в Сухуми растения быстро прекращали рост, сбрасывали листву и оставались карликовыми. А в условиях Ленинграда, при 14-часовом световом дне растения выглядели совершенно нормальными. Если дополнительным освещением в Сухуми световой день доводили до 14 часов, то растения росли мощно, высоко, совершенно изменив свою физиологию. Таким образом, даже в теплых, субтропических условиях укорачивание светового дня приводило к тому, что северные виды начинали готовиться к зиме, – сбрасывали листья, прекращали рост и пр. Это доказывает, что фотопериодичность, длительность светового периода – основной фактор регулирования стадий онтогенеза у древесных и кустарниковых растений.

С отмеченными явлениями связана и зимостойкость растений. Действительно, устойчивость к холодам будет определяться тем, насколько растение хорошо подготовилось к зиме: прекратило рост, сбросило листву. А регулятором к началу подготовки к зиме является длительность светового дня – того природного фактора, при воздействии которого формировалось растение, что и закрепилось генетически. Становятся тогда понятными и следующие факты: многие маньчжурские и вообще дальневосточные виды вымерзали в Подмосковье, хотя зимы на Дальнем Востоке могут быть и суровее, чем в зоне южной тайги. Теперь это понятно: осенний день в Подмосковье был достаточно длинным для этих растений, привыкших к короткому световому дню. Они не успевали подготовиться к зиме и, неподготовленные, вымерзали в течение подмосковной зимы.

Таким образом, морозоустойчивость многолетних растений зависит в первую очередь не от зимних холодов, а от световых условий в течение периода, предшествующего перезимовке. А механизм этого явления – фотопериодический. Он заключается в том, что укорачивание светового дня выступает пусковым механизмом подготовки растений к зиме: растение сбрасывает листья, формирует запасы. И если растение таким образом подготовлено, оно оказывается зимостойким.

Глава 5

РОСТ, РАЗВИТИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ ПРОДУКТИВНОСТИ

5.1. Рост и развитие растений

Один из величайших физиологов растений, Д.А. Сабинин, указывал, что «рост – это новообразование элементов структуры». А развитие – это, по его мнению, «изменения в новообразовании элементов структуры организма, обусловленные прохождением организмом жизненного цикла» [16]. Поэтому эти важнейшие понятия неразрывны и, конечно, должны рассматриваться совместно, особенно при характеристике продуктивности агроценозов. Лишь для удобства изучения в данном случае необходимо несколько упрощенно, чисто физически рассматривать рост растений как возрастание массы и линейных размеров (объема) отдельных частей растений, всего растения и агроценоза в целом, происходящее вследствие увеличения числа и размеров клеток и неклеточных образований, а развитие – как процесс тесно связанных с ростом качественных изменений (дифференциация тканей, органов, прорастание семян, созревание и пр.), происходящих в течение жизни растения, в процессе онтогенеза. В агрономической науке рост и развитие сельскохозяйственных посевов рассматривается как процесс значительно более сложный, многофакторный, регулирование которого должно быть очень точным и во времени и в пространстве.

Рассмотрим эти процессы с момента, когда семя попадает в почву. Сначала происходит передвижение почвенной влаги за счет градиента давления воды, в основном за счет осмотической составляющей, т.е. за счет более высокой концентрации веществ в семени; затем в процесс могут включаться и составляющая набухания (набухание белков), и капиллярно-сорбционная – так вода поступает в семя. Безусловно, давление почвенной влаги и соответственно влажность почвы должны быть достаточно высокими, не ниже некоторого критического уровня. Только тогда возникнет перепад давлений влаги между почвой и семенем, вода начнет поступать внутрь семени, где начнутся процессы метаболизма, гидролиз запасных веществ и производство новых. Для этого в работу должны включиться ферменты, интенсивность действия которых зависит от температуры. Поэтому в это время большое влияние на процесс поступления почвенной влаги в семя

оказывает именно температура: с ее повышением (до определенного предела) увеличивается интенсивность поглощения воды, гидролиз углеводов и белков, их дыхание. Для характеристики внешних условий в агрофизике обычно используют понятия критической предпосевной влажности и «критической» (кардинальной) температуры почвы на глубине заделки семян. Если предпосевная влажность – это величина, близкая к НВ и слабо изменяющаяся в зависимости от вида растений, то кардинальная температура очень сильно изменяется в зависимости от вида растения (табл. 6).

Таблица 6

*«Критические» температуры прорастания семян
и появления всходов (по А.М. Шульгину, 1972)*

Культура	Прорастание семян	Появление всходов
Конопля, горчица, клевер, люцерна	0 – 1	2 – 3
Рожь, пшеница, ячмень, озимая рожь, горох, чечевица, чина	1 – 2	2 – 3
Лен, гречиха, люпин, нут, свекла	3 – 4	6 – 7
Подсолнечник, перилла, картофель	5 – 6	8 – 10
Кукуруза, просо, суданская трава, соя	8 – 10	10 – 11
Фасоль, сорго, клещевина	10 – 12	12 – 13
Хлопчатник, арахис, кунжут, рис	12 – 14	14 – 15

Достигнув определенного уровня влажности, семя начинает все более интенсивно дышать, начинается образование зародыша, выделяются его осевые органы. Дыхание резко возрастает, теперь оно уже мало зависит от влажности. Образуется проросток. Оказывается, что количество воды, необходимое для прорастания семени, различно у разных видов растений. Так, семена бобовых, богатые белками, поглощают значительно больше влаги, чем семена злаковых растений. Много воды требуют для прорастания семена льна и сахарной свеклы.

Итак, зародыш семени стал проростком. Появились coleoptile и зародышевые корни. Из coleoptile, т.е. трубочки, охватывающей первый лист, будут развиваться в будущем стебель и листья. Интенсивно растут зародышевые корни. И, наконец, проросток достигает поверхности почвы, появляется росток. Начинается фаза всходов. Первый лист выходит через верхушку coleoptile, поле начинает зеленеть. Этот момент очень важен – растение переходит на автотроф-

ное питание, начинается процесс фотосинтеза, идет интенсивный рост: наращивается биомасса, формируются вегетативные, а впоследствии и репродуктивные органы.

Для зеленого растения, у которого фотосинтетический аппарат формирует запасы (резервы) сложных органических веществ (в основном углеводов, а именно крахмала и глюкозы, иногда белков), начинается новый этап роста. Теперь рост растения состоит прежде всего в формировании структурных веществ из запасов – клетчатки для клеточных стенок, клеточных мембран, ферментов и пр. Эти структурные составляющие растения являются его долговременными «кирпичиками», которые не станут вновь субстратом для роста или дыхания поддержания. Поэтому можно определить рост как формирование структурного вещества растений (клетчатки, мембран, белков, ферментов) из запасов ассимилянтов фотосинтетического процесса. А общая сухая биомасса растений в каждый момент времени состоит из созданного структурного вещества и существующих на данный момент резервов.

5.2. Основные параметры роста и развития

В целом весьма упрощенно общий прирост биомассы (ΔM) агроценоза можно определить как разность между суммарным фотосинтезом и затратами на дыхание:

$$\frac{\Delta M}{\Delta t} = \Phi - R,$$

где ΔM – увеличение биомассы за время t ; Φ – фотосинтез; R – дыхание.

Увеличение биомассы во времени нередко функционально связывают с процессами фотосинтеза и дыхания, что позволяет формировать динамические модели роста. В частности, используют общую запись уравнения роста в виде

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

где ε – коэффициент перехода от массы, усвоенного CO_2 к сухой биомассе; $\bar{\Phi}$ – суммарный фотосинтез растения; \bar{R} – суммарное дыхание. Коэффициент ε может иметь строго определенные значения. Если рассматривать в виде первичных продуктов фотосинтеза углеводы, то

ε в этом случае будет составлять величину 0,67 (г сухой массы/г CO_2). В каждом конкретном случае следовало найти величину ε как характеристику перехода от фотосинтеза и дыхания к сухой биомассе. Этот подход – динамический, рассматривающий динамику формирования биомассы, изменение биомассы как формирующуюся в каждый момент времени разность между фотосинтезом и дыханием.

Наряду с динамическими моделями используют, как известно, и балансовые. Для описания ростовых процессов одна из таких моделей предложена Ивановым [17]:

$$M - m = fPt - \alpha P_1 t_1,$$

где M – сухая биомасса всего растения за конкретный период; m – масса опавших частей растений; f – интенсивность фотосинтеза; P – рабочая поверхность, или масса; t – время, в течение которого происходил фотосинтез; α – интенсивность дыхания; P_1 – дышащая масса, t_1 – время дыхания.

По сути уравнение Иванова также связывает процесс роста с разностью, с балансом процессов фотосинтеза и дыхания. Но в нем подчеркивается еще и значение рабочей фотосинтезирующей поверхности и продолжительности ее функционирования, т.е. отмечается роль листовой поверхности и длительности светового периода для формирования биомассы растений.

Кроме того, как уже говорилось в гл. 1, в большинстве современных подходов фитомасса представляется в виде двух составляющих – структурной и запасной (резервной). Запасы образуются в виде углеводов, а структурная биомасса – это разделенные ткани растений в виде клетчатки, белков и пр., которые, единожды образовавшись, практически не изменяются в течение всего онтогенеза растений. Поэтому для биомассы растений более строго можно было бы написать: $M = M_c + V(C, N)$, где M – общий вес фитомассы; M_c – вес структурной составляющей биомассы; V – объем ткани или целого органа, в котором концентрации углеводов и азота составляют C и N .

Итак, основным параметром роста выступает прирост биомассы. Он в значительной мере определяется площадью ассимилирующей листовой поверхности, которая в свою очередь определяет и эффективность использования ФАР и результирующий фотосинтез. Именно поэтому в процессе роста важно знать, как распределяются ассимилянты между органами. Обычно в начальный период после появления

ростков основные ассимилянты идут на постройку листьев, увеличение площади листового аппарата. Затем, по мере старения, перераспределение запасенных и новых ассимилянтов изменяется. Они в большей степени расходуются на прирост репродуктивных органов. Поэтому при количественном описании процессов роста необходимо знать функции распределения ассимилянтов между органами. Эти функции специфичны для каждого растения. А аргументом, который определяет эти функции распределения, должен быть опять-таки некий физический фактор среды, при достижении критического значения которого функция распределения меняется. Такой физический параметр, связанный непосредственно с фазами развития и ростом, – это сумма эффективных температур. Так, при достижении некоторой суммы температур рост корней уменьшается, а рост листьев увеличивается. При дальнейшем увеличении этой суммы наступит фаза развития, когда ассимилянты будут поступать в основном в репродуктивные органы, в колосья зерновых, в клубни корнеплодов и т.д. Это общий подход к описанию процесса развития в онтогенезе.

Однако существует ряд приспособительных реакций растений на изменение условий произрастания. Эти реакции можно сформулировать в одном общем правиле: «При недостатке того или иного субстрата для роста развиваются преимущественно те органы, которые могут обеспечить его дополнительный приток». Примеров, подтверждающих это правило, можно привести много. Они все получены в простых экспериментах. Например, срезание части листьев растений приводило к недостатку углеводов, который тут же компенсировался увеличением поверхности листьев и увеличением фотосинтеза. Если же искусственно провоцировали недостаток азота в растениях, преимущественно росли корни. И недостаток азота компенсировался увеличением его доставки через разросшиеся корни из почвы. Поэтому для роста важны не абсолютные количества углеводов и азота, а их сбалансированность, точнее, сбалансированность двух потоков – потока углеводов, идущего от листовой поверхности по всему растению, – потока «вниз», и потока «верх» – потока воды и минеральных веществ из почвы, через корни в листья. Этот упрощенный подход к обеспечению процесса роста и позволяет его схематизировать и формализовать.

5.3. Параметры роста

Чуть раньше было отмечено, что основными параметрами роста растений будут общая фитомасса M и общий (или абсолютный) прирост биомассы ΔM . Можно также использовать и относительный прирост ($\Delta M/M$), а также абсолютную ($\frac{\Delta M}{\Delta t}$) и относительную ($\frac{\Delta M}{M \cdot \Delta t}$) скорости роста. Эти показатели являются наиболее общими и наиболее часто употребляемыми. Они указывают на общее состояние растений, увеличение их продуктивности. Но вот об эффективности работы фотосинтезирующего аппарата растения эти классические показатели мало что говорят. Поэтому используют другие характеристики, прежде всего связанные с площадью поверхности листьев A :

1. Индекс листовой поверхности (*ИЛП*) равен A/S – это отношение площади листьев к площади всего посева. Как показатель роста и развития *ИЛП* используется нечасто. Чаще его применяют в различного рода моделях для расчета транспирационного расхода посевами. Однако он может характеризовать и состояние посевов на данный момент, и, особенно, в процессе роста и развития растений. Кроме того, продуктивность растений, особенно при невысокой освещенности, зависит не от потенциальной освещенности площади листьев, а от реальной общей площади освещенных листьев. Растения при недостатке света всегда «решают» дилемму: активная фотосинтетическая площадь должна быть наибольшей, но в то же время минимальной, должна быть взаимозатененность листьев. Поэтому нередко используют другие параметры производительности листового аппарата, также основанные на использовании площади листьев A .

2. Отношение площади листьев к биомассе растений, «листовое массовое отношение» ($A_{y\partial_m}$) как отношение площади листьев к биомассе всего растения: $A_{y\partial_m} = A/M$. Этот показатель действительно характеризует фотосинтетическую работу листового аппарата, и чем он меньше, тем эффективнее работает фотосинтетический аппарат растения.

3. Удельная площадь листьев ($A_{y\partial_l}$) как отношение площади листьев к массе листового материала (M_l).

4. Удельная масса листьев ($A_{y\partial}$) как отношение массы листьев (M_l) к биомассе всего растения (M). Это отношение указывает на распределение биомассы растений и на долю листьев во всей биомассе,

что в целом характеризует кумулятивный фотосинтетический процесс.

Нетрудно заметить, что листовое массовое отношение связано с двумя другими листовыми параметрами соотношением $A_{y\partial_m} = (A_{y\partial_л}) \times (A_{y\partial})$. Так что по двум из них всегда можно вычислить третье.

И все же, наряду с параметрами, характеризующими фотосинтетическую активность листьев, требуются общие, для всего растения или посева, величины. И просто биомасса или ее прирост, и даже относительный прирост ($\Delta M/M$), не характеризуют интенсивность аккумуляции сухого вещества растений, эффективность накопления растением биомассы. Для этого используют другой показатель – интенсивность результирующего накопления (*ИРН*), или нетто-

аккумуляция: $ИРН = \frac{\Delta M}{A \cdot \Delta t}$. Этот показатель является суммарным по-

казателем эффективности накопления веществ растением и учитывает разницу двух процессов – фотосинтеза и дыхания – в величине ΔM . Он отражает баланс этих процессов накопления и расходования, – отсюда и одно из названий: «нетто-аккумуляция». Для этого показателя можно записать понятийное выражение, отражающее сущность двух процессов, формирующих накопление растительной продукции:

$ИРН = [(средняя\ дневная\ фотосинтетическая\ скорость) \times (длительность\ светового\ периода)] - [(среднесуточная\ скорость\ дыхания) \times (сутки)]$.

Сами за себя говорят и примерные величины ИРН для различных растений: травянистые растения – 30 – 70 г/(м² · неделя), сосна – 9 – 12 г/(м² · неделя), лиственница – 4 – 5 г/(м² · неделя).

Ясно, что наиболее эффективно работает накопительный аппарат у травянистых растений, значительно медленнее – у древесных пород, среди которых тоже заметны различия.

Очень важно отметить, что рассмотрение этого показателя в динамике за вегетационный период может много сказать об особенностях процесса накопления и расходования веществ растениями. На рис. 23 представлена динамика этого показателя для двух различных древесных культур. Кривая *I* – это классическая кривая изменения *ИРН* за вегетационный период, когда самое эффективное накопление веществ наблюдается в середине лета, в период наибольшей интенсивности фотосинтеза. Затем *ИРН* снижается, так как снижается и

площадь листьев, но более быстро – интенсивность фотосинтеза. Но вот кривая 2 (она характерна для некоторых видов древесных культур) имеет максимум в интенсивности накопления в конце лета – начале осени. Этот поздний максимум связан с тем, что к концу лета у многих растений начинают опадать листья, наблюдается увеличение оттока ассимилянтов в корни. Вследствие этого резко увеличивается рост подземных частей растений, возрастает общая биомасса при заметном снижении площади листьев, как следствие – увеличение *ИРН*.

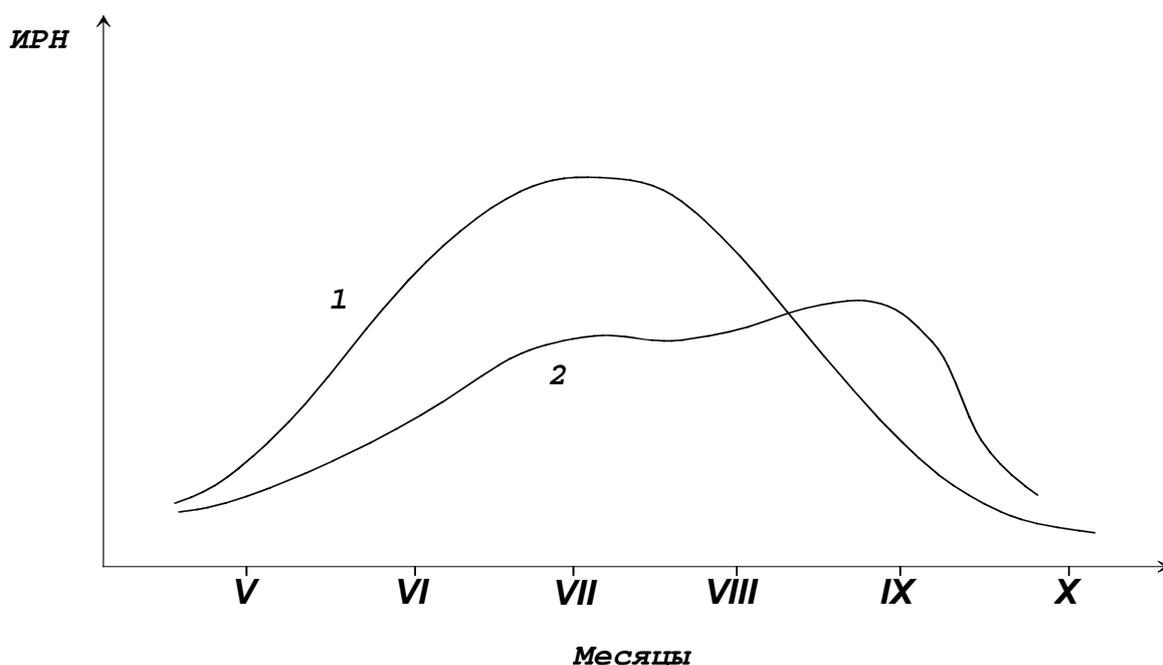


Рис. 23. Динамика индекса результирующего накопления (*ИРН*, г/(м²·неделя)) в течение вегетационного сезона для интенсивно вегетирующих растений без фазы оттока ассимилянтов в корни (1) и в случае осеннего оттока ассимилянтов в подземные органы при заметном увеличении их биомассы (2)

Для того чтобы ориентироваться в сравнительном использовании указанных параметров, уметь получать информацию из приведенных величин, рассмотрим один пример, взятый из лесоводства. В табл. 7 приведены основные показатели роста 4-летних деревьев в виде общей биомассы, прироста и относительного прироста, площади листьев и параметров, характеризующих накопительные процессы – «лиственное массовое отношение» ($A_{уд_м}$) и *ИРН*. Как видно из табл. 7, о лиственницах можно сказать следующее: лиственница Сукачева растет заметно интенсивнее, у нее уже к четвертому году биомасса выше почти в 3 раза, прежде всего, за счет большей площади листового аппарата и

заметно более высокой его эффективности. У дуба заметно ниже площадь листьев, но биомасса к 4-му году почти такая же высокая, как и у лиственницы Сукачева. Это результат заметно более высокой эффективности работы накопительного аппарата (почти в два раза выше $ИРН$ и заметно ниже $A_{уд_м}$, чем у лиственниц). При этом следует учитывать, что у дуба период аккумуляции веществ и роста фитомассы короче, чем у лиственниц. Причины указанных различий – в генетических особенностях растений, в особенностях их физиологии, которые авторы здесь не касаются.

Таблица 7

*Основные показатели роста развития
некоторых 4-летних древесных культур*

Древесные породы	Биомасса M , кг	Площадь листьев A , $см^2$	Абс. прирост ΔM , кг	Отн. прирост $\Delta M / M$, %	$ИРН$, $г/см^2 \cdot год$	$A_{уд_м}$, $см^2/кг$
Лиственница сибирская	15	1770	9,5	62	5,37	118
Лиственница Сукачева	45,8	3407	28	60	8,22	74,4
Дуб	43	810	14	50	17,3	18,8

Таким образом, самыми общими показателями роста являются биомасса, прирост, скорость роста и относительная скорость роста, которые характеризуют результирующий процесс накопления веществ в растении. Показатели с участием площади листового аппарата определяются как биомассой растений, ее приростом, так и фотосинтетической сущностью этих процессов, – параметрами с участием площади листового аппарата: листовым массовым отношением ($A_{уд_м}$), удельной площадью листьев ($A_{уд_л}$) и удельной массой листьев ($A_{уд}$), а также самым важным параметром – нетто-аккумуляцией, или индексом результирующего накопления. И для относительной скорости роста можно записать следующее соотношение:

(относительная скорость роста, $\frac{\Delta M}{M \cdot \Delta t}$) = (индекс результирующего накопления, $ИРН$) \times (листовое массовое отношение, $A_{уд_м}$) или (относительная скорость роста, $\frac{\Delta M}{M \cdot \Delta t}$) = (индекс результирующего накопления, $ИРН$) \times (удельная площадь листьев, $A_{уд_л}$) \times (удельная масса листьев, $A_{уд}$).

Оценивая рост и развитие, не стоит забывать и такие параметры, как КПД фитоценозов и коэффициент использования фотосинтетически активной радиации $KI_{\Phi AP}$. Эти параметры хорошо отражают эффективность фотосинтеза и экономичность дыхания самих растений, характеризуют эффективность использования растениями поверхности земли. Поэтому их использование наряду с перечисленными выше параметрами позволяет всесторонне охарактеризовать эффективность ростовых процессов.

5.4. Влияние физических факторов на рост растений

Зная, что рост – это разность между процессом фотосинтеза и дыханием, а также зная о воздействии физических факторов на составляющие процесса роста, можно было бы предположить влияние тех или иных факторов на конечный рост растений. Действительно, вспомним, что фотосинтез следующим образом изменяется под действием:

- солнечной энергии – увеличивается по логарифмическому (или логистическому) закону, где основными параметрами являются предельное насыщение (стабильный максимум фотосинтеза) и угол наклона кривой на начальном участке (чувствительность) для обычных условий освещения;
- температуры, влажности почвы – следует куполообразной (параболической) кривой, на которой имеется оптимальный диапазон, оптимум влажности и температуры;
- минеральных биофильных макроэлементов (N, P, K) – также следует основной биологической куполообразной кривой.

В целом закономерности аналогичного вида свойственны и процессу дыхания. Диапазоны оптимума, углы наклона кривых, конечно, отличны. Но эти закономерности остаются. Остается и общий принцип, близкий к «закону минимума»: в данных условиях уровень роста (продуктивности агроценоза, урожая) определяет фактор, находящийся дальше всего от своего оптимума. (Не забудем, впрочем, и о компенсирующем воздействии других факторов, находящихся не в диапазоне своего оптимума). Поэтому нередко относительную обеспеченность роста растения основными факторами окружающей среды можно представить в виде ряда реальных динамических кривых известных факторов. А реальные реализуемые условия для роста и раз-

вития – это будет область, ограниченная наиболее удаленными от оптимума значениями факторов. Такой подход авторы уже использовали при комплексной оценке агрофизических условий, когда в поле диаграммы наносили реальные условия и критические значения физических свойств – влажность завядания, предельное сопротивление пенетрации, критическое воздухосодержание и пр. Так и в случае роста можно представить условия практически реализуемых условий роста растений в период их развития. Такой пример приведен на рис. 24. Сплошными линиями на этой диаграмме представлены некоторые динамики реальных условий (на основе ценоза в Сахаре, по К.Т. де Виту, 1986). Заштрихованная на диаграмме область – это зона фактически реализуемых условий роста. Все значения, находящиеся выше заштрихованной области и находящиеся под кривыми оптимумов, – это условия потенциального роста.

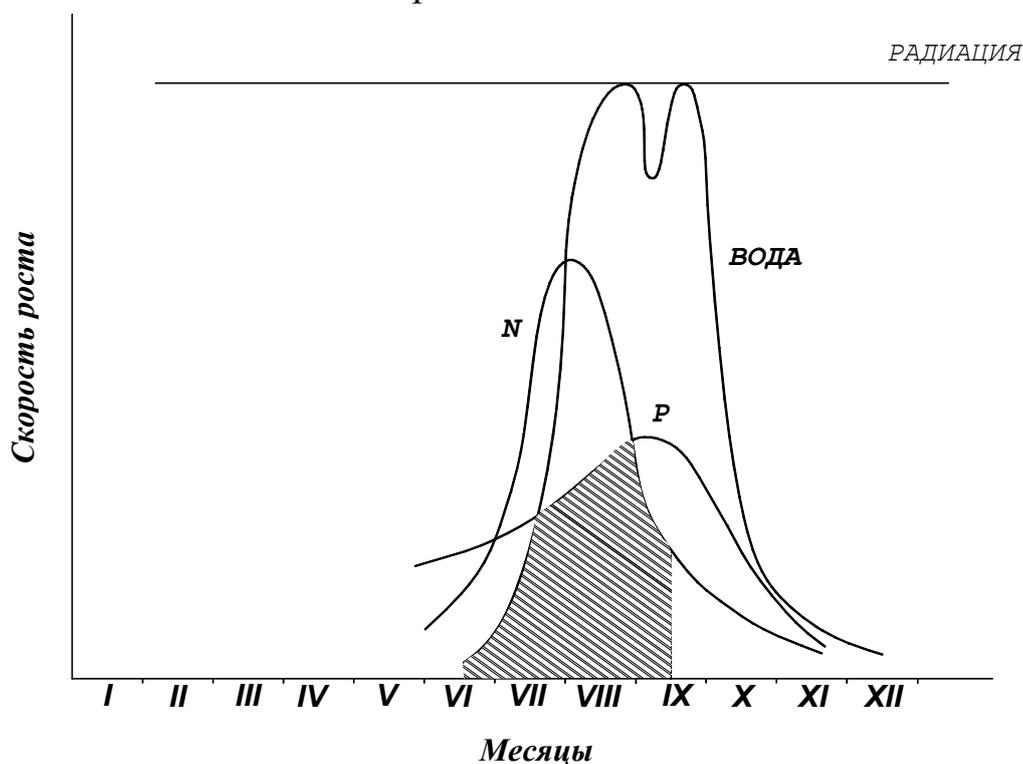


Рис. 24. Рост растений при относительной обеспеченности основными факторами окружающей среды в процессе вегетации (по К.Т. де Виту, 1986)

Из рис. 24 видно, что недостаток влаги ограничивает в наибольшей степени максимальный рост после прорастания (в мае – июне) растений, в конце июня – в июле, прежде всего, сказывается недостаток азота, а в августе – фосфора. В эти периоды воздействую-

щие факторы находились дальше всего от своего оптимума и поэтому сильнее всего определяли скорость роста. Результат – это лишь небольшая заштрихованная область реализованных возможностей агрофизических и агрохимических факторов, а потенциальные возможности – весьма велики: прежде всего – реализация условий температурных и влажностных оптимумов в начале вегетационного сезона; увеличение условий минерального питания в фазу интенсивного фотосинтеза и формирования генеративных органов. Полная реализация потенциальных возможностей среды – это основная задача научного агрофизического подхода к управлению агроценозами. Она основана, прежде всего, на знании оптимумов факторов в естественных условиях для районированных культур и на создании потенциально оптимальных условий окружающей среды в контролируемых условиях (в теплицах, оранжереях и пр.).

Однако приведенные кривые и зависимости роста получены для отдельного растения. Какие параметры растений надо использовать для суммарного фотосинтеза агроценоза? В этом случае лучшим параметром является индекс листовой поверхности (ИЛП) – отношение

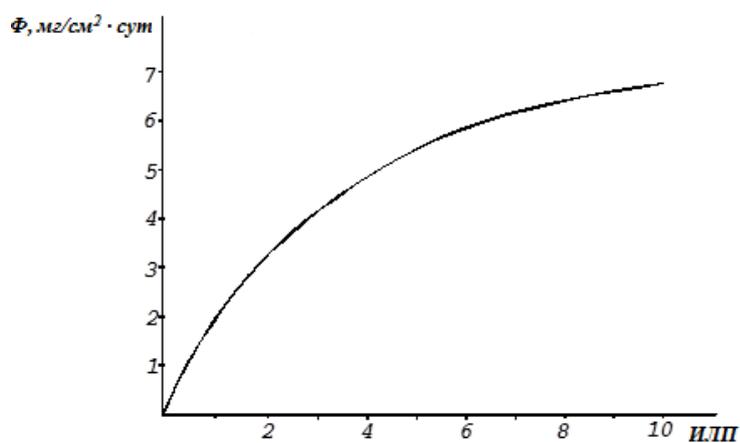


Рис. 25. Зависимость суммарного фотосинтеза (Φ) агроценоза от его ИЛП (по О.Д. Сиротенко, 1981)

площади листовой поверхности к поверхности посева. Зависимость суммарного фотосинтеза агроценоза от его листового индекса представлена на рис. 25.

Говоря о температурных оптимумах роста и развития, следует отметить, что эти зависимости могут иметь некоторые специфические осо-

бенности в сравнении с традиционными, приведенными для процессов фотосинтеза и дыхания. Действительно, практически каждому ферменту, участвующему в том или ином процессе, свойственна своя температурная кривая, свой Q_{10} , свой оптимум воздействия. Вполне понятно, что ростовые процессы в онтогенезе могут отличаться, если внешние условия изменяются. Например, характерные ростовые кри-

вые могут иметь различный вид при различном сочетании световых условий, «дневных» и «ночных» процессов. Например, на рис. 26 приведены температурные кривые синтеза крахмала в клубнях картофеля сорта Лорх при изменении температуры в дневных и ночных условиях.

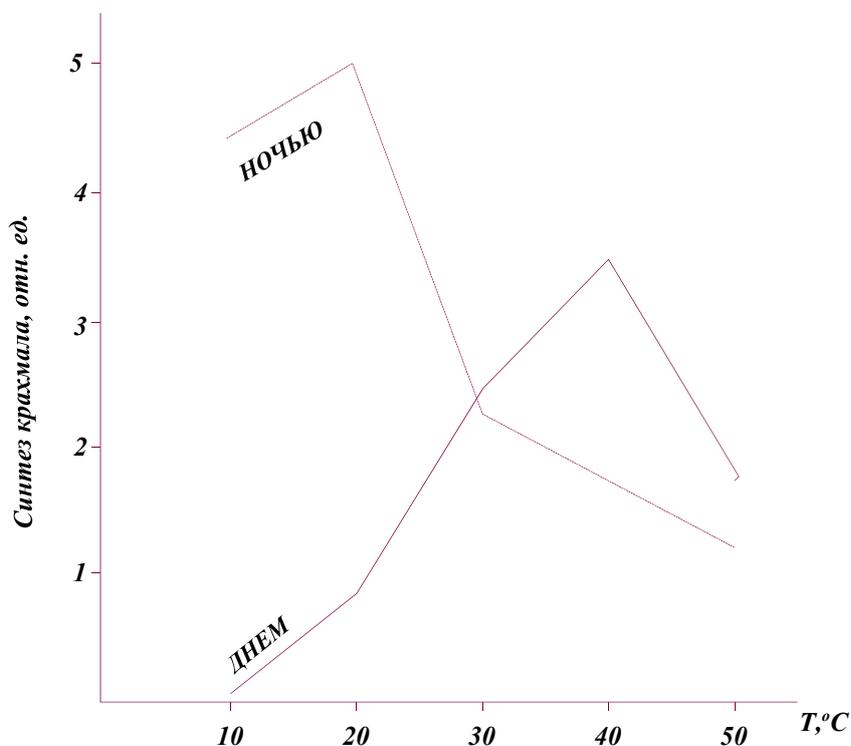


Рис. 26. «Дневные» и «ночные» температурные кривые синтеза крахмала в клубнях картофеля (по Б.А. Рубину, 1959)

Удивителен факт, отраженный на рис. 26. Если растения выращиваются преимущественно в отсутствии света (ночью), то необходимы более низкие температуры для достижения максимального накопления крахмала в клубнях.

А если доминируют хорошие световые условия (рост днем), то, напротив, температура воздуха должна быть повыше. Б.А. Рубин объяснял эти на первый взгляд парадоксальные факты тем, что процессы в листьях днем и ночью весьма специфичны, в них участвуют группы многочисленных ферментов, имеющие свой ритм «работы». Поэтому так и сложилось в ходе эволюции, что в «дневных» условиях, с их повышенными температурами, эти ферментные растения «приспособились» к высоким температурам, они для них более эффективны. А вот

«ночные» процессы, протекающие, как правило, при пониженных температурах, имеют максимум в области более низких температур. Это указывает на то, что каждое растение имеет свой специфический ритм физиологических процессов, этот ритм является достаточно устойчивым признаком, сложившимся в процессе эволюции данного вида, в процессе филогенеза.

Какое это имеет практическое агрофизическое значение? Дело в том, что следует знать и учитывать приспособленность данного вида к определенному сочетанию внешних условий, причем не только всего растения, но и отдельных его частей, особенно надземной и подземной.

5.5. Соотношение корневой и надземной биомассы

Когда рассматривают взаимосвязь между ростом отдельных частей растений, говорят о коррелятивном росте. *Коррелятивный рост* – взаимозависимость роста разных органов растений. Наиболее важным в коррелятивном росте является соотношение двух главных органов питания растений: корней (минеральное и водное питание) и листьев (воздушное питание и фотосинтез). Не следует забывать, что в основе механизмов коррелятивного роста лежат фитогормональные взаимодействия. В рамках изучения агрофизики остановимся на общих закономерностях формирования потоков веществ и функциональных зависимостях этих потоков от внешних физических факторов.

Закон коррелятивного роста: каждый орган (часть) растения соответствует (коррелирует) другим органам по строению, функциям, росту и развитию.

Закон коррелятивного роста позволяет по соотношению органов предположить условия роста и развития растений.

Нам уже известен общий принцип взаимофункционирования надземной и подземной частей растений: корни снабжают надземную биомассу питательными веществами и, прежде всего, минеральными веществами, а надземные органы «обслуживают» корни ассимилянтами, необходимыми для роста корней. Поэтому можно рассматривать корни как гетеротрофные образования, использующие для своего функционирования готовые органические продукты, которыми корни снабжают листья. А вот листовой аппарат – пример автотрофного ти-

па питания, при котором используются минеральные вещества, а из них формируются углеводы, белки и пр. (фотосинтез). В соответствии с этим принципом будет складываться и соотношение «побег/корень». В течение вегетационного периода соотношение абсолютных скоростей роста побегов и корней схематически представлено на рис. 27. В начале вегетационного периода быстрее растут корни, осваивая почвенное пространство, в этот момент главное для растения – добыть больше питательных веществ. Но через некоторое время, почти в тот самый момент, когда абсолютная скорость роста достигает максимума, т.е. достигается максимум и в поступлении в побег питательных элементов, начинает интенсивно расти побег. Корни же снижают скорость роста. Для зерновых этот момент приходится на стадии колошения – цветения (для центральной части России – это июль). Далее скорость роста побега увеличивается, достигая максимума, а затем, уже в силу процессов онтогенеза, формирования новых органов, скорость роста побега снижается. Заканчивается вегетационный цикл развития растений.

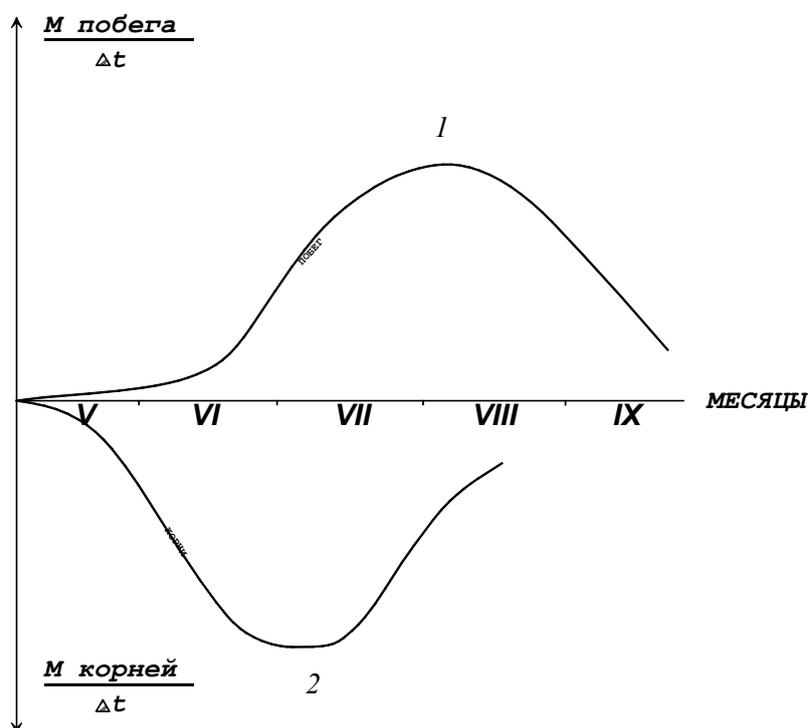


Рис. 27. Динамика абсолютной скорости роста ($\frac{\Delta M}{\Delta t}$) надземной (1) и подземной (2) биомасс

Однако далеко не всегда динамика скорости роста совпадает с указанными кривыми (см. рис. 27). Большое влияние оказывают многочисленные факторы среды. Поэтому для оценки происходящих в растении процессов и используется соотношение «побег/корень». Чем теоретически определяется это соотношение? Каков принцип?

Известны три гипотезы, объясняющие формирование соотношения «побег/корень»:

1. Гипотеза конкуренции: рост корней ограничивается продуктами фотосинтеза, а листьев – питательными веществами из корней. Эта гипотеза – естественное продолжение того общего принципа «разделения функций», различного типа питания корней (гетеротрофного) и листьев (автотрофного), о котором говорилось выше. Одно из доказательств этой гипотезы – снижение роста корней от вегетативной к репродуктивной фазе. Значит, если увеличивается соотношение «побег/корень», то корни в достатке снабжают листья питательными веществами, в листьях интенсивно идут процессы фотосинтеза, но все образующиеся ассимилянты расходуются «на месте», в побеге. Растение активно накапливает надземную биомассу, функционирует в полную силу. Если же это соотношение уменьшается, это означает, что побегу не хватает питательных веществ, функционирование фотосинтетического аппарата затруднено, часть ассимилянтов не используется на месте, а оттекает в корни. Они начинают интенсивно развиваться, осваивать новые участки почвы для потребления большего количества питательных веществ, воды. Соотношение «побег/корень» снижается. Поэтому нередко используют указанное соотношение как характеристику функционирования растений, условий его произрастания: чем ниже это соотношение, тем хуже обеспеченность растений питательными веществами и водой из почвы.

2. Гипотеза избытка углеводов: рост корней зависит, прежде всего, от избытка углеводов, которые не могут быть использованы листьями, т.е. корни находятся на «остаточном» снабжении, а основное значение в функционировании растений все же принадлежит надземной биомассе. Это гипотеза подтверждается фактом усиления роста корней при дефиците азота. Действительно, если из корней поступает мало азота, то при нормально функционирующем фотосинтетическом аппарате большого количества углеводов не образуется, нет их избытка, не возможен рост корней. Уменьшается соотношение

«побег/корень». Растению надо сократить расходы углеводов для образования их «остатков», которые и будут использоваться корнями для роста.

3. Гипотеза размера емкости: рост корней зависит от размера емкости, использующей углеводы. Это означает, что если «листовая емкость» высока, то корни не будут иметь возможности расти, все углеводы будут уходить в эту «листовую емкость», откладываясь в виде запасов и структурной биомассы. Стоит этой запасной емкости в силу некоторых причин уменьшиться, начинают расти корни, им достаются углеводы для роста и развития.

Как видно, все три гипотезы взаимно дополняют друг друга. Основная, конечно, первая, а вторая и третья гипотезы обращают внимание на то, что регулирование соотношения «побег/корень» осуществляется благодаря, прежде всего, углеводам, образующимся в качестве ассимилянтов в листовой части. Если их формируется много, имеется их избыток, то они поступают в корни; корни растут. И корни тоже могут включиться в регулирование процесса роста. Уменьшение поступления питательных элементов от них приведет к снижению образования запасов и структурной биомассы, оттоку избытка углеводов в корни, к их росту.

Как и все гипотезы и теории, указанные тоже должны обладать предсказательной силой, т.е. предсказывать поведение растений в случае тех или иных воздействий. Например, что будет происходить, если мы искусственно подрежем корни. Это можно сделать, протаскивая параллельно поверхности на определенной глубине тонкую прочную проволоку, которая внутри почвы отсечет часть корней. Если при этом почва плодородная, питательных веществ в достатке, листовой части растений достаточно питательных веществ и от оставшихся корней, то подрезка корней будет стимулировать интенсивное накопление углеводов в растении, увеличение его структурной биомассы и запасов. По-видимому, если это сделать на стадии начала роста побега, когда уже сформировалась подземная биомасса, это приведет к стимуляции роста побега. И, напротив, на бедных, не удобренных почвах, в периоды водного дефицита, тогда, когда развитие надземной биомассы лимитируется количеством поступающих из корней веществ, подрезка корней приведет к стремительному снижению роста надземной биомассы.

Отметим также, что затенение снижает отношение «побег/корень», однако в значительно меньшей степени, чем засуха или недостаток питательных элементов. И это вполне понятно: недостаток света приводит к снижению производства продуктов фотосинтеза, они все в меньшей степени оттекают в корень, резко сокращается отток их вниз. В данном случае корни снабжаются по остаточному принципу. А вот в случае недостатка питательных элементов или воды, которые доставляются корнями, остаточный принцип для корней невыгоден; надо, все же, чтобы корни росли, т.е. «искали» воду и питательные вещества. Конечно, такое «антропоцентристское» объяснение не слишком строго, но позволяет усвоить принципы регулирования роста побегов и корней.

Все указанные экспериментальные факты были отмечены неоднократно, что убеждает в правильности приведенных гипотез, основное положение которых можно сформулировать так: если

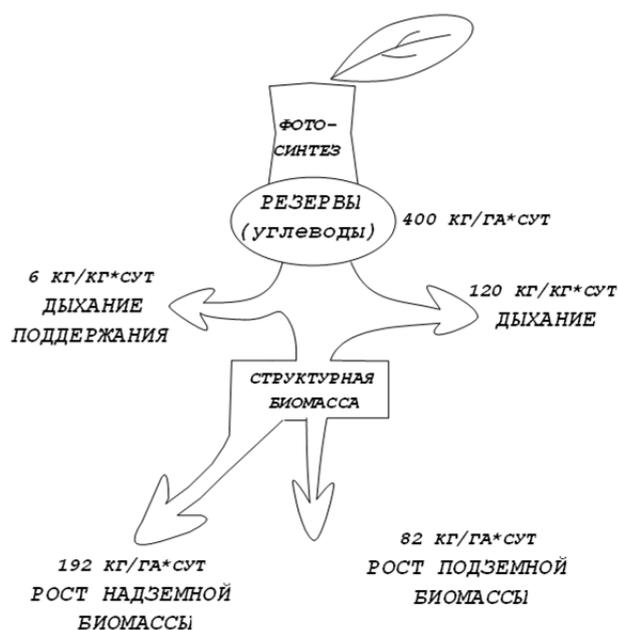


Рис. 28. Схема распределения продуктов фотосинтеза на процессы дыхания и создание структурной биомассы

рассматривать распределение формирующихся в результате фотосинтеза резервов в виде прежде всего углеводов, то, как известно, часть их расходуется на дыхание поддержания и дыхание. Основная часть углеводов формирует структурную биомассу (клетчатку). Эта структурная биомасса неодинаково распределяется между надземной и подземной биомассами растений. Схематически в количественном выражении все эти процессы можно представить на следующей схеме (рис. 28).

Как видно из приведенной схемы, основная часть формирующихся резервов тратится на дыхание, которое связано с ростом (на схеме «Дыхание»). И «Структурная биомасса» в оптимальных условиях внешней среды неодинаково расходуется на рост надземной и подземной биомасс. «Рост подземной биомассы» формирует лишь примерно третью или даже меньшую часть «Структурной биомассы». Но это соотношение, как известно,

может заметно изменяться в зависимости от факторов внешней среды (обеспеченности влагой, теплом и пр.).

5.6. Влияние на рост корней внешних условий

Перед рассмотрением влияющих на рост корней факторов, конечно, следует напомнить, что различные виды растений нередко довольно сильно различаются по реакции на то или иное воздействие. Тем более что селекция приводит к устойчивым видам в зависимости от токсичности влияющих факторов. Здесь указаны общие моменты таких воздействий на рост и развитие корней растений.

5.6.1. Влияние физических свойств почвы

При изучении влияния физических свойств почвы показательны опыты Петерсона и Барбера [9]. В их опытах сравнивался рост корней сои, которая выращивалась в песке и питательном водном растворе. Естественно, в песке циркулировал раствор того же состава. Поэтому на рост корней, на их физиологию оказывал влияние лишь песок, прежде всего, за счет жесткой непластичной укладки, которая труднопроницаема для корней. В результате опыта оказалось, что, несмотря на то, что общая длина корней в вариантах опыта была близкой, но корни сои в песке имели больший диаметр, чем корни растений, выращиваемых в растворе. В песке диаметр корней составил в среднем 0,49 мм, а в растворе – 0,34 мм. Причем увеличение диаметра корней в песке происходило за счет разрастания клеток коры корня, их утолщения, они увеличивались в диаметре, но становились короче. Все это указывало на то, что в процессе роста корни в песке испытывают сопротивление. Это именно то сопротивление, которое количественно удастся измерять в виде сопротивления пенетрации. Причем скорость роста экспоненциально убывала при увеличении сопротивления пенетрации. Это удалось показать в оригинальных опытах, когда растения выращивали в сосудах, заполненных маленькими стеклянными шариками. На поверхностные слои стеклянных шариков оказывали давление, которое передавалось на весь жесткий каркас из стеклянных шариков в сосуде. Это внешнее давление было аналогично сопротивлению пенетрации. В контроле внешнего давления не оказывали, а в опыте его изменяли от 0 до 1 атм. Оказалось, что увеличение внешнего давления на 0,5 атм снижает скорость роста корней в 4 (!) раза, а приближение внешнего давления к 1 атм приводило практически к полному прекращению роста корней, но в песчаной гомогенной, непластичной и при близкой к насыщенности раствором среде.

Становится совершенно очевидным, что сопротивление пенетрации является основным почвенным фактором, определяющим скорость роста корней. Отметим также, что с уменьшением влажности сопротивление пенетрации, как правило, в большинстве почв увеличивается. Следовательно, и иссушение воздействует на рост корней не только как снижение тургора клеток, но и за счет увеличения сопротивления пенетрации среды, в которой растет корень. Эти совместные факторы Петерсон и Барбер исследовали в специальных опытах с гомогенной просеянной почвой, в которых на примере растений овса также исследовали эффект увеличения сопротивления пенетрации на рост корней. Рост корней практически полностью прекращался при сопротивлении пенетрации около 6 – 8 атм. Эта величина давления соответствует давлению, развиваемому в кортикальных клетках корня. Поэтому, для того чтобы корни проникали в почву, им необходимо развить давление большее, чем давление, оказываемое в виде сопротивления почвы проникновению. Лишь в этом случае возможен рост корней. И рис. 29 подтверждает это положение. Резкое снижение длины корней наблюдается при величинах сопротивления пенетрации около 3 атм.

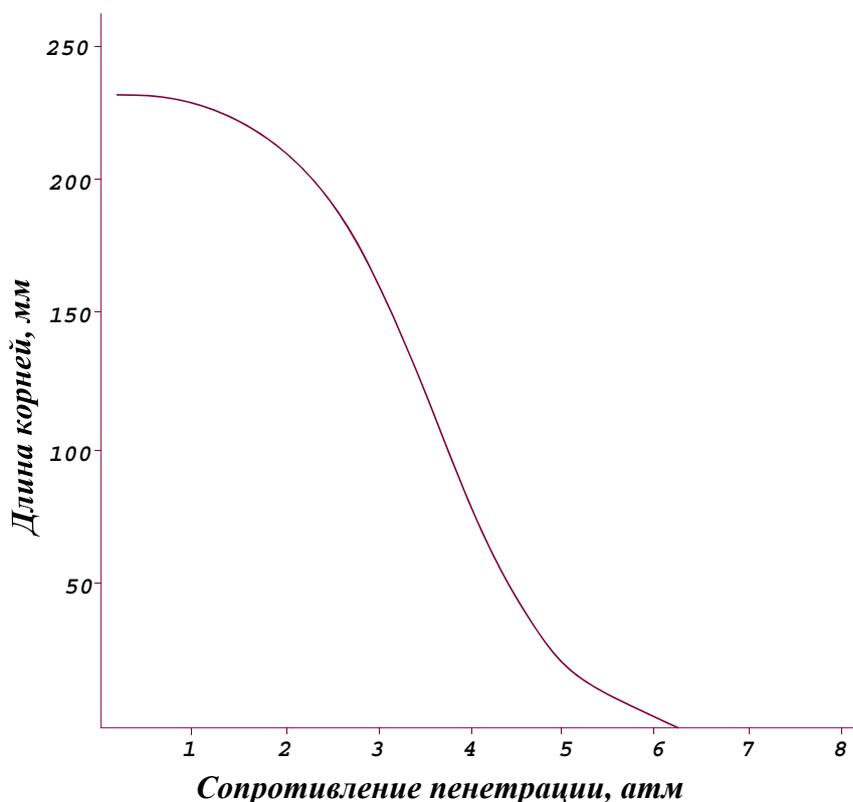


Рис. 29. Влияние сопротивления пенетрации P , атм, на длину корней овса, мм. По данным Барлей, Barley, 1962 (цит. по Pearson, 1981)

Кажется парадоксальным, что общепринятой величиной сопротивления пенетрации почвы является значение 3 МПа (что составляет около 30 атм), т.е. почти на порядок выше, чем получается в специальных экспериментах Барлей (1962). Не следует забывать, что реальная почва – это агрегированная система со множеством межагрегатных трещин, более рыхлых межагрегатных зон, через которые корни могут развиваться более свободно. Поэтому данные Барлей, полученные на гомогенных почвенных смесях, мало отражают количественно природную почвенную ситуацию, когда рост корней практически прекращается лишь при 30 атм, а достигает половины нормальных значений – при 15 атм. Зависимость проникновения корней от сопротивления реальной почвы близка к линейной, однако может заметно изменяться для различных по своим структурно-агрегатным показателям почв.

5.6.2. Температура почвы

Влияние температуры почвы тоже изучали в специальных опытах, когда надземная часть растений постоянно находилась при температуре 25 °С. А вот сами вегетационные сосуды с почвой и подземной частью растений находились в различных температурных условиях: для разных вариантов опыта температура подземной части варьировалась от +12 до +35 °С. В результате опыта оказалось, что максимум отношения «побег/корень» наблюдается при температуре около +29 °С, а при температурах ниже оптимума это соотношение заметно снижается. Получается, что при более низких температурах корневая система растет интенсивнее, что хорошо объясняет приведенная выше гипотеза регулирования соотношения «побег/корень»: при низких температурах корни доставляют в надземную часть меньшее количество питательных веществ, так как снижается их подвижность и доступность в почве. Это вызывает дополнительный поток образованных, но неизрасходованных ассимилянтов из листьев в корни, что и обуславливает их дополнительный рост. На рис. 30 изменение отношения «побег/корень» как раз и указывает на то, что по мере роста температур от +15 до +29 °С надземная часть растет все интенсивнее.

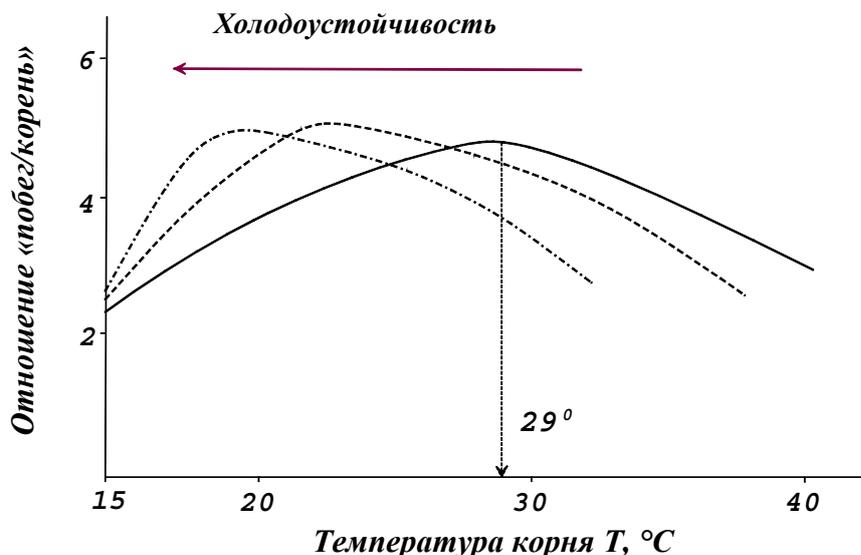


Рис. 30. Зависимость отношения «побег/корень» от температуры почвы. Пунктирными линиями обозначены более адаптированные к холоду виды (по Барбер, 1988)

При температуре 29 °С отношение «побег/корень» достигает максимума, а при дальнейшем повышении температуры почвы уже сказывается угнетающее действие повышенных температур на корни, что опять-таки должно приводить к оттоку в них ассимилянтов, к их росту и снижению соотношения «побег/корень». На рис. 30 также хорошо видно, что для более адаптированных к холоду растений указанный максимум соотношения «побег/корень» смещается в сторону более низких температур.

5.6.3. Влияние света на рост корней

Воздействие света весьма просто предсказать, используя гипотезу о регулировании соотношения «побег/корень». Действительно, увеличение интенсивности света или длительности светового периода будет увеличивать количество продуктов фотосинтеза. Увеличится и количество ассимилянтов, которые будут иметь возможность оттекать в корни, что должно сказаться на увеличении роста корней. И опыты Трoutона (Troughton, 1991) с частичным затенением посевов действительно показали, что корни очень чувствительно реагируют на количество поступающей световой энергии. В этих опытах при затенении растений рост корней угнетался значительно сильнее, чем рост надземных органов. Так опосредованно, через формирование продуктов фотосинтеза, влияет световая энергия на рост подземной биомассы.

5.6.4. Влияние давления почвенной влаги

Вполне понятно, что влияние давления почвенной влаги сложно изучить в почвенных культурах: будет оказывать первоочередное влияние изменяющееся с изменением давления влаги сопротивление пенетрации. Поэтому экспериментально это влияние изучали в водных культурах, когда добавлением полиэтиленгликоля достигали разного осмотического давления в растворах. Тем самым моделировалось влияние полного давления влаги на рост корней. Область изменения давления влаги – от $-0,4$ до -8 атм. В результате выращивания растений при этих двух значениях давления влаги оказалось, что при уменьшении давления влаги от $-0,4$ до -8 атм скорость роста побегов уменьшилась в 9,8 раз, а скорость роста корней – в 2,2 раза. Тем самым было показано, что скорость роста побегов под влиянием водного стресса снижается быстрее, чем скорость роста корней. Или, иначе говоря, ухудшение водного питания ведет к снижению соотношения «побег/корень», поэтому, как и указывалось выше, нередко используют снижение показателя «побег/корень» как свидетельство того, что растение находилось в неудовлетворительных по водному питанию условиях.

5.6.5. Влияние удобрений

Ранее уже указывалось, что дефицит азота стимулирует рост корней, что также объясняется с точки зрения гипотезы об оттоке избытка ассимилянтов в корни при недостатке питательных элементов, поступающих из корней в листья.

Отметим также, что корни очень активно реагируют и на внесение фосфорных удобрений. Это было доказано в опыте. В вегетационных сосудах выращивались растения. Варианты опыта включали: без внесения фосфора (контроль), внесение фосфора в одном локальном участке почвы, в двух участках, трех и т.д., т.е. варьировали количество пятен фосфора внутри почвы, а затем учитывали долю корней, которые контактируют с пятнами фосфора, в отношении к общей длине корней. Если бы у корней не было «предрасположенности», особого отношения к фосфору, то с увеличением доли фосфора линейно увеличивалась бы и доля корней, контактирующих с фосфорными пятнами. А в результате опыта было показано, что эта связь нелинейная: доля корней контактирующих с пятнами фосфора, растет

значительно быстрее простого линейного закона, т.е. фосфор определенно стимулирует рост корней, в особенности в случае его локального внесения, когда явно выражен корневой тропизм в отношении зон почвы с увеличенной концентрацией фосфора.

5.6.6. Влияние аэрации

Значение аэрации для роста и развития корней вполне очевидно. Корень является активной частью растения: корни «дышат», так как корням для активного поглощения веществ необходима энергия. Для дыхания же необходим кислород. Следовательно, содержание кислорода в почвенном воздухе, которое обычно коррелирует с воздухо-содержанием, будет существенным образом влиять на рост корней. Экспериментальные исследования показывают, что рост корней существенно замедляется при снижении содержания кислорода в почвенном воздухе менее 15 объемных процентов. Вспомним, что в атмосферном воздухе концентрации кислорода и углекислого газа составляют (примерно) 21 и 0,03 %. В почвенном же, за счет дыхания корней, за счет химических процессов преобразования карбонатов, содержание CO_2 увеличивается даже в поверхностных слоях до 1,3 %. В более глубоких слоях почвы из-за физического «стекания» более тяжелого в сравнении с кислородом углекислого газа концентрация CO_2 может значительно повышаться (до 10 %). Вполне понятно, что если воздухоносная порозность почвы снижается (например, вследствие затопления, подъема грунтовых вод, верховодки и др.), то и содержание CO_2 в этом ограниченном объеме воздухоносного порового пространства будет повышаться (корни-то все равно дышат и выделяют CO_2 ; сумма же содержаний O_2 и CO_2 достаточно стабильна и близка к 21 %). И при достижении концентрации CO_2 около 15 % корни резко снижают свой рост. Поэтому так важны процессы аэрации в почвенной толще, ликвидация периодов затопления, при которых снижается заполненное воздухом поровое пространство почвы (снижается воздухо-содержание).

Следует отметить лишь то, что различные растения по-разному реагируют на недостаток аэрации, на длительность периодов анаэробно-биоза и на повышение концентрации CO_2 . Некоторые из них (например, рис) имеют специализированные клетки, формирующие ткань, – аэренхиму, сохраняющую воздух и способствующую нормальному росту корней риса в период его затопления.

5.6.7. Влияние рН и некоторых токсических (для роста корней) элементов

Кислотность. Воздействие повышенной кислотности почв может проявляться как прямо – через повышение Н-ионов в тканях растений, так и косвенно, через увеличение подвижности ионов Al. На прямое воздействие указывают нечасто. Наиболее распространена гипотеза о токсичном воздействии рН через увеличение подвижности ионов Al и Mn. Однако эксперименты в водных культурах, когда варьировали лишь рН растворов, в которых выращивались растения, также указывают на воздействие ионов водорода на рост растений. Это хорошо видно из рис. 31, когда в пределах рН ниже 4,0 рост корней заметно замедлялся уже на первые сутки, а затем и вообще прекращался. Однако увеличение рН всего на 0,5 единиц и чуть выше уже приводило к заметному росту корней и практически нормализуется.

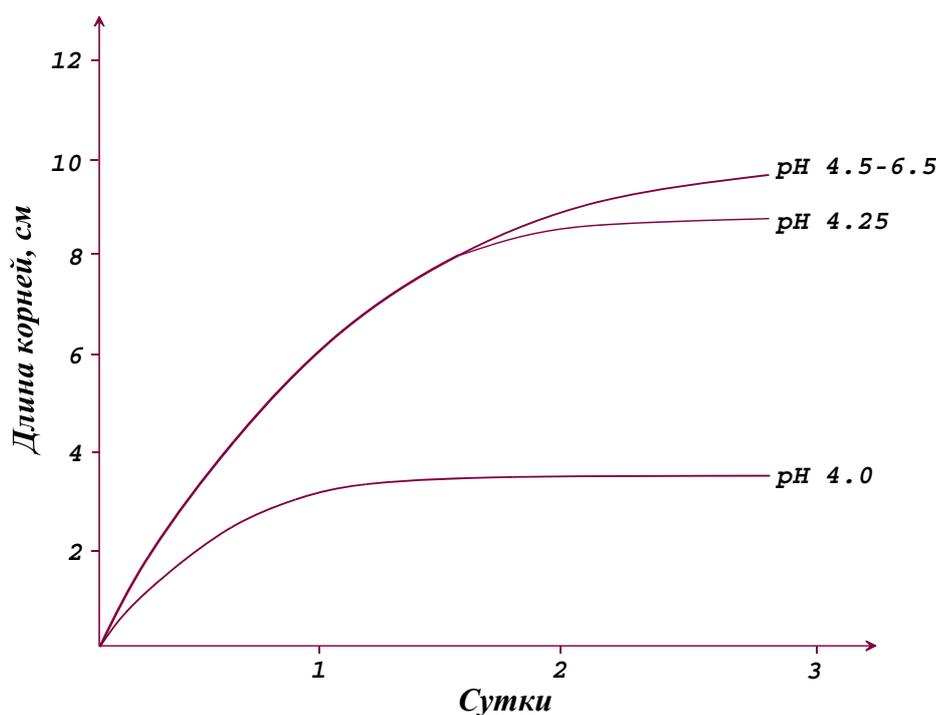


Рис. 31. Динамика роста корней растений, выращенных в водной культуре, при различных рН (по В.В. Pearson, 1981)

Но следует учитывать и то, что изменение рН связано и с токсическим воздействием ионов Al и Mn, которые появляются при понижении рН.

Алюминий. Ионы Al появляются в почвенных растворах при довольно кислых условиях, при $pH < 5,2$. Воздействие этих ионов приводит к уменьшению роста корней, потере тургоресцентности, снижению потребления воды и питательных веществ – симптомам, аналогичным действию почвенной засухи. Да и визуальные характеристики весьма похожи: побурение и завядание листьев.

Действие Al связывают с резким уменьшением потребления фосфора. Ионы Al способны образовывать сложные плохо растворимые комплексы с P. Это снижает почвенную доступность P и иммобилизует P в тканях корней растений. А как отмечено выше, именно P способствует развитию корней.

Критическая величина, при которой растения достоверно проявляют признаки устойчивого завядания, – 2 ммоль/кг почвы. И, что очень важно, токсичность ионов Al проявляется по-разному в зависимости от химического состава (ионной силы) растворов. В минерализованных растворах при снижении активности иона Al его воздействие также снижается.

Марганец. Ионы Mn еще более токсичны, чем Al. Однако условия появления ионов Mn в растворе редко возникают в почвах: необходимы низкие значения pH и восстановительные условия. Такие условия могут наблюдаться в некоторые периоды в гидроморфных почвах, в которых негативное действие на рост корней может оказывать и недостаток кислорода в почвенном воздухе, и ионы Al, и многие другие проявляющиеся в таких почвах токсичные элементы. Собственно же максимальная концентрация или критический уровень ионов Mn составляет 10 ppm.

Недостаток Ca. В случае промывных условий, при низких pH, или в некоторых специфических условиях засоления в почве может наблюдаться недостаток такого макроэлемента, как Ca. Его отсутствие проявляется не само по себе, а лишь в отношении к сумме присутствующих в почвенном растворе катионов. На рис. 32 представлена зависимость относительной длины корней от отношения Ca к сумме катионов. Если это отношение очень мало, то корни оказываются чувствительными к недостатку иона Ca в растворе, резко замедляют

свой рост. Однако при достижении величины этого отношения более 0,2 рост корней восстанавливается, достигая оптимального. Величины указанного отношения $< 0,2$ встречаются весьма редко: для этого нужны довольно минерализованные при низком содержании в них иона Ca растворы, которые в почвах встречаются чрезвычайно редко.

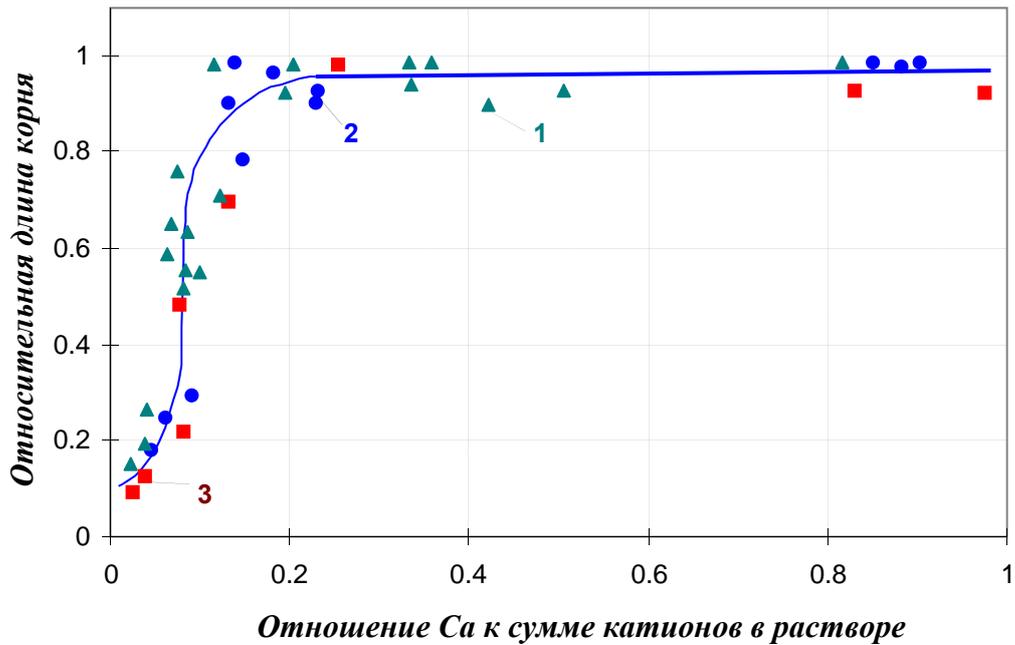


Рис. 32. Зависимость относительной длины корня от соотношения содержаний Ca к сумме катионов в почвенном растворе ($Ca/\Sigma\text{катионов}$) (по Pearson, 1981)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В учебном пособии изложены основные теоретические положения агрономической физики – науки, изучающей физические, физико-химические и биологические процессы в системе «почва – растение – деятельный слой атмосферы».

В пяти главах изложены основные закономерности продукционного процесса, теоретические основы которого позволяют разрабатывать научные основы, методы, технические и математические средства и агроприемы рационального использования природных ресурсов, повышения эффективности и устойчивости агроэкосистем, земледелия и растениеводства.

В первой главе «Фотосинтез и дыхание растений» представлены основные принципиальные моменты фотосинтеза, дана схема темновой и световой фаз фотосинтеза. Принципиальная схема фотосинтеза дает студентам представление о влиянии физических факторов на интенсивность фотосинтеза. Фотосинтез зависит от интенсивности и спектрального состава света, влажности почвы и температуры приземного слоя воздуха, уровня минерального питания, концентрации углекислого газа в атмосфере, совместного влияния факторов. В этой же главе дана схема процесса дыхания, в ходе которого органические вещества, образованные в процессе фотосинтеза, окисляются с высвобождением энергии при поглощении кислорода и выделении углекислого газа.

Вторая глава «Растения и вода» посвящена другому важнейшему агрофизическому фактору – влаге. Показаны основные характеристики влаги в почве, представлены характерные показатели почвенной влаги – почвенно-гидрологические константы. Дано понятие о влагообеспеченности растений, показана зависимость влагообеспеченности и урожая растений. В главе представлен термодинамический подход к описанию передвижения влаги в системе «почва – растение – атмосфера». Показана взаимосвязь водного питания растений, фотосинтеза, роста и продуктивности, а также теоретически обоснованы приемы улучшения водообеспеченности растений.

В третьей главе «Физика минерального питания» охарактеризованы основные элементы минерального питания и механизмы переноса минеральных веществ к корню растения. Показаны пути и механизмы движения веществ по корню и растению.

Четвертая глава «Растения и свет» посвящена значению света для растений. Показано влияние световой энергии на рост и развитие растений как направление светового потока влияет на урожай растений. В зависимости от способности усваивать световую энергию растения делятся на светолюбивые и теневыносливые. При одной и той же интенсивности освещения фотосинтез светолюбивых растений протекает интенсивнее, чем у теневыносливых. В главе обоснована фотопериодичность. Длительность светового дня является основным фактором, регулирующим наступление стадий растений. Морозоустойчивость многолетних растений зависит в первую очередь не от зимних холодов, а от световых условий в течение периода, предшествующего перезимовке. А механизм этого явления – фотопериодический. Он заключается в том, что укорачивание светового дня является пусковым механизмом подготовки растений к зиме – растение сбрасывает листья, формирует запасы. И если растение таким образом подготовлено, то оно оказывается зимостойким.

В заключительной пятой главе «Рост, развитие и формирование продуктивности» показаны основные параметры роста и развития растений и формирование продуктивности растений. Рост и развитие растений – понятия неразрывные. Рост – возрастание массы и линейных размеров отдельных частей, индивидуального растения и агроценоза в целом, а развитие – процесс тесно связанных с ростом качественных изменений, происходящих в течение жизни растения, в процессе онтогенеза. В главе охарактеризованы основные параметры роста: биомасса, прирост, скорость роста и относительная скорость роста, которые характеризуют результирующий процесс накопления веществ в растении. Показано влияние основных физических факторов на рост растений: солнечной энергии, температуры, минеральных биофильных макроэлементов. Взаимосвязь между ростом отдельных частей растений подчиняется закону коррелятивного роста, который гласит: каждый орган растения соответствует (коррелирует) с другими органами по строению, функциям, росту и развитию. Важнейшим является соотношение «побег/корень». Подробно показано влияние на рост корней внешних условий: физических свойств почвы, температуры, света, давления почвенной влаги и аэрации, удобрений, рН и токсических элементов, иона Са.

В курсе агрофизики прослеживаются общие закономерности:

1. Практически все зависимости интенсивности биологических процессов от воздействующих факторов имеют вид куполообразных функций, которые называют биологическими кривыми.

2. Применение физических законов и параметров требует соблюдения правила сохранения размерностей, поэтому все физические величины имеют свою размерность, которая сохраняется всегда.

3. В предмете «Агрофизика» основным пространственным масштабом является агроценоз, не отдельное растение или его клетка (это область физиологии, биохимии и биофизики растений), не отдельный почвенный индивидуум (это область почвоведения и физики почв), а система «почвенный покров поля – агрофитоценоз – деятельный слой атмосферы».

Надеемся, что изучение данного учебного пособия поможет студентам и учащимся лучше понять теоретический курс «Агрофизика».

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Моделирование продуктивности агроэкосистем / Н. Ф. Бондаренко [и др.]. – Л. : Гидрометеиздат, 1982. – 264 с.

2. *Полевой, А. Н.* Прикладное моделирование и прогнозирование продуктивности посевов / А. Н. Полевой. – Л. : Гидрометеиздат, 1988. – 319 с.

3. *Сиротенко, О. Д.* Математическое моделирование водно-теплового режима и продуктивности агроэкосистем / О. Д. Сиротенко. – Л. : Гидрометеиздат, 1981. – 163 с.

4. *Шульгин, И. А.* Солнечная радиация и растение / И. А. Шульгин. – Л. : Гидрометеиздат, 1967. – 179 с.

5. Критерии оценки пригодности земель Украины для возделывания зерновых культур / В. В. Медведев [и др.] // Почвоведение. – 2002. – № 2. – С. 216 – 227.

6. *Судницын, И. И.* Движение почвенной влаги и водопотребление растений / И. И. Судницын. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1979. – 253 с.

7. Физика среды обитания растений. – Л., 1968. – 304 с.

8. Plant Environment and efficient water use // W. H. Pierre, Don Kirkham, J. Pesek, R. Show.— ASA&SSSA of America, 1981. — 295 p.

9. Барбер, С. А. Биологическая доступность питательных веществ в почве. Механистический подход : пер. с англ. / С. А. Барбер. — М. : Агропромиздат, 1988. — 376 с.

10. Най, П. Х. Движение растворов в системе почва–растение / П. Х. Най, П. Б. Тинклер. — М. : Колос, 1980. — 365 с.

11. *Sunmer, Malcolm E.* Handbook of Soil Science / Malcolm E. Sunmer. — CRC Press, 2000.

12. *Pate, J. S.* Nutrition of developing legume fruit. Functional economy in terms of carbon, nitrogen, water / J. S. Pate, P. J. Sharkey, C. A. Atkins // Plant Physiology. — 1977. — V. 59. — P. 506 – 510.

13. Тооминг, Х. Т. Солнечная радиация и формирование урожая / Х. Т. Тооминг. — Л. : Гидрометеиздат, 1977. — 200 с.

14. *McGree, R. J.* Practical applications of action spectra. In Light and Plant development. 1986. Ed. H. Smith. Butterworths. — London. — 515 p.

15. *Jurik, T. W.* Ontogeny of photosynthetic performance in *Fragaria vesicularis* under changing light regime / T. W. Jurik, J. F. Chabot, B. F. Chabot // Plant Physiol. — 1979. — Vol. 63. — P. 542 – 547.

16. Сабинин, Д. А. Физиология развития растений / Д. А. Сабинин. — М. : Изд-во АН СССР, 1963.

17. Тооминг, Х. Т. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов / Х. Т. Тооминг. — Л. : Гидрометеиздат, 1984.

Учебное издание

ШЕИН Евгений Викторович
МАЗИРОВ Михаил Арнольдович
ГОНЧАРОВ Владимир Михайлович
и др.

АГРОФИЗИКА

Учебное пособие

Подписано в печать 20.10.14.

Формат 60x84/16. Усл. печ. л. 5,35. Тираж 100 экз.

Заказ

Издательство

Владимирского государственного университета
имени Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых.
600000, Владимир, ул. Горького, 87.