

Российская академия наук
Федеральное агентство научных организаций Российской Федерации
ФГБНУ «Владимирский НИИСХ»
Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

АГРОФИЗИКА

Учебное пособие

(издание 2-е, дополненное и переработанное)

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 2016

УДК 631.43
ББК 40,322
А26

Авторы:

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

Рецензенты:

ведущий научный сотрудник ФГБНУ «ВНИИ органических удобрений
и торфа», доктор с.-х. наук, член-корреспондент РАН *А. И. Еськов*;
доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры земледелия
и методики опытного дела Российского государственного аграрного
университета МСХА имени К. А. Тимирязева *А. И. Беленков*

*Печатается по решению ученого совета ФГБНУ
«Владимирский НИИСХ».*

Агрофизика : учеб. пособие / Е. В. Шеин [и др.] ; ФГБНУ «Влади-
А26 мирский НИИСХ». – 2-е изд., доп. и перераб. – Владимир, 2016. – 124 с.
ISBN 978-5-9908417-1-0

Учебное пособие содержит материал учебной программы курса «Агрофизика» для студентов 2-го курса очной формы обучения направления 021900 – Почвоведение. Данное 2-е издание содержит новые главы и подглавы по гранулометрическому и структурному составу почв, по метеорологии приземного слоя атмосферы и основным агрофизическим метеопараметрам, дополнено справочными таблицами и поясняющими графиками.

Может быть использовано на лабораторных занятиях и при самостоятельном изучении дисциплины «Агрофизика» в курсе дисциплин агрономического направления, а также в направлении подготовки научно-педагогических кадров в аспирантуре по сельскохозяйственным наукам при направленности (профиле) программы «Агрофизика».

Рекомендовано для формирования профессиональных компетенций в соответствии с ФГОС 3-го поколения и при реализации ФГОС по направлениям подготовки в аспирантуре по сельскохозяйственным наукам.

УДК 631.43
ББК 40,322

Табл. 9. Ил. 34. Библиогр.: 25 назв.

© ФГБНУ «Владимирский НИИСХ», 2016

Содержание

<i>Введение</i>	5
Глава I. Фотосинтез и дыхание растений	8
1.1. Фотосинтез	8
1.2. Влияние физических факторов на интенсивность фотосинтеза	12
1.2.1. Влияние интенсивности и спектрального состава света	12
1.2.2. Влияние влажности почвы и температуры приземного воздуха на фотосинтез	17
1.2.3. Минеральное питание и концентрация CO ₂ в атмосфере	19
1.2.4. Изменения фотосинтеза в онтогенезе	21
1.2.5. Совместное влияние факторов	23
1.3. Дыхание	26
Глава II. Растение и вода	30
2.1. Характеристики влаги в почве. Влажность почв	30
2.2. Почвенно-гидрологические константы	33
2.3. Понятие о влагообеспеченности растений. Транспирация	39
2.4. Улучшение влагообеспеченности растений. Эффективность водопотребления растений	45
2.5. Факторы управления водообеспеченностью растений	49
Глава III. Структура почвы	51
3.1. Гранулометрический, микроагрегатный и агрегатный анализы	51
3.2. Агрономическая характеристика структуры	57
3.3. Макроагрегатный состав почв	60
Глава IV. Физика минерального питания	64
4.1. Основные элементы минерального питания растений	64
4.2. Основные механизмы переноса веществ	65
Глава V. Растения и свет	68
5.1. Значение светового потока для растений	68

5.2. Рост и усвоение солнечной радиации	70
5.3. Направление светового потока	74
5.4. Влияние интенсивности света на параметры роста	76
5.5. Фотопериодичность. Свет как фактор онтогенеза	80
Глава VI. Рост, развитие и формирование продуктивности	83
6.1. Рост и развитие растений	83
6.2. Основные параметры роста и развития	85
6.3. Параметры роста	88
6.4. Влияние физических факторов на рост растений	93
6.5. Соотношение корневой и надземной биомассы	98
6.6. Влияние на рост корней внешних условий	104
Глава VII. Метеорология приземного слоя атмосферы	114
7.1. Основные агрометеорологические характеристики	114
7.2. Агроклиматические показатели	115
7.3. Агропрогнозы	119
<i>Приложение</i>	123

ВВЕДЕНИЕ

Агрономическая физика (Агрофизика), 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) – наука рационального использования природных ресурсов, повышения эффективности и устойчивости агроэкосистем, земледелия и растениеводства в полевых и регулируемых условиях.

Основные законы продукционного процесса

Продукционный процесс растений – это совокупность взаимосвязанных процессов, происходящих в растении, из которых основными являются 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 внешней среды 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 продукци-

онного процесса. Этих законов немного, мы выделим пять основных. Некоторые из них совершенно очевидны и понятны на обыденном уровне. Другие требуют более подробного рассмотрения, которое будет сделано в данном курсе. Сейчас же мы их просто перечислим 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 прочее. Все эти факторы обязательно (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 одним из основных регулирующих фактором является 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, заключающейся в том, что они сбрасывают листья, замедляют многие физиологические процессы, происходит именно при определенной длине дня. Для растений 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 1-го (закона незаменимости основных факторов жизни): первый действует всегда, на протяжении всей жизни растения, а второй – в отдельные периоды жизни растения, снижая неблагоприятные или увеличивая благоприятное действие основных факторов жизни.

3. *Закон минимума.* Этот закон части трактуется как закон Либиха в отношении питательных элементов для растений, и его нередко представляют в виде бочки с досками разной длины. Самая низкая дощечка 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 наивысшая скорость продукционного процесса достигается при достижении всеми факторами своего оптимума. Иначе говоря, максимальный урожай может быть достигнут 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 фазы развития растений сложится 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 приложение к разнообразным ситуациям вполне возможно. Хотя в каждом конкретном случае следует учитывать региональные особенности как внешних для растения факторов (почвенные, метеорологические и погодные условия и прочее), так и особенностей самих растений.

Глава I

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:



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).

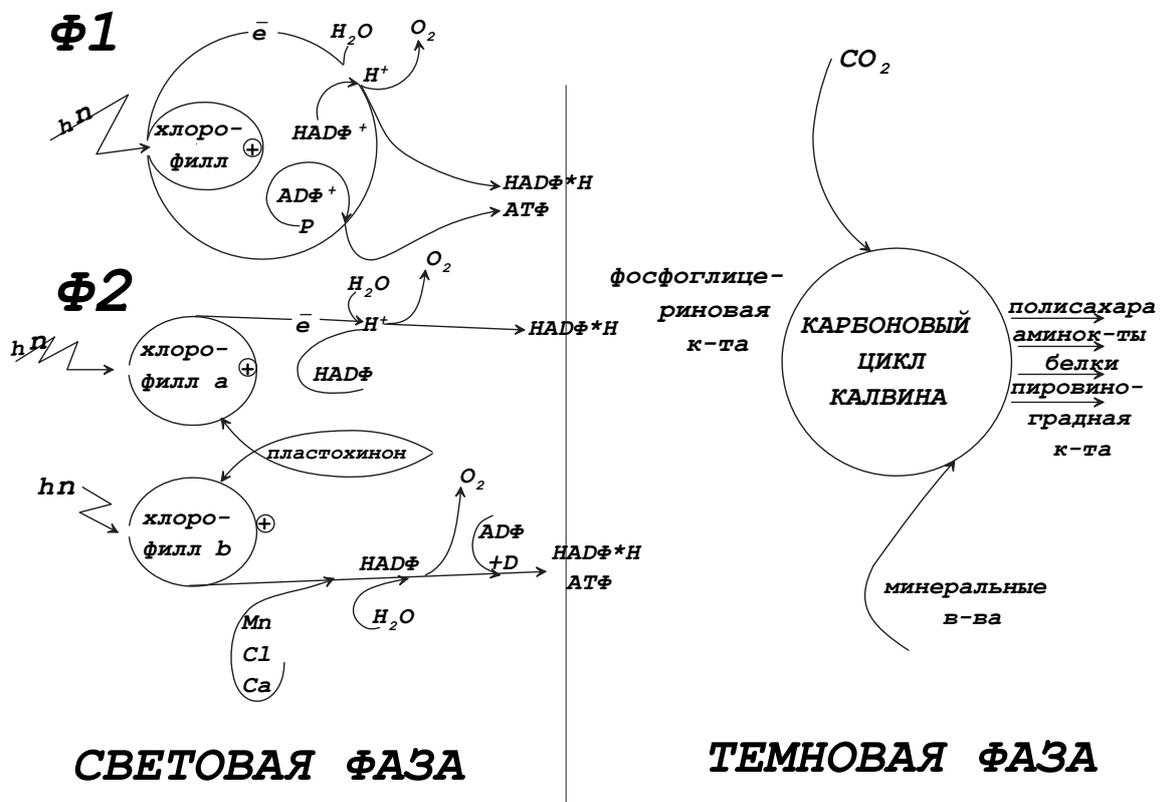


Рис. 1. Схема световой и темновой стадий фотосинтеза. Цикл Калвина.

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 $НАДФ \cdot H$. Однако, основным универсальным аккумулятором энергии служит молекула $АТФ$, образующая в результате реакции фосфорилирования: присоединения неорганического фосфата к $АДФ$ (аденозиндифосфата). В результате, как видно из рисунка 1, образуются две энергетически «ресурсные» молекулы – $АТФ$ и $НАДФ \cdot H$, которые способны давать энергию для формирования сложных органических веществ из углекислоты воздуха. Это, второй важнейший итог фотосинтеза – образование молекул $АТФ$ и $НАДФ \cdot H$, являющихся аккумуляторами энергии. И эти два важнейших результата фотосинтеза происходят на так называемой световой фазе фотосинтеза, которая происходит при обязательном участии лучистой энергии, - квантов света, поглощаемых хлорофиллом. Это общая схема протекания 1-го, с участием лучистой энергии, этапа фотосинтеза. Причем протекающего по циклической схеме, или фотосинтеза I (ΦI).

Световая фаза фотосинтеза может протекать и нециклически (на рис. 1 – $\Phi 2$). В этом случае на этой фазе уже участвуют два типа хлорофилла – хлорофилл a и b . Итогом $\Phi 2$ также является образование энергетических аккумуляторов, молекул $НАДФ \cdot H$ и $АТФ$, выделение свободного кислорода при фотолизе воды. Однако протекание этого процесса невозможно без участия минеральных ионов марганца, хлора, кальция. А некоторые запасы пластохинонов является 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, Φ_2 , является более эволюционно молодым.

Таким образом, на первой стадии фотосинтеза, – световой, за счет процессов 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 CO_2 атмосферы, – так называемый карбоновый цикл Калвина (рис. 1). Энергия для этого белкового синтеза – это энергия, запасенная в молекулах $АТФ$ и $НАДФ \cdot Н$, образовавшихся на световой стадии, которые способствуют восстановлению CO_2 до углевода. Подсчитано, что для такого рода восстановления необходимо 3 молекулы $АТФ$ и 2 молекулы $НАДФ \cdot Н$. Цикл Калвина, в котором образуются первые трехуглеродные продукты (фосфоглицериновая кислота и др.) приведенный пример свойственен не всем, а только группе растений, так называемым C_3 -растениям (вполне понятно, что название C_3 -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 C_4 -растений. C_4 -растения нередко называют растениями с «кооперативным фотосинтезом», подчеркивая итог этого способа фотосинтеза в виде формирования C_4 -кислот (малат, аспарат). Но есть и еще одна группа растений, у которых устьица в темноте открыты и идет темновая фиксация CO_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 CO₂/(дм² ·сут), а транспирационный коэффициент 400–500, 200–400 и 100 г H₂O/г сухой биомассы. Получается, что С4-растения обладают наилучшими показателями фотосинтеза и экономичным водным питанием, особенно, при высоких (30–40 градусов) температурах.

Важным результатом темновой стадии фотосинтеза является поглощение из атмосферы CO₂, а итогом – образование сложных органических веществ-ассимилянтов, формирующих основные запасы, участвующих в процессах дыхания, увеличения биомассы и формирования генеративных и других органов. Для нас 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 CO₂ в межклеточниках листьев, определяющими этот важнейший процесс в растениях. Учитывая, что для фотосинтеза необходима и вода, роль влагообеспеченности растений в процессе также незаменима.

Следует подчеркнуть, что не только (а нередко, и не столько) 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 [дж/(м²·с)], в ваттах [Вт/м²], а также в [эрг/(см²·с)]. Все эти размерности энергии можно встретить в литературе. Соотношение их: [дж/(м²·с)] = [Вт/м²] = 1000 [эрг/(см²·с)]. Кроме того, освещенность, которая существенно зависит от угла падения световых лучей, измеряется в люксах [лк], в люменах на квадратный метр [лм/м²] или в канделах на квадратный метр [кд/м²].

Если измерять фотосинтез в мг ассимилированного СО₂ на дм² поверхности листа в час [мг/дм²·ч], а интенсивность света – в ваттах на квадратный метр или сантиметр [Вт/см²] поверхности, то кривая зависимости фотосинтеза от интенсивности света будет иметь следующий вид (рис. 2.)

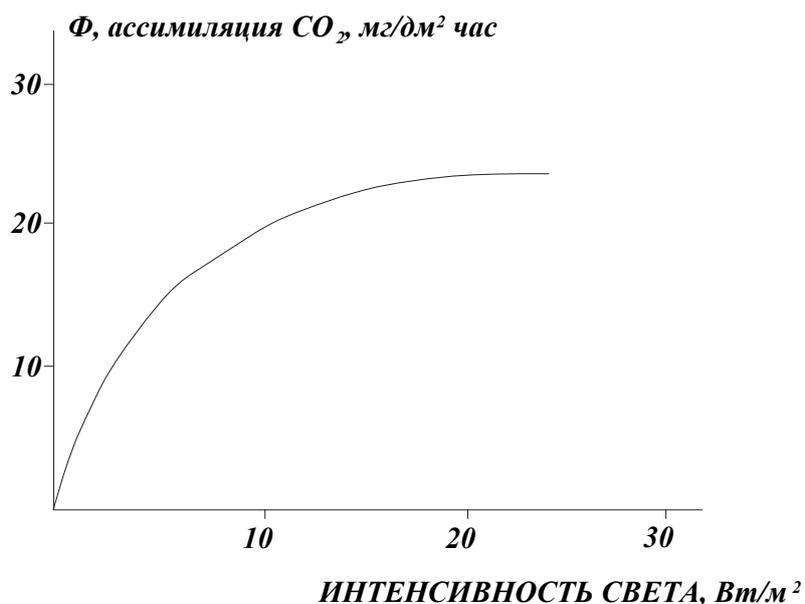


Рис. 2. Световая кривая фотосинтеза – зависимость фотосинтеза (Ф, мгСО₂/дм²·ч) от интенсивности поступающей лучистой энергии (Вт/м²).

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 сколь бы интенсивность света не повышалась. Обычно для характеристики процессов, подчиняющихся такого рода зависимостям, используют параметр, отражающий угол наклона кривой в нарастающей ее части. Чем выше этот параметр, тем более активно 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 используют световую энергию, в особенности при малых ее значениях. Иногда этот параметр называют параметром светочувствительности, так как чем он выше, тем чувствительнее растение к добавлению даже небольшой 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). Чаще используют для такого рода экспериментальных зависимостей уравнение логистического типа, в данном случае, связывающее интенсивность фотосинтеза при оптимальных условиях тепло- и влагообеспе-

ченности (Φ) и интенсивность фотосинтетически активной радиации (Φ_{AP}), $I_{\Phi_{AP}}$:

$$\Phi = \frac{\Phi_0 b I_{\Phi_{AP}}}{\Phi_0 + b I_{\Phi_{AP}}}$$

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 приходится как раз на зеленую и сине-зеленую области (рис. 3).

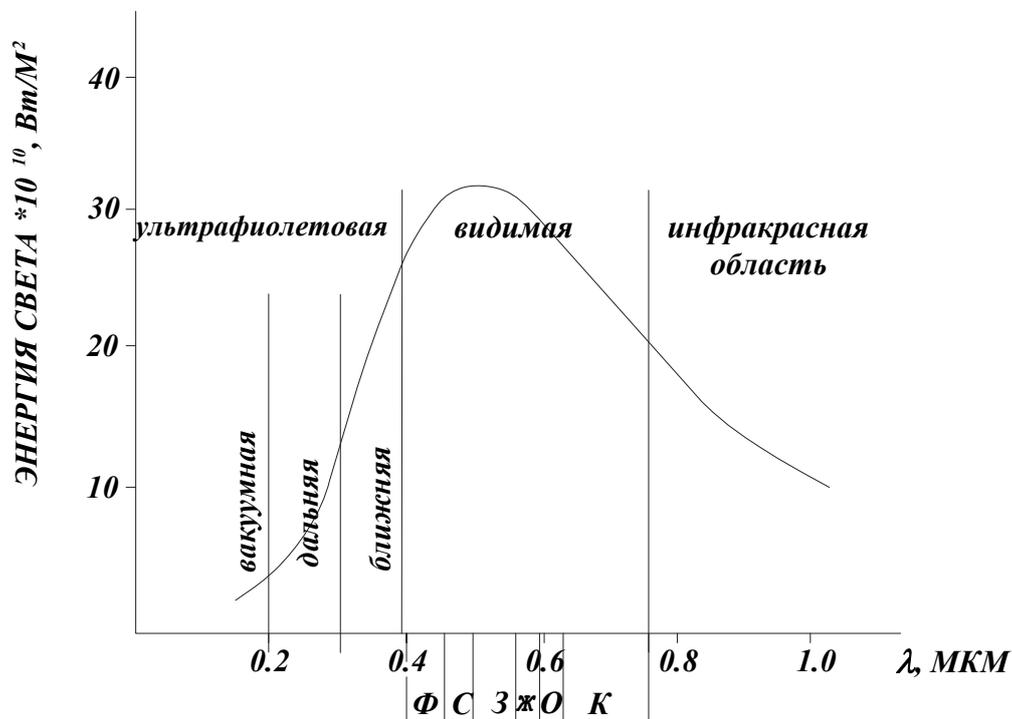


Рис. 3. Распределение световой энергии в спектре дневного солнечного света (по И. А. Шульгину, 1967)

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 рисунке 4.

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) наблюдаются максимумы. Объяснение, наверное, может быть следующим. С одной стороны, сине-фиолетовая – это одна из наиболее энергетически выгодных областей спектра (рис. 4).

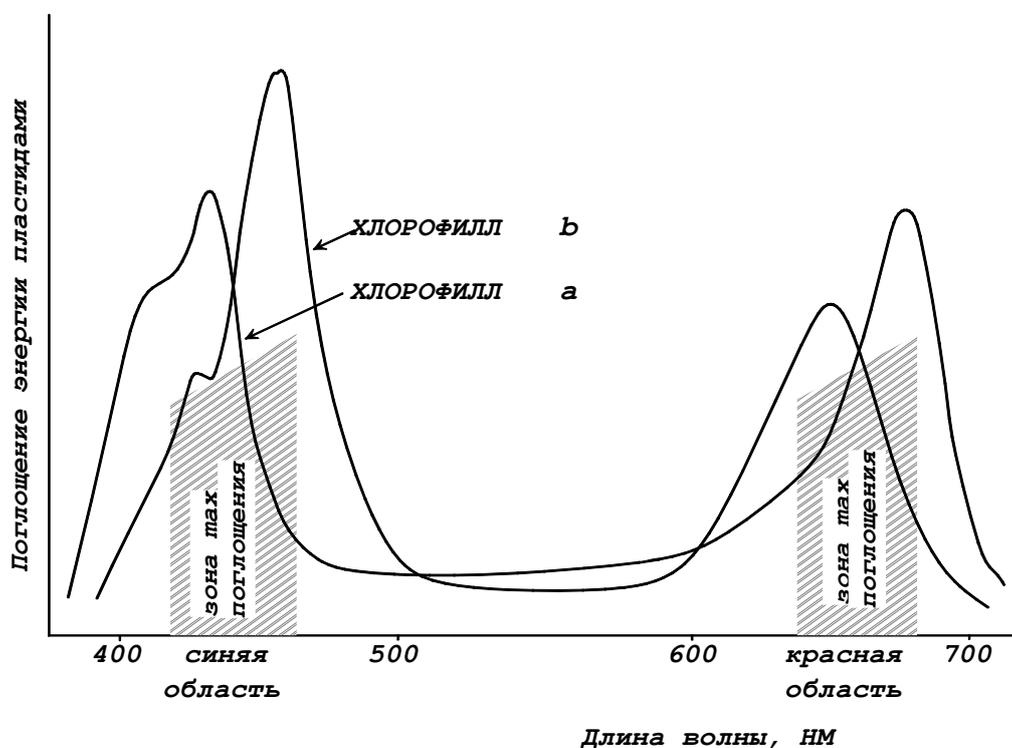


Рис. 4. Спектральная кривая фотосинтеза (представленная по спектрам поглощения пигментов пластид)

С другой, красно-оранжевые лучи преобладают в спектре вечернего света, при приближающемся к закату солнце. А это наилучшее время для работы фотосинтетического аппарата, так как воздух прогрет, температура окружающей среды высокая. Да и листья большинства растений так расположены, 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», $KI_{ФАР}$.

В научной литературе нередко появляются работы, связанные с исследованием ультрафиолетовой части солнечной радиации на фотосинтез. В большинстве этих работ приводятся факты, указывающие, что радиация этой части спектра снижает фотосинтез. Указывается, что ультрафиолет снижает транспорт электронов в циклах фотосинтеза, ингибирует фотохимические реакции на предварительных стадиях фотосинтеза и др. Вообще – снижает фотосинтетическую интенсивность растений. А, кроме того, приводит к существенным изменениям в росте и развитии растений, снижению 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 соответствуют 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 замедляться, и фотосинтез также уменьшаться. 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 .

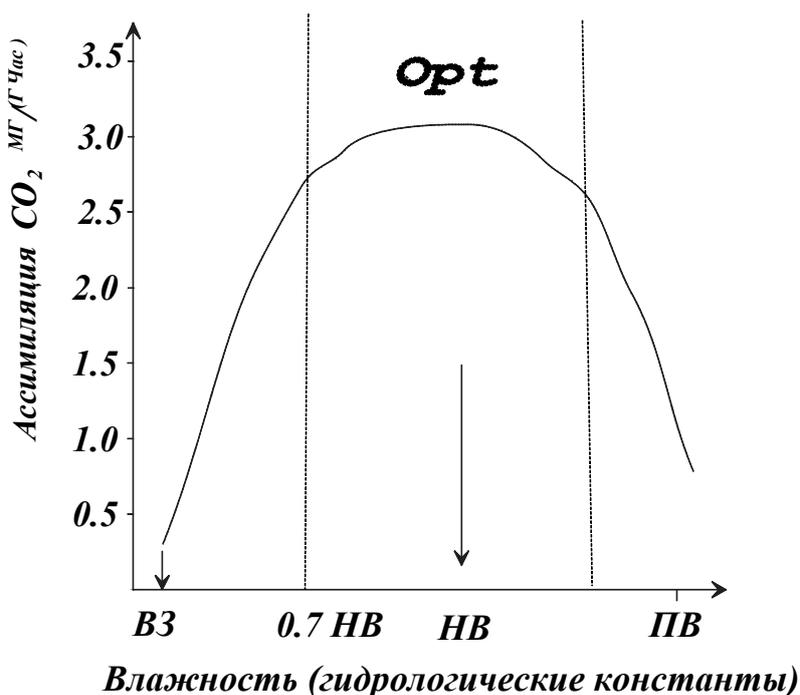


Рис. 5. Зависимость фотосинтеза от влажности почвы, выраженной в виде почвенно-гидрологических констант: ВЗ – влажность завядания, НВ – наименьшая влагоемкость, ПВ – полная влагоемкость или водовместимость

Такой тип куполообразной зависимости с одним экстремумом (максимумом) описывается параболической функцией

$$\Phi = \Phi_0 \left[-a \left(\frac{3B_{ДДВ}}{3B_{НВ}} \right)^2 + v \left(\frac{3B_{ДДВ}}{3B_{НВ}} \right) \right]$$
, где a и v – эмпирические параметры, характеризующие изменение фотосинтеза в процессе развития и старения растения, – $3B_{ДДВ}$ – запасы воды в диапазоне доступной влаги или запасы продуктивной влаги ($3B$ при НВ за вычетом $3B$ при ВЗ) в корнеобитаемой толще почвы, $3B_{НВ}$ – запасы почвенной влаги при наименьшей влагоемкости.

Аналогично влажности воздействует на фотосинтез и температура: имеется 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 – уровне Φ_0 (рис. 6).

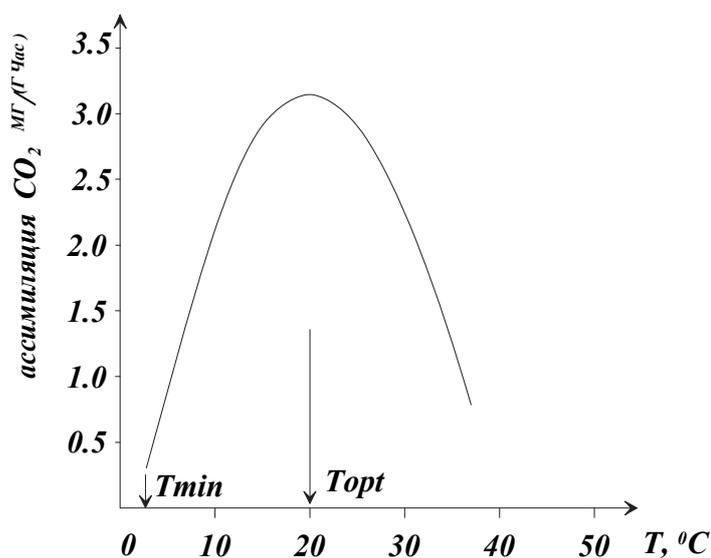


Рис. 6. Температурная кривая фотосинтеза

Для характеристики растений важна и температура, при которой начинается фотосинтез, – минимальная температура ($Tmin$). 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°C . А тропические растения – при $+4$ – $+8^{\circ}\text{C}$.

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

$$\Phi = \Phi_0 \left\{ 0.2 \frac{T - T_{\min}}{T_{\text{opt}} - T} \left[6 - \left(\frac{T - T_{\min}}{T_{\text{opt}} - T_{\min}} \right)^5 \right] \right\},$$

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

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 10^0C . 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 является 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 относится 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 функционирования фотосинтетической системы необходимы и другие биофильные макроэлементы – азот и калий. Азот участвует в постройке элементов пластид, структур хлоропластов, а калий, – элемент большинства ферментатив-

ных 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 четырехуглеродных кислот – газообразного CO_2 . Эта кривая также имеет вид, близкий к логарифмическому, быстро возрастающий для большинства растений от 0 до 0,1% (в земной атмосфере 0,03% CO_2) и достигающий «насыщения» при 0,2–0,3%. Безусловно, вид этой кривой и ее параметры будут существенно определяться биологическими особенностями растений, типом ассимиляции CO_2 (C_3 или C_4 -типами). Но в любом случае, получается, что при содержании CO_2 в естественных условиях фотосинтез приближается лишь к половинному от своего максимального значения. Значение этого факта может быть и не столь велико для растений открытого грунта, но может иметь очень большое значение для теплиц, парников и пр., где возможно достижение повышенного содержания CO_2 , хотя бы в небольшие промежутки времени для интенсификации фотосинтеза и ускорения ростовых процессов.

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 мы только что выяснили практически константа), а в пути следования CO_2 к фотосинтетическим пигментам. А этот путь таков: CO_2 диффундирует из воздуха через устьица в межклеточное пространство. Затем CO_2 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 кле-

точном 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 ($\text{г CO}_2/\text{см}^3$). 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 итоговый фотосинтез.

1.2.4. Изменения фотосинтеза в онтогенезе

И, наконец, 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. Действительно, возможно растение находилось в неблагоприятных температурных условиях. Естественно, наступление фаз развития может задерживаться. Поэтому для оценки физиологического возраста опять-таки используют физические факторы, в которых происходил рост растений. Прежде всего – температуру воздуха. Однако, не просто температуру, а эффективную температуру, как правило, температуру более 10^0C . И не просто измеренную температуру – а сумму эффективных температур. Как говорят, сумму эффективных температур нарастающим итогом. Вот эта-то величина и оказывается основной характеристикой фи-

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 рисунке 7 видно, что резкое увеличение биомассы происходит в стадии формирования колоса, когда в растении с наибольшей активностью работает фотосинтезирующий аппарат, формируются запасы органических веществ.

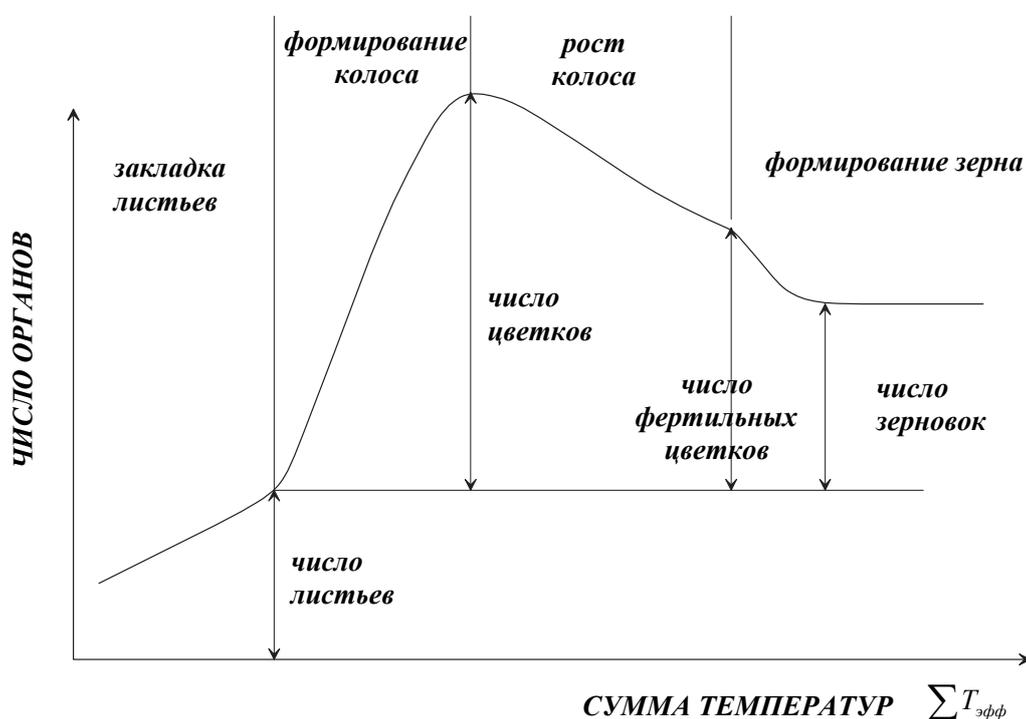


Рис. 7. Число органов на различных стадиях онтогенеза зерновых в зависимости от суммы эффективных температур

Наступление этой стадии, как и последующих хорошо коррелирует с суммой эффективных температур, что позволяет использовать этот параметр для оценки и прогноза наступления той и иной стадии в развитии растений, в онтогенезе. Причем, эта корреляция характерна не только для наступления стадий растений 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 и 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). Вот такого рода кривые нередко используются для прогноза наступления стадий и оценки числа органов в растений.

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. То есть фотосинтез, рост и развитие растений будут регулироваться только тем фактором, 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 взаимовлия-

нию 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 2–3.

Мы также указывали, 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).

Из этих кривых ясно, что интенсивность фотосинтеза в 3 условных единицы может быть достигнута при освещенности в 1200 люксов (лк), в 1900 и в 6000 лк при концентрациях CO_2 0,32, 0,16 и 0,04%. А это совершенно определенно означает, что регулировать фотосинтез в условиях недостаточной освещенности

щенности, 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 воздуха) не удастся, возможно только регулирование в определенном диапазоне. Приведенные на рисунке 8 зависимости как раз и указывают эти возможности регулирования.

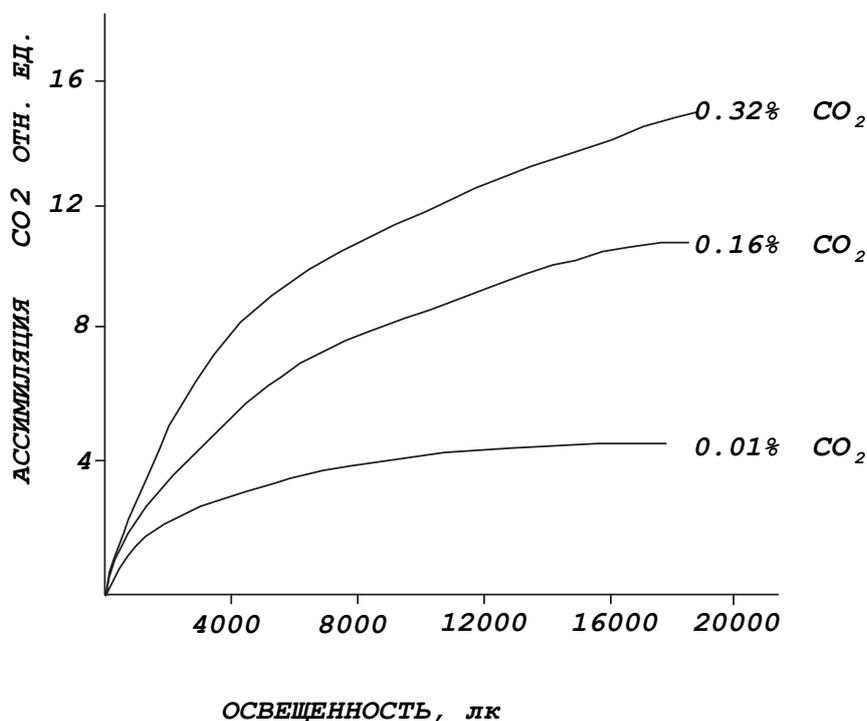


Рис. 8. Световые кривые фотосинтеза при различной концентрации CO_2

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 внешних 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, в полной мере использовать 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).

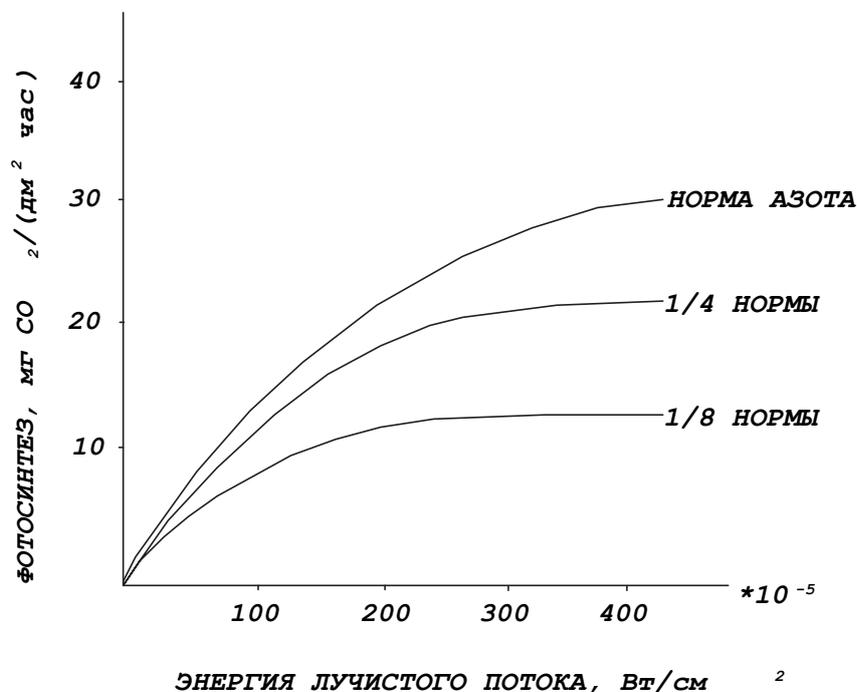


Рис. 9. Световые кривые фотосинтеза при различных дозах азота (по А. Н. Полевому, 1988)

1.3. Дыхание

Процесс дыхания – 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 СО₂ и поглощение О₂. Весьма схематично процесс дыхания представлен на рисунке 10, на котором изображены два основных участка процесса дыхания: цикл Кребса и дыхательная цепь, в которой и осуществляется окислительное фосфорилирование.

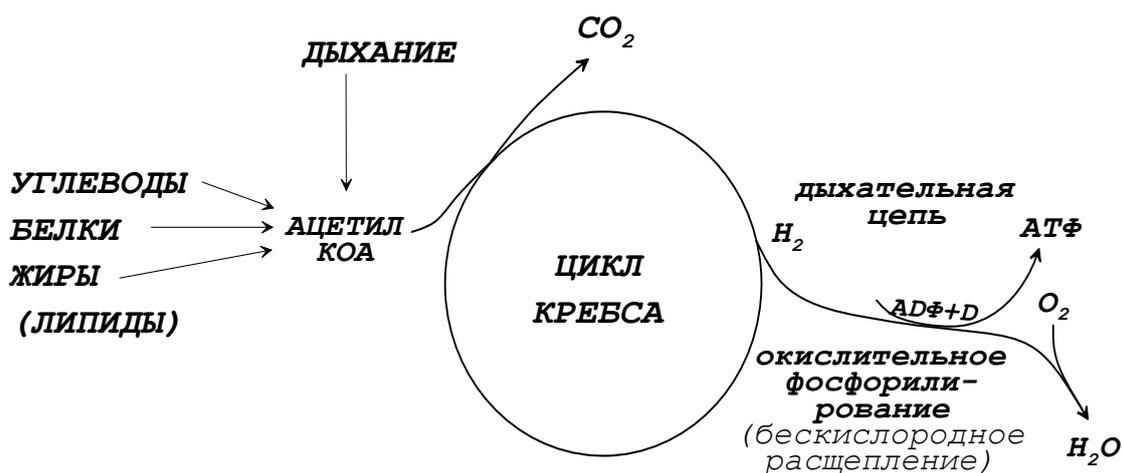


Рис. 10, Схема процесса дыхания (цикл Кребса)

Следует подчеркнуть, что не весь ассимилированный при фотосинтезе углерод тратится на дыхание, а только его часть. Другая его часть, как указывалось, формирует запасы. В свою очередь, 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» (см. О. Д. Сиротенко, 1981). «Дыхание роста» определяет прирост сухой биомассы растения (или его органа), а «дыхание поддержания» пропорционально сухой биомассе растения. Этот подход называется «двухкомпонентной концепцией дыхания». Эта концепция 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 функция

изменения дыхания под влиянием температуры (но без учета онтогенетических изменений) можно записать:

$$R = R_0 Q_{10}^{0.1(T-T_0)},$$

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 рисунке 11.

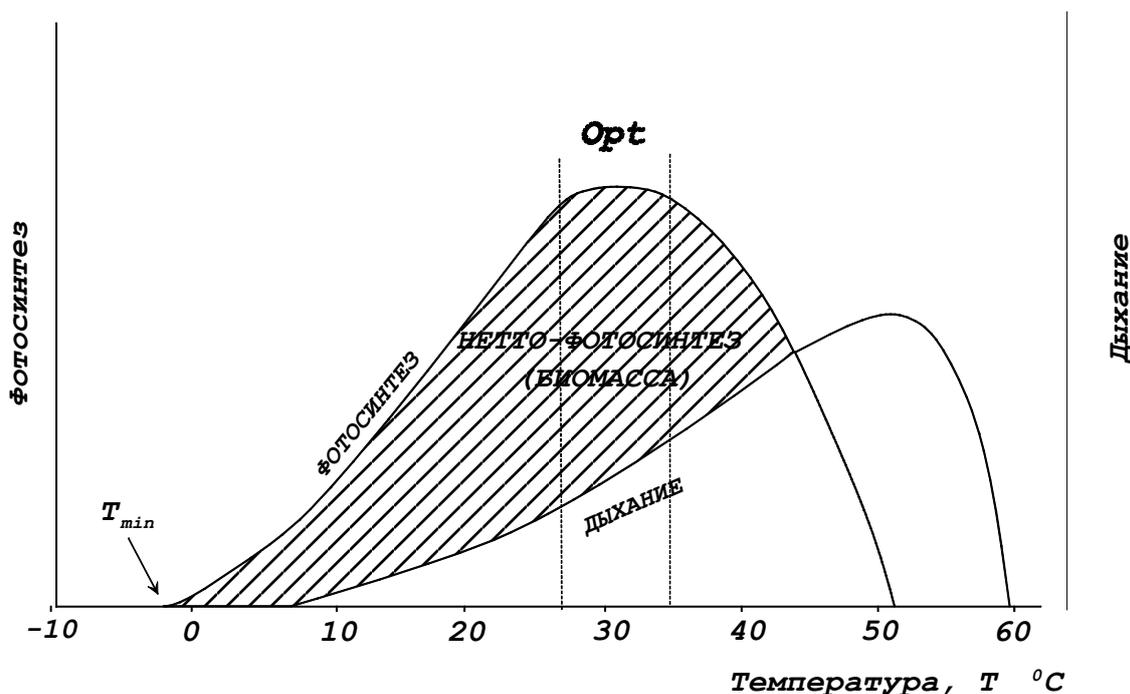


Рис. 11. Температурные кривые дыхания и фотосинтеза (по А. Н. Полевому, 1988)

Из приведенного рисунка 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: эти кривые очень похожи по форме. Схожесть этих кривых 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 дыхание 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, и соответственно 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.

Литература

1. *Бондаренко Н. Ф., Жуковский Е. Е., Мушкин И. Г., Нертин С. В., Полуэктов Р. А., Усков И. Б.* Моделирование продуктивности агроэкосистем. Л. : Гидрометеоиздат, 1982. 264 с.
2. Основы агрофизики. М. : Физматгиз, 1959. 230 с.
3. *Полуэктов Р. А.* Динамические модели агроэкосистем. СПб. : Гидрометеоиздат, 1993. 310 с.
4. *Полевой А. Н.* Прикладное моделирование и прогнозирование продуктивности посевов. Л. : Гидрометеоиздат, 1988. 319 с.
5. *Сиротенко О. Д.* Математическое моделирование вводно-теплового режима и продуктивности агроэкосистем. Л. : Гидрометеоиздат, 1981. 163 с.
6. *Шульгин И. А.* Солнечная радиация и растение. Л. : Гидрометеоиздат, 1967. 179 с.

Глава II

РАСТЕНИЕ И ВОДА

2.1. Характеристики влаги в почве. Влажность почв

В предыдущей главе мы уже отмечали зависимость основной составляющей продукционного процесса, – фотосинтеза, – от содержания влаги в почве (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, вмещающейся в нем. Обычные же минеральные почвы имеют диапазон изменения влажности от долей до 50 процентов к весу.

Существует три способа представления данных о влаге в почве. Первого мы уже коснулись – это отношение массы воды к массе абсолютно сухой почвы, т.е. к массе твердой фазы ([г/г] или, если умножить на 100, то в [%])

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

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

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

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

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 в см, ρ_b – плотность почвы в г/см³, W – влажность массовая (весовая) в %.

Это балансовая форма представления данных по влажности. Используется она 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 таблице 2 в разделе «Взаимосвязь почвенной влаги и урожая растений» 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.

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 состояниях 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

Начнем с условий, когда все поровое пространство заполнено водой. Эта величина влажности 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. 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».

А вот 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 величи-

на 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, она 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 «воздухоемкости»: $\varepsilon_{\text{возд}} = \varepsilon - \theta_{\text{НВ}}$. 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.

Итак, мы достигли такого состояния почвы, когда влага содержится только в капиллярах. Эта влага 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 и в какой-то момент 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 «*влажности разрыва капиллярной связи*» – ВРК. Эта почвенно-гидрологическая константа весьма важна. Она характеризуется заметным уменьшением подвижности почвенной влаги, т.к. 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 далее, 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 будет достигнут 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 рас-

тений 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 см^3 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, – это означает, что 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, прочносвязанной сорбционными силами твердой фазы влаги. Эта величина условна, определять ее можно только в лаборатории, в условиях равновесия почвы с парами воды при их содержании в окружающей атмосфере, равными 98%. Поэтому, *максимальная гигроскопическая влажность* (МГ, $W_{мг}$) – 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, которая может наблюдаться только в почвенных образцах, которые находятся в условиях лаборатории и очень редко в природных условиях. Это *гигроскопическая влажность* (ГВ, W_g) – 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 изменяющаяся ГВ. Она нужна для расчета массы абсолютно сухой навески (m_{a-c}) по данным о массе воздушно-сухой (т.е. в атмосфере лаборатории, $m_{в-с}$) навески:

$m_{a-c} = \frac{m_{g-c}}{W_2 + 1}$, если W_2 выражена в [г/г] или $m_{a-c} = \frac{m_{g-c} \cdot 100}{W_2 + 100}$ при использовании выражения W в %.

Почвенно-гидрологические константы

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.

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 рассмотреть 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 со-

держат 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 это 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*. Эта 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 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.

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 по-

ступления CO_2 в лист. Поэтому транспирация и продуктивность растений тесно скоррелированы. Отметим также, что количество воды для фотосинтеза несравненно ниже транспируемого (от 2 до 10% общего количества потребляемой растением влаги), и 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, что и отражено в таблице 1.

Таблица 1

Транспирационные коэффициенты и коэффициенты водопотребления некоторых сельскохозяйственных растений

Коэффициенты	Сельскохозяйственные культуры			
	Пшеница	Кукуруза	Сахарная свекла	Сорго
Транспирационный	505	372	601	271
Водопотребления	1350	790	1450	598

Из таблицы 1 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 коэффициенты 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 являться поток влаги через растение, т.е. транспирация.

Для описания транспирации растений используют несколько выражений:

Транспирация (Tr , см/сут, $\Gamma_{H_2O}/\Gamma_{сух.в-ва}$ 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 – см/сут, мм/час 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, выровненной 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) – отношение актуальной 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. Его-то мы и будем использовать в качестве основной характеристики водообеспеченности растений. Рассмотрим описание процесса движения влаги в системе «почва-растение-атмосфера» в физических терминах.

- **Системный подход при анализе влагообеспеченности**

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

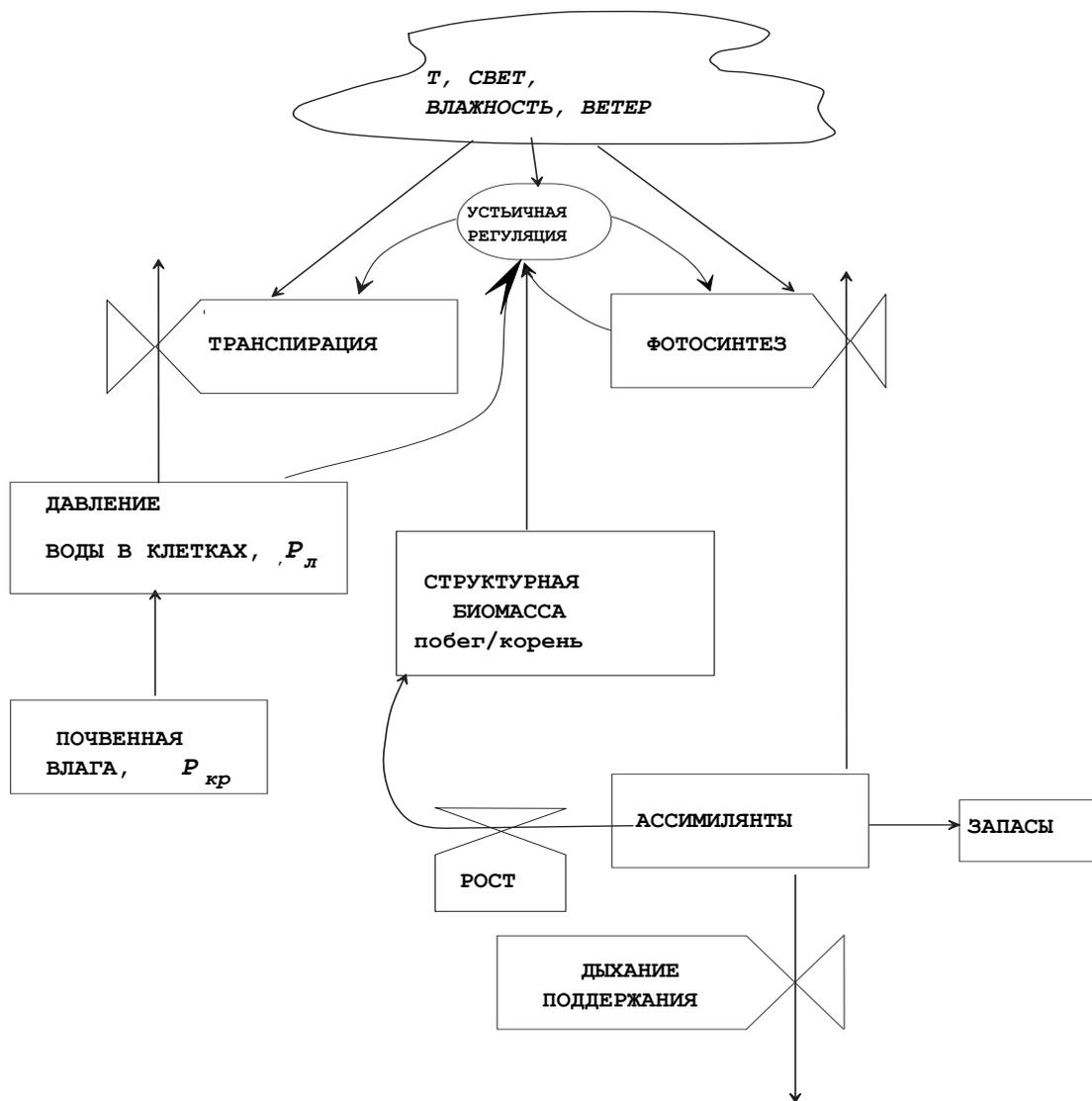


Рис. 12. Схема взаимосвязи процессов транспирации, фотосинтеза, дыхания поддержания, формирования биомассы в зависимости от влагообеспеченности растений

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 схеме представлена информационная стрелка от «Содержания воды в клетке», определяющая тургоресцентность (а значит и открытость) устьиц. Еще одна стрелка направлена в «Устьичную регуляцию» от «Фотосинтеза». Эта взаимосвязь фотосинтеза и открытости устьиц регулируется концентрацией CO_2 околоустьичной полости. Если концентрация CO_2 снижается, - устьица открываются. Поэтому, при восходе солнца, при активизации процесса фотосинтеза, увеличении 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.

Вполне понятны и потоковые стрелки, направленные из «Устьичной регуляции» к «Фотосинтезу» и «Транспирации»: выше устьичная активность, выше фотосинтез и транспирация. Фотосинтез, как мы уже знаем, связан с формированием «Запасов», которые определяют «Дыхание поддержания» и формирование «Структурной биомассы», в виде структурных растительных формирований: 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 «СТРУКТУРНОЙ БИОМАССЫ» к «Устьичной регуляции»). Важна и стрелка потока влаги от «Почвенной влаги» к «Транспирации». Ее мы рассматривали выше, физически описывая формирование потока влаги из почвы, в корень, в лист и из лапы в атмосферу.

Формально все эти взаимоотношения приводят к зависимости урожая от запасов влаги.

- **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 см водн.сл. за определенный период.

На рисунке 13 представлены зависимости урожая от запасов влаги в метровом слое почвы. Вид этих зависимостей – весьма характерный, имеющий оптимум в некотором диапазоне количества почвенной влаги. Теоретически вид этой кривой определяется рассмотренной выше транспирационной трапецией: 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.

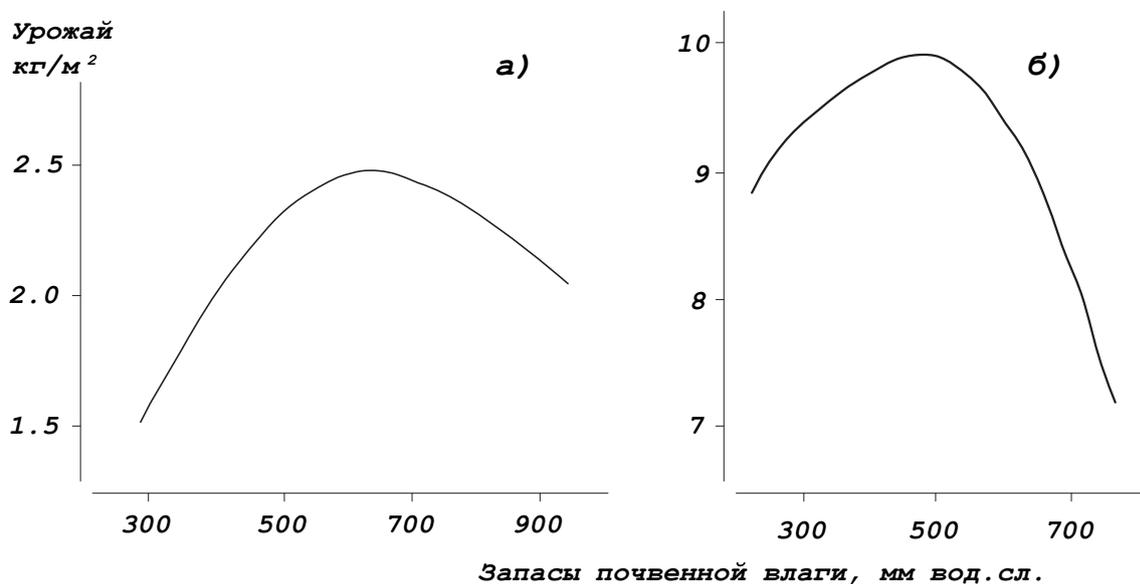


Рис. 13. Зависимость урожая томатов (а) и перца (б) от запасов влаги в метровой толще почвы

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 не рекомендуемых запасов продуктивной влаги в различные фазы развития, представлены в таблице 2.

Таблица 2

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	Не рекомендуемые
В слое 0-20 см при появлении всходов	>30	10-30	<10
В слое 0-100 см при цветении или формировании генеративных органов	>120	60-120	<60

2.4. Улучшение влагообеспеченности растений.

Эффективность водопотребления растений

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

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

Эта величина может быть выражена как в кг/мм водн.сл., так и в т/га/м³/га, т.е. в т/м³ или в т (сухого вещества)/т(воды), и т.д. Эта последняя размерность показывает близость ЭВР к понятию транспирационного коэффициента, который, вспомним, есть количество воды, необходимое для создания одного грамма веществ, K_t . Отличие лишь в том, что понятие эффективности включает в себя и непроизводительные, неэффективные потери воды в виде ис-

парения 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, направление по повышению эффективности водопотребления растения включает 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 насущным 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 управления оказывается чрезвычайно 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 рисунке 14, а1 представлена характерная зависимость увеличения эвапотранспирации при пропорциональном увеличении урожая. Этот путь оказывается не слишком эффективным: ЭВР постоянен (рис. 14, а2) при таком пропорциональном росте.

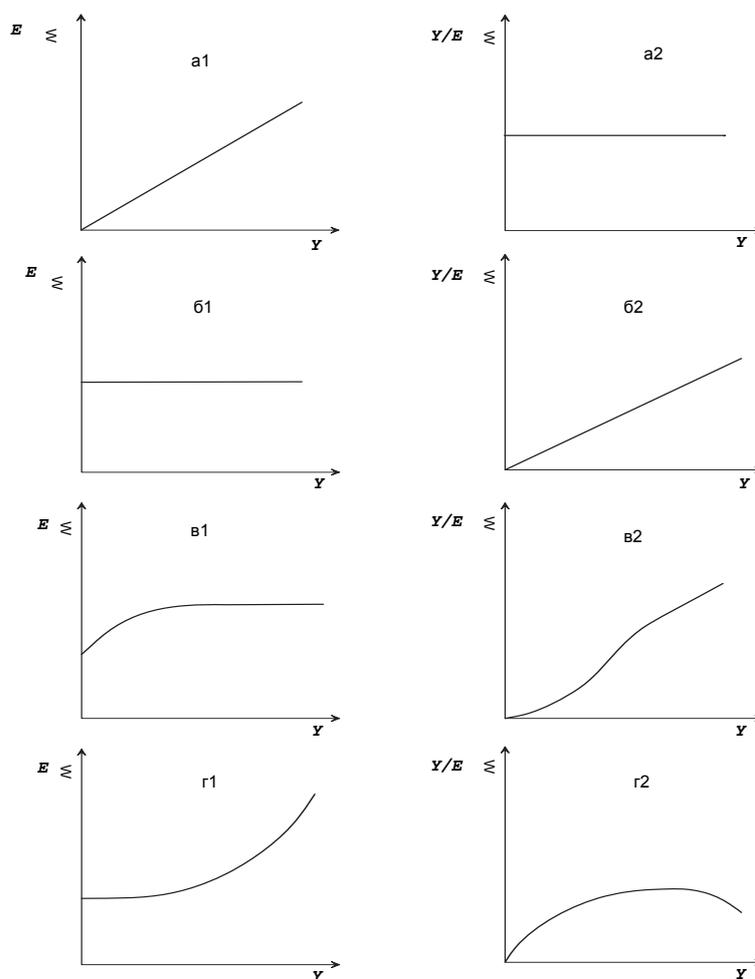


Рис. 14. Зависимости эвапотранспирации (E_{Σ}) (а1, б1, в1 и г1) и эффективности водопотребления растений (Y/E_{Σ}) (а2, б2, в2 и г2) от урожая (Y) (по F. G. Viets, 1981)

Явление это скорее относится к одиноко стоящим растениям, или растениям, выращиваемым в лизиметрах с предохранением поверхности почвы от испарения. Второй рисунок 14 (рис. 14, б1): 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 хоть 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 поч-

вы, а затем растения начинают транспирировать, и с ростом биомассы стабилизируется эвапотранспирация. Эффективность использования воды увеличивается (рис. 14, в2). Это 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 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 на рисунке 14, г2.

Эти все виды кривых справедливы и для динамики развития растений, всех стадий его развития. Они вполне могут быть использованы для улучшения эффективности использования водных ресурсов в течение вегетационного периода. В течение вегетационного периода есть определенные промежутки времени, когда ЭВР может снижаться (рис.15).

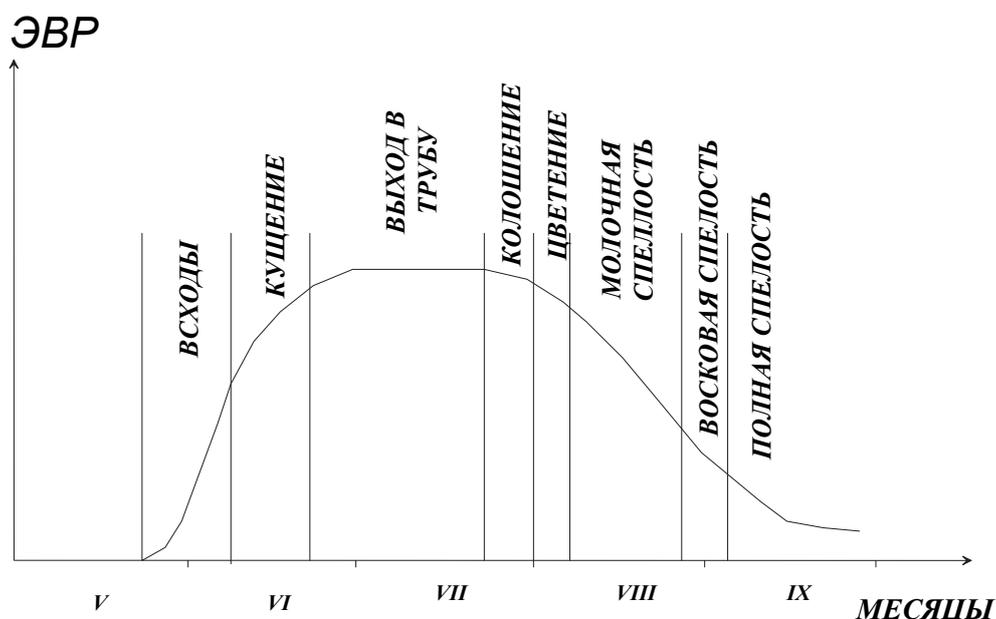


Рис. 15. Характерный вид динамики ЭВР в течение вегетационного развития (для условий засушливых лет центральной части России).

Как видно из рисунка 15, в начале, до появления всходов, биомасса равна нулю, и ЭВР также равен нулю. В дальнейшем, по мере роста растений он 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. И в этот период надо применять определенные меры по их снижению. Таким образом, изучение динамики ЭВР, прогноз этой величины в зависимости от особенностей метеоусловий и других факторов, позволяет оптимизировать в течение вегетационного сезона влагообеспеченность растений и минимизировать непродуктивные расходы.

Соответственно, необходимо знать принципы управления и планирования мероприятий по поддержанию ЭВР на постоянном высоком уровне. А 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 почвенных условий, – снижение непродуктивных расходов или снижение значений знаменателя в расчетной формуле.

2.5. Факторы управления водообеспеченностью растений

Дата посадки. Этот фактор весьма важен, особенно в условиях дефицита влаги. Он важен потому, что 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 прорастания растений и запасов влаги. Или, более определенно, на основании прогнозных расчетов и использования соответствующих технологий. Но в любом случае, выполнение решения по посадке должны быть очень быстрым и точным.

Способ посадки. Этому вопросу посвящено очень много работ. Цель – найти оптимальное размещение растений в рядках и расстояние между рядками, чтобы растения в наибольшей мере использовали солнечную радиацию. То есть увеличить эффективность фотосинтеза, тем самым увеличить и ЭВР за счет роста числителя. 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., которые также увеличивают знаменатель в формуле ЭВР.

Литература

1. *Медведев В. В., Булыгин С. Ю., Лактионова Т. Н., Деревянко Р. Г.* Критерии оценки пригодности земель Украины для возделывания зерновых культур // Почвоведение. № 2. 2002. С. 216–227.
2. *Судницын И. И.* Движение почвенной влаги и водопотребление растений. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1979. 253 с.
3. *Слейчер Р.* Водный режим растений. М. : Мир, 1970. 220 с.
4. *Физика среды обитания растений.* Л., 1968. 304 с.
5. *Plant Environment and efficient water use.* 1981.Ed. By W.H.Pierre, Don Kirkham, J.Pesek, R.Show. ASA&SSSA of America. 295 p.
6. *Viets F. G.* Increasing Water Use Efficiency by Soil Management. In “Plant environment and efficient water use. Ed.by W.H.Pierre, Don Kirkham, John Pesek, Robert Shaw. Publ. by ASA&SSSA. 1981. 240 p.

Глава III

СТРУКТУРА ПОЧВЫ

3.1. Гранулометрический, микроагрегатный и агрегатный анализы

Одним из основных свойств почвы как уникального природного образования является то, что она по своему строению не однообразна и гомогенна, а состоит из отдельных почвенных агрегатов (педов). Агрегаты, в свою очередь, состоят из микроагрегатов, последние – из элементарных почвенных частиц. Это качество почвы отражает иерархическое строение. По современным представлениям почвенный горизонт состоит из почвенных отдельностей, или агрегатов. А между агрегатами – межагрегатное поровое пространство, которое может быть выражено и тонкими, и крупными, и замкнутыми порами. Если почва достаточно сухая, вырезанную из почвы глыбку можно легко разделить на почвенные агрегаты. На этом основано морфологическое описание почвы. Более глубокое исследование почвы требует уже деления агрегатов на еще более мелкие составляющие – микроагрегаты, частицы размерами $< 0,25$ мм. Микроагрегаты состоят из совсем мелких частиц: частиц песка, обломков пород, глинистых минералов, органического вещества. Нам предстоит разобраться в значении, которое имеет для почвы такого рода иерархия почвенных частиц, в методах анализа и способах оценки указанных составляющих почвы, – в элементарных почвенных частицах, микроагрегатах, агрегатах, в свойстве ее дисперсности, которое характеризуется гранулометрическим составом.

Гранулометрический состав почвы, или ее текстура, – это уровень «Базовой структуры». Базовой – потому что именно на этом уровне изучения почвы формируются основные, базовые, свойства почвы. От того, в какой степени в почве представлены крупные или мелкие частицы, будут зависеть все фундаментальные свойства, ее поведение в отношении поглощения и проведения ве-

ществ и энергии, их трансформация, т.е. все основные процессы, которые определяют облик, свойства, внутреннюю жизнь почвы и ее функции в биосфере.

Такая важная характеристика почвы, как дисперсность, проявляется в двух качествах – в виде свойств малого размера частиц и в высокой удельной поверхности. Во многом эти свойства взаимосвязаны. Однако они обладают и определенной независимостью, характеризуя дисперсность почвы, как по наличию частиц разного размера, так и по состоянию и свойствам поверхности этих частиц. Наличие в составе твердой фазы почвы частиц различного диаметра оценивается по гранулометрическому составу почв.

Прежде всего, необходимо определить, с какими частицами мы имеем дело при гранулометрическом составе. В этом случае анализируются те наименьшие частицы твердой фазы почвы, ее первооснова, которые трудно разрушить физическими (растиранием) и химическими (воздействие щелочей и кислот) методами, за что они и называются *элементарными*.

Элементарные почвенные частицы (ЭПЧ) – обломки горных пород и минералов, а также аморфные соединения, все элементы которых находятся в химической взаимосвязи и не поддаются разрушению общепринятыми методами пептизации.

В почве представлены частицы совсем тонкие – илистые, а также крупные – гравий (1–3 мм) и каменистая часть почвы (>3 мм). Между этими частицами расположена область пылеватых и песчаных частиц. Илистые, как правило, имеют размеры <0,001 мм. Эта целая область очень мелких, тонких частиц, куда входят и коллоиды (<0,0001 мм). Выделенные по размерам диапазоны (ил, гравий, каменистая часть) называют *фракциями гранулометрических элементов*, а относительное содержание выделенных фракций – *гранулометрическим составом почв*.

Под гранулометрическим (механическим – устаревшее, почвенной текстурой) составом почв и почвообразующих пород понимают относительное содержание в почве элементарных почвенных частиц различного диаметра, независимо от их минералогического и химического состава. Гранулометрический состав выражается, прежде всего, в виде массовых процентов фракций гранулометрических частиц различного размера.

Как правило, почвоведы принимают за грубые (гравий и каменистую часть почвы) элементы размером >1 мм (в российской классификации), >2 мм – в зарубежных. У грунтоведов частицы гравия и дресвы также превышают 2 мм. Этот размер можно считать установленным. Он не вызывает особых дискуссий, так как в обычных почвах (за исключением, конечно, каменистых, горных и др.) таких частиц встречается немного, и разница в количестве частиц размерами >1 мм и >2 мм невелика. Учитывая, что эти частицы выделяются отсеиванием на ситах, и даже в каменистых, щебнистых и других грубодисперсных почвах почвоведы определяют, как правило, гранулометрический состав мелкозема, переход от одной классификации к другой не представляет особых трудностей и погрешностей.

Сложнее с нижней границей самых тонких частиц. Считается, что сначала В. Р. Вильямс в 1893 г, а потом С. С. Морозов в 1949 г. отметили, что у тонких частиц, диаметром $<0,001$ мм начинает наблюдаться броуновское движение, эти частицы не осаждаются в суспензии свободно под действием силы тяжести. Этот качественный скачок в поведении частиц данного размера послужил основой для выделения самой тонкой фракции ЭПЧ, названной вначале глинистой, а потом илистой. Название это произошло от того, что в этой тонкой фракции преобладали вторичные глинистые минералы. Именно эта граница, ЭПЧ диаметром $<0,001$ мм и вошла практически во все классификации, используемые российскими почвоведом, грунтоведами, инженерными геологами, за исключением строителей, когда в ГОСТ 12536-79 «Методы лабораторного

определения ГОСТ гранулометрического (зернового) и микроагрегатного состава», а также в ГОС 25100-95, используемом в инженерных геологических изысканиях, в качестве самой тонкой фракции вводятся частицы размером $<0,005$ мм. Отметим, что граница, принятая в отечественных почвоведении и грунтоведении, имеет больше оснований и опыт её использования указывает на надежность её определения и использования в почвах.

В большинстве зарубежных классификаций фракций ЭПЧ (западно-европейской, американской, в частности, Департамента Агрономии и Общества почвоведов, международных обществ) выделяется в качестве самой тонкой фракция $<0,002$ мм – глинистая фракция (Лозе. Матье, Jury et al, 1991). Основанием для выделения именно этой границы послужило предложение А. Аттерберга, который в 1912 г. выделил её опять же по наличию броуновского движения у частиц данного размера. Отметим, что в организациях Департамента агрономии этот предел был принят в 1938 г., а до этого использовался нижний предел $<0,005$ мм, как наименьший диаметр, определяемый микроскопически. Отметим также, что в ряде организаций США этот нижний предел не обязательно составляет 0,002 мм: в Американской ассоциации дорожного строительства и Ассоциации тестирования материалов (American Association of State Highway Officials, American Society for Testing and Materials) он составляет, как и в российской, $<0,001$ мм.

Второй важнейшей и, видимо, имеющей достаточно много объективных оснований для выделения, является граница диаметров частиц в 0,05 мм. Эта границы пылеватой фракции. А. Аттерберг (1912) установил эту границу по резкому изменению липкости, а И. В. Попов в 1941 г. обосновал её в экспериментах, в которых прибавление этих частиц к песку резко уменьшало порозность, фильтрацию и другие физические свойства образующихся смесей. В зарубежных классификациях фракция 0,05-0,35 мм называется песчаной. Получается, что используются в основном 3 фракции: $<0,002$, 0,002-0,05, 0,05-0,25 мм, т.е. фракции глины, пыли и песка.

В российской же, – кроме фракций ила пыли (<0,001 мм), пыли (0,001-0,05), песка (0,05-1 мм) принято и более дробное деление внутри отдельных фракций песка и пыли. В пылевой фракции, выделяют лессовую фракцию, или, как принято в геологии, частиц алевритового размера (0,05-0,01 мм) – фракции крупной пыли. Учитывая, что фракция тонкой пыли (0,005-0,001 мм) также была уже использована, то сформировалась и промежуточная фракция, средней пыли (0,01-0,005 мм). Фракция песка также была разделена на крупный, средний и мелкий. Таким образом, российская классификация ЭПЧ получила законченный, весьма подробный, обоснованный и самодостаточный вид. Теперь, зная содержание различных фракций рассчитывают фракцию физической глины: сумму процентного содержания частиц размерами менее 0,01 мм. На основании содержания частиц физической глины и классифицируют почвы по гранулометрическому составу. Эта классификация представлена таблице 3.

Таблица 3

**Классификация почв по гранулометрическому составу
(по Н. А. Качинскому)**

Содержание физической глины (частиц < 0,01 мм), %			Краткое название почвы по гранулометрическому составу
Подзолистого типа почво- образования	Степного типа почво- образования	Солонцы и сильно солонце- ватые почвы	
0–5	0–5	0–5	Песок рыхлый (Пр)
5–10	5–10	5–10	Песок связанный (Псв)
10–20	10–20	10–15	Супесь (С)
20–30	20–30	15–20	Суглинок легкий (Сл)
30–40	30–45	20–30	Суглинок средний (Сср)
40–50	45–60	30–40	Суглинок тяжелый (Ст)
50–65	60–75	40–50	Глина легкая (Гл)
65–80	75–85	50–65	Глина средняя (Гср)
>80	>85	>65	Глина тяжелая (Гт)

В зарубежных классификациях используют 3 основные фракции, – глины (<0,002 мм), пыли (0,002-0,05 мм) и песка (0,05-2 мм). Соотношения этих

3-х фракций дают название почвы по гранулометрии на основании использования гранулометрического треугольника, по осям которого и отложены процентные содержания указанных 3-х фракций. Пересечение процентных содержаний 3-х фракций внутри треугольника для каждого почвенного образца и дает его название по гранулометрии (рис. 16).

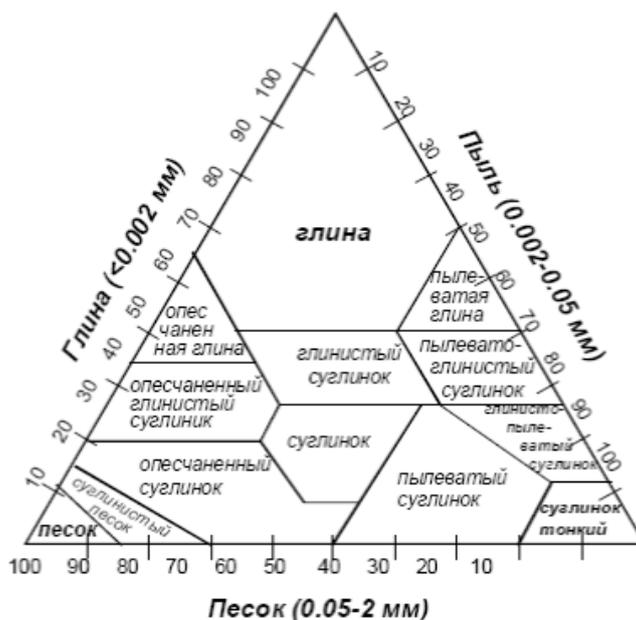


Рис. 16. Треугольник классификации почв по гранулометрическому составу в зарубежных классификациях почв по гранулометрическому составу

К сожалению, прямого соответствия между зарубежными и российскими градациями почв по гранулометрическому составу найти не удастся, - и понятно, почему: нет соответствия между размерами фракций, в российской классификации нет фракции 0,002 мм. В качестве качественного соответствия названий почв по гранулометрическому составу можно использовать таблицу 4. Соответствие названий по международной классификации и отечественной классификации Н. А. Качинского (в круглых скобках указаны дополнительные названия по преобладающим фракциям, в квадратных – возможный гранулометрический аналог).

**Упрощенная классификация,
используемая в некоторых зарубежных классификациях**

Название почвы по международной классификации	Соответствующее название почвы по российской классификации
Sandy loam	Средний [легкий] суглинок (крупно-пылеватый)
Loam	Средний [легкий] суглинок (пылеватый)
Clay loam	Средний суглинок (илогато-пылеватый)
Silty clay loam	Тяжелый суглинок (иловатый)
Sandy clay	Легкая глина (илогато-крупнопылеватая)
Silty clay	Средняя [легкая] глина (илогато-пылеватая)
Clay	Средняя [тяжелая] глина
Silt loam	Средняя глина (иловатая)
Silt	Средняя глина (пылеватая)
Sandy clay loam	Тяжелый суглинок (крупнопылегато-мелкопесчаный)

3.2. Агрономическая характеристика структуры

Отдельные гранулометрические частицы могут взаимодействовать друг с другом, «склеиваясь» и образуя сначала микроагрегаты, а затем и макроагрегаты, педы, почвенные комки и фрагменты. Отметим очень важный момент в организации микроагрегатов: основную связующую роль между пылеватыми и песчаными элементарными почвенными частицами (скелетом) играют илистые частицы. Так формируется из элементарных почвенных частиц первичная структурная единица почвы – микроагрегат. Соединяясь друг с другом, микроагрегаты образуют уже макроагрегаты, или просто агрегаты. Граница между микро- и макроагрегатами, по предложению К. К. Гедройца, находится на уровне 0,25 мм. Особенно важна устойчивость, стабильность почвенных микро- и макроагрегатов, способность их противостоять внешним воздействиям.

Именно от этой способности агрегатов зависит и противозерозионная устойчивость почв, и способность выдерживать внешние механические нагрузки, и многие другие почвенные функции.

Итак, основные термины:

Агрегаты (микроагрегаты $<0,25$ мм и макроагрегаты $>0,25$ мм) – это группа элементарных почвенных частиц или микроагрегатов, которые соединяются друг с другом прочнее, чем с другими соседними почвенными частицами.

Почвенный пед – термин во многом аналогичный агрегату. Однако термин «почвенный агрегат» чаще всего применяют для зернистой, комковатой структуры гумусово-аккумулятивного и пахотного горизонтов, а «пед» – для разнообразных структурированных природных почвенных образований в различных горизонтах почвы.

Почвенный комок, фрагмент – термин, аналогичный почвенному агрегату, но применяемый, как правило, к агрегатам размером >10 мм.

Стабильность (устойчивость) агрегатов – способность сохранять пространственное распределение твердой фазы почвы и порового пространства при действии внешних сил. Это свойство, указывающее насколько соединяющие внутриагрегатные силы способны противостоять внешним разрушающим силам.

Для определения распределения содержания фракций микроагрегатов (фракции имеют те же размеры, что и в гранулометрическом составе) почву подвергают физико-химическому и механическому воздействию, разрушающему макроагрегаты, но сохраняющему микроагрегаты. Это должно быть воздействие более слабое, чем используется при гранулометрическом анализе. Поэтому, при микроагрегатном анализе применяют: (а) интенсивное механическое взбалтывание в дистиллированной воде (метод Н. А. Качинского), (б) на порядок более низкую концентрацию (0,4%-ная) пирофосфата натрия, чем при гранулометрическом анализе и очень слабое механическое воздействие. Эти физи-

ко-химические диспергации позволяет разрушить макроагрегаты, но сохранить неразрушенными микроагрегаты. Определение содержания фракций микроагрегатов производят пипет-методом или другими методами, используемыми для гранулометрического анализа.

Традиционно распределение микроагрегатов по размерам (микроагрегатный состав почв) рассматривается совместно с гранулометрическим составом почв. Более того, как указывалось выше, фракции микроагрегатов по размерам аналогичны фракциям гранулометрических элементов. Это позволяет провести ряд оценок устойчивости микроструктуры.

Ниже приводятся ряд оценочных градаций почв по гранулометрическому и микроагрегатному составам.

$$\text{Коэффициент дисперсности по Качинскому (Кд, \%): } K_d = \frac{I_m}{I_g} 100 \%,$$

где I_m и I_g – содержание фракции ила при микроагрегатном и гранулометрическом составах.

<15 – высокая микрооструктуренность

15-25 – хорошая

25-40 – удовлетворительная

40-60 – неудовлетворительная

>60 – весьма низкая.

$$\text{Степень агрегированности по Бэйверу (Аг, \%): } A_g = \frac{P_m - P_g}{P_m} 100\%,$$

где P_m и P_g – содержания фракции >0,05 мм при микроагрегатном и гранулометрическом анализе.

>90 – очень высокая микроагрегированность

80-90 – высокая

65-80 – хорошая

50-65 – удовлетворительная

35-50 – слабая

20-35 – весьма слабая

<20 – низкая.

Приведенными показателями микроагрегированности можно пользоваться как при сравнении почвенных образцов, так и при характеристике микроагрегатной устойчивости конкретной почвы.

3.3. Макроагрегатный состав почв

В отличие от микроструктуры, макроструктуру, или собственно структуру почвы можно анализировать визуально, так как к ней относятся почвенные агрегаты (или педы) размерами более 0,25 мм. В России и в ряде европейских стран принято следующее определение структуры почвы: «Это форма и размер структурных отдельностей (макроагрегатов), на которые распадается почва» («Толковый словарь по почвоведению», 1975 г.). В словаре Американского общества почвоведов дается следующая характеристика структуры почвы: «Структура почвы характеризуется формой и степенью оформленности структурных отдельностей, или педов». Что касается разделения структурных отдельностей по форме – российская (по С. А. Захарову) и другие классификации весьма схожи. Выделяют в основном 6 типов структур:

массивная (бесструктурная во влажном состоянии);

зернистая;

столбчатая;

блочная;

пластинчатая;

призматическая.

По степени оформленности структурные отдельности (педы) разделяют на (1) бесструктурные, (2) слабо-, плохооформленные, (3) средне-, хорошооформленные и (4) прочные структурные отдельности. Это подразделение отражает не только собственно форму педов, но и условия, в которых они существуют: чем более прочные и крупные педы встречаются в почве, тем в большей мере этой почве свойственны трещины, крупные макропоры. Такая

взаимосвязь размеров и формы педов с наличием в почве крупных проводящих путей также может быть использована при характеристике почв и введена в соответствующие уравнения почвенных процессов в виде числовых ранговых показателей. Это очень важно для количественного описания процессов, в которых структура играет весьма значительную роль – при движении воды в почве, при механических деформациях почв и во многих других процессах. Когда необходимо внести фактор структуры в количественное описание изучаемого процесса, то поступают именно так: вводят морфологическую характеристику в виде числового индекса (рангового показателя), – в модели переноса влаги, деформации почв.

Структура почвы – это форма и размер структурных отдельностей в виде макроагрегатов (педов), на которые распадается почва. Структура почвы характеризуется формой и степенью оформленности структурных отдельностей.

В физике почв структуру почвы оценивают количественно на основании распределения содержания агрегатов (воздушно-сухих и в воде) по их размерам. Аналогично тому, как это делается в гранулометрическом и микроагрегатном анализе, структура выражается в содержании фракций агрегатов определенного размера (диаметра). Первым количественным показателем структуры является содержание воздушно-сухих агрегатов различного размера. Получается этот показатель благодаря рассею воздушно-сухого почвенного образца в лаборатории на ситах с различным диаметром отверстий. Как правило, используют сита с диаметрами отверстий 10, 7, 5, 3, 2, 1, 0,5 и 0,25 мм, соединяя их в последовательный набор – от большего диаметра к меньшему. На верхнее сито с диаметром 10 мм высыпается предварительно взвешенный средний образец почвы, сита встряхивают, и агрегаты располагаются в ситах соответственно их размерам: на верхнем – >10 мм (фракция > 10 мм), на следующем с диаметром 7 мм – фракция 7–10 мм, с диаметром 5 мм – фракция 5–7 мм и т.д., а в остатке будут микроагрегаты и элементарные почвенные частицы диаметром <0,25 мм – пылеватая часть почвы. Содержание каждой фракции легко можно рассчитать

как соотношение этой фракции к взятой навеске. Естественно, что самые крупные агрегаты – глыбы, и самые мелкие – пылеватая часть почвы, указывают на неблагоприятное агрофизическое состояние почвенной структуры. А агрегаты размерами 10–0,25 мм – самые важные, они придают почвенной структуре ее уникальный вид в виде почвенных комочков и определяют почвенное плодородие. Поэтому их и называют агрономически ценными. Содержание агрономически ценных агрегатов – важнейший показатель ее состояния: чем выше их содержание, тем лучше почва. Недаром говорят: «Культурная почва – структурная почва». Итак, содержание агрономически ценных агрегатов – один из важнейших показателей структурного состояния почвы. Поэтому для количественной оценки структурного состояния пахотных почв и пользуются обычно следующими качественными оценками структуры на основании количества агрегатов именно этого, агрономически ценного диапазона, 10–0,25 мм:

>60% – отличное агрегатное состояние;

60–40 – хорошее;

<40% – неудовлетворительное.

Либо используют так называемый коэффициент структурности ($K_{стр}$):

$$K_{стр} = \frac{\Sigma(10-0.25мм)}{\Sigma(>10мм, <0.25мм)}$$

Как видно из приведенного выражения $K_{стр}$, этот коэффициент также основан на количестве агрономически ценных агрегатов. Соответственно, и диапазоны $K_{стр}$, используемые для качественной оценки структуры, составляют:

>1,5 – отличное агрегатное состояние;

1,5–0,67 – хорошее;

<0,67 – неудовлетворительное.

Оценку структуры почвы в отношении ее водоустойчивости проводят по количеству агрегатов определенного размера, получающихся после «мокрого» просеивания. В данном случае – по количеству агрегатов >0,25 мм. Чем больше крупных агрегатов (крупнее 0,25 мм), полученных в результате просеивания

почвы в воде, тем лучше водоустойчивость структуры. Приводим классификационные диапазоны для качественной характеристики водоустойчивости структуры по сумме агрегатов размерами $>0,25$ мм:

<30 % – неудовлетворительная;

30–40 – удовлетворительная;

40–75 – хорошая;

>75 % – избыточно высокая.

Таким образом оценивают агрегатную почвенную структуру: во-первых по количеству агрономически ценных агрегатов и, во-вторых, по водоустойчивости агрегатов. Эти два качества макроагрегатов чрезвычайно важны и для оценки почвы неразрывны.

Литература

1. *Шеин Е. В.* Курс физики почв. М. : Изд-во Моск. ун-та, 2005. 260 с.
2. Теории и методы физики почв. Коллективная монография под ред. Е. В. Шеина и Л. О. Карпачевского. М. : Гриф и Ко, 2007. 460 с.

Глава IV

ФИЗИКА МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

4.1. Основные элементы минерального питания растений

Для большинства растений необходимы в том или ином количестве 16 элементов, которые приведены в таблице 5. 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 . Так же 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 5

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+})

4.2. Основные механизмы переноса веществ

Основных физических процессов подтока и переноса веществ в растении два - конвекция и диффузия. Конвекция, движение вещества с массовым потоком раствора. Массовый поток жидкости в вегетирующее растение всегда существует за счет транспирации. Поэтому вполне возможен перенос ионов к корню и по растению за счет этого процесса. 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 растения элемента ниже, чем в почвенном растворе. И тем ниже, чем выше потребность в нем. Соответственно, выше градиент концентрации между поверхностью корня и в почвенном растворе, выше диффузионный поток. Причем большинство положительно заряженных биофильных элементов растение способно потреблять из сорбированного состояния, за счет обменных реакций «ППК – почвенный раствор» и «почвенный раствор – поверхность корня». Все это схематично указано на рисунке 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 активностями (концентрация) потребляемых ионов в растворе.

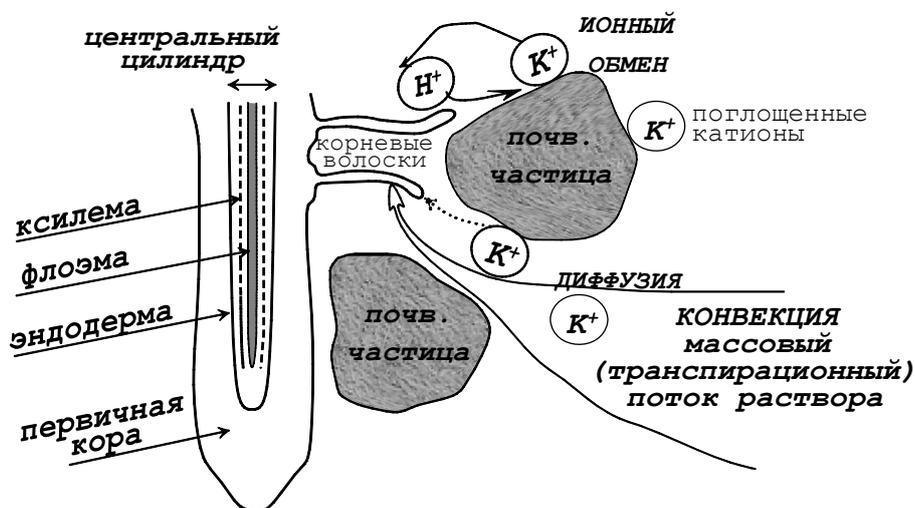


Рис. 17. Схема процессов подтока веществ к корню растения

О значении *конвекции* в передвижении веществ и их поглощение корнем 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. Так вот 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 в почвенном растворе. Если концентрация элемента в почвенном растворе окажется выше расчетной, то обеспечение растения этим элементов 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 таблице 6.

Таблица 6

**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 иона К и Р потребляются из раствора со значительно большей скоростью, чем это возможно конвекционным путем. Их перенос осуществляется в виде диффузионного. При этом, следует учитывать, что процесс диффузии ионов в почве довольно длительный.

Действительно, коэффициент диффузии большинства ионов в растворе составляет не более $1,73 \text{ см}^2/\text{сут}$. Для иона К коэффициент диффузии в растворе составляет $1,71$, ионов NO_3^- – $1,64$, Са и Mg – $0,67$ и $0,6 \text{ см}^2/\text{сут}$. 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 2-3 порядка ниже. По подсчетам Барбера (1988) ион калия за сутки за счет диффузии способен передвинуться не более чем на $0,13 \text{ см}$, а H_3PO_4^- – и того меньше, всего только на $0,004 \text{ см}$. 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 довольно затруднительно: трудно «разделить» факторы подтока иона к корню за счет диффузии и роста корня в направлении большей концентрации иона.

Литература

1. Барбер С. А. Биологическая доступность питательных веществ в почве. Механистический подход. Пер. с англ. М. : Агропромиздат, 1988. 376 с.
2. Най П. Х., Тинклер П. Б. Движение растворов в системе почва–растение. М. : Колос, 1980. 365 с.
3. Handbook of Soil Science. Ed. By Malcolm E. Summer. 2000, CRC Press. P. 22-34.
4. Pate J. S., Sharkey P. J., Atkins C. A. Nutrition of developing legume fruit. Functional economy in terms of carbon, nitrogen, water. “Plant Physiology”, v.59. 1977. P. 506-510.

Глава V

РАСТЕНИЯ И СВЕТ

5.1. 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, от света, в частности. При этом не все и не всегда для растения в целом будет идти же по тем зависимостям, которые получены для пигментов. И уж конечно, имеются отдельные специальные закономерности по использованию растительным покровом световой энергии. Поэтому к общему ответу о значении света для растений, неизбежно появляются дополнительные вопросы, которые для реального растительного покрова становятся главенствующими. Например, какие части спектра растений 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 освещения. На этих вопросах и остановимся.

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. Однако, это было показано для растительных пигментов, главный из которых - хлорофилл. В процессе влияния световой энергии на

рост и развитие растений следует учитывать и процессы отражения, рассеивания, прохождения, т.е. транспорта лучистой энергии в листе растения. В целом ход фотосинтетической кривой в виде зависимости урожая от длин волн с учетом этих процессов остается прежним (см. рис. 18), 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. Это связано, как подчеркивалось выше, с особенностями поглощения света листовой поверхностью, особенностями физических процессов в фотосинтетическом аппарате листа, а не только его пигментной части.

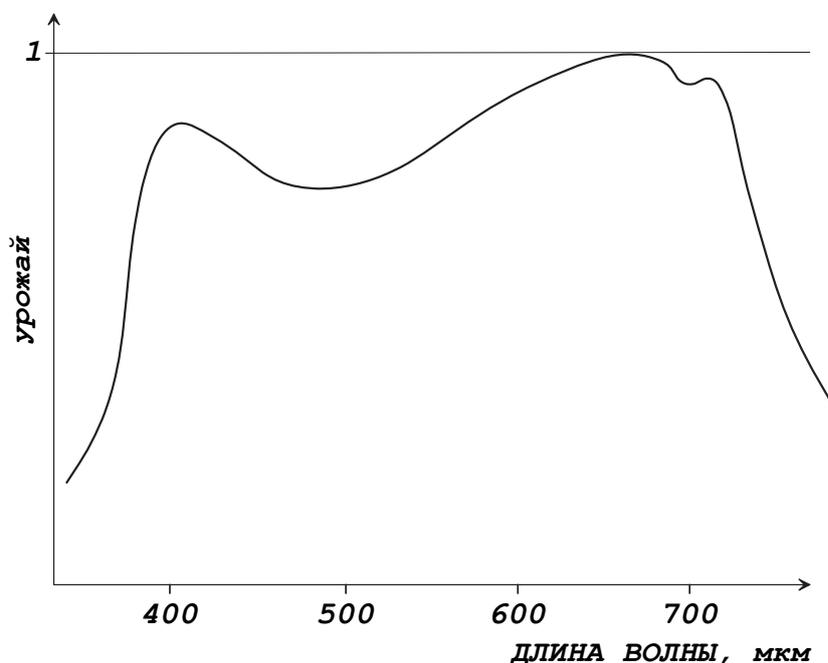


Рис.18. Относительный урожай растений при различных длинах волн (по МакГри, 1986).

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. Поэтому остановимся на значении положения листьев для формирования продуктивности сообщества.

5.2. Рост и усвоение солнечной радиации

Большинство исследований используют закон ослабления радиации в растительном покрове, аналогичный закону Ламберта-Буге-Бэра:

$$I(L) = I(0) \exp(-KL),$$

где $I(L)$ – радиация на горизонтальной поверхности под листовой поверхностью, имеющей индекс листовой поверхности L , K – коэффициент экстинкции (в случае растений поглощения или ослабления листовой поверхностью лучистой энергии), а $I(0)$ – поступающая световая энергия.

Физически, применение этого уравнения приравнивает растительное сообщество к некоторой непрозрачной среде с коэффициентом поглощения K . Это уравнение показывает, что поглощение световой энергией определенным листовым ярусом в одинаковой степени зависит от K , и от L . Чем эти величины больше, тем лучше этот световой ярус поглощает световую энергию. Для величины листового индекса это вполне понятно: чем больше площадь листьев по отношению к занимаемой поверхности, тем больше и поглощается энергии. А вот величина коэффициента поглощения – величина более сложная, которая зависит от геометрии, расположения в пространстве и свойств листьев. И чем он выше, тем в меньшей степени зависит проходящая через листья энергия от поступающей. То есть, тем больше листья поглощают энергии. Это хорошо видно на рисунке 19 а, б. Для горизонтально расположенных листьев, для которых коэффициент K близок к 0,9, практически вся световая энергия усваивается растениями. И напротив, при вертикально расположенных листьях, когда K приближается к 0,3, зависимость довольно крутая, и увеличение поступающей энергии будет приводить к увеличению поглощения, – растения чувствительны к фактору поступающего света.

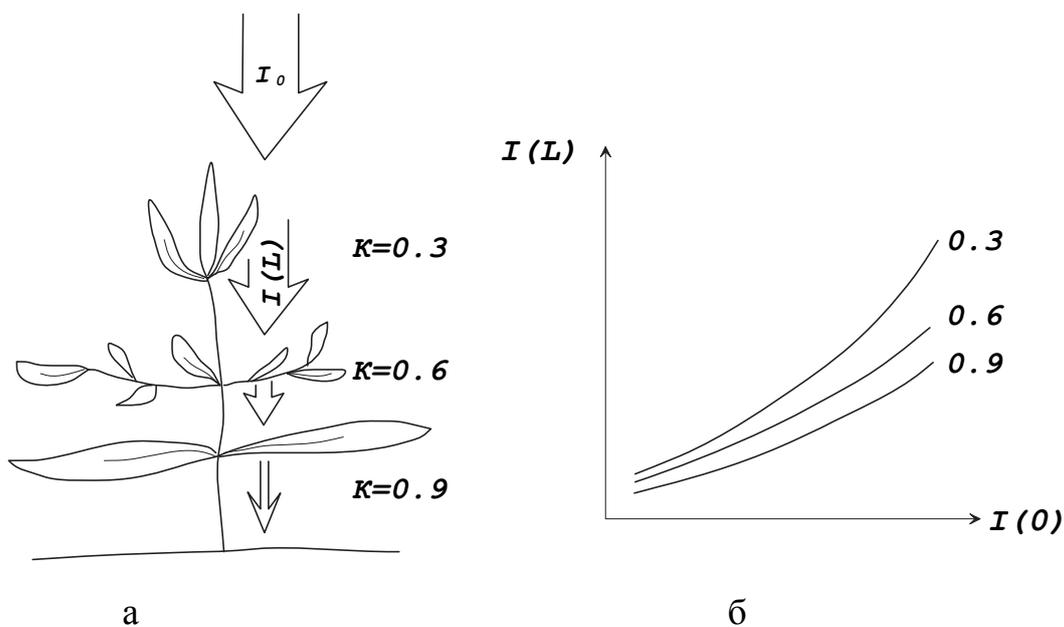


Рис. 19. Зависимость распределения коэффициента поглощения в растительном покрове при различном расположении листьев (а) и изменение светового потока внутри растительного покрова при различных коэффициентах поглощения листьев (б)

Следует ожидать, что и урожай будет зависеть от расположения листьев, или от коэффициента K . По различным данным прирост в случае горизонтально расположенных листьев с увеличением поступающей энергии будет небольшим (рис. 20). Действительно, в этом случае вся поступающая энергия используется при любом ее уровне, реализованы все возможности использования при ее увеличении. В этих условиях уже практически невозможно регулировать продуктивность фактором света через геометрию расположения листьев. А вот в случае вертикального расположения листьев, напротив, прирост оказывается очень отзывчивым от поступающей световой энергии.

Этот момент очень важен с практической точки зрения: ведь формирование многоуровневых посевов должно способствовать более полному усвоению солнечной энергии. Поэтому, если верхние листья многоуровневого посева, скажем, кукурузы, будут иметь вертикальное направление, а нижние листья – ближе к горизонтальному, то это архитектура посева будет оптимально использовать световую энергию.

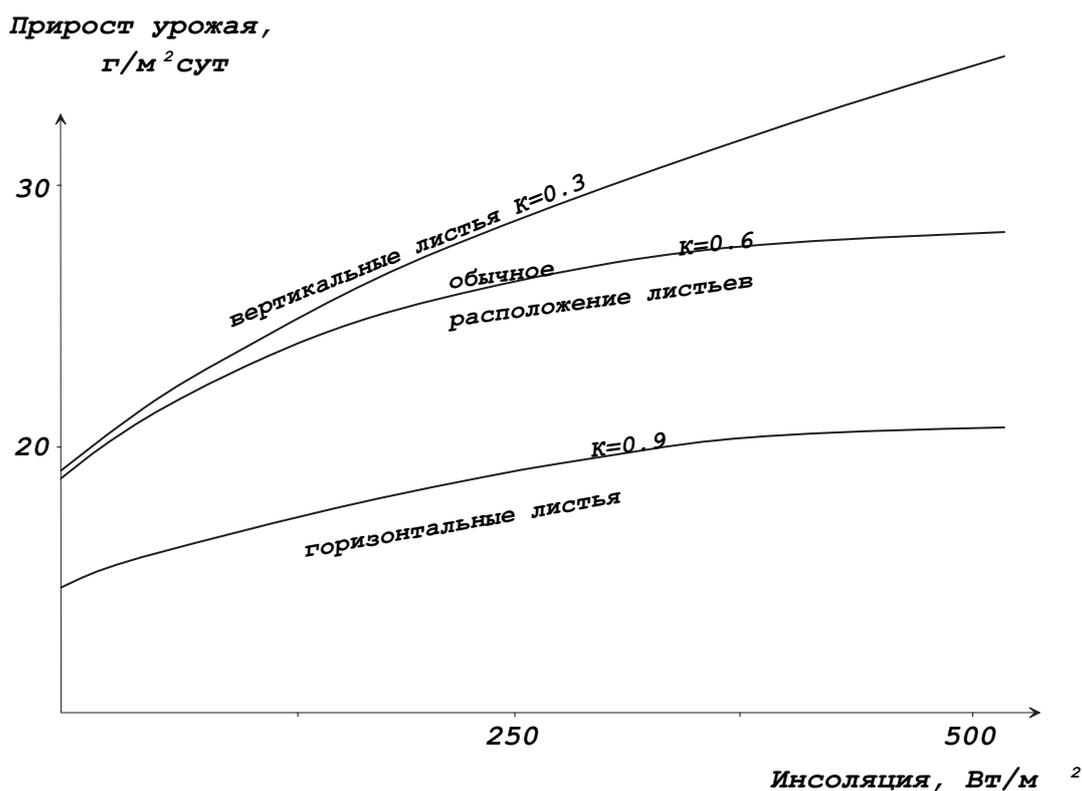


Рис. 20. Зависимость урожая от расположения листьев (коэффициента поглощения, K)

Здесь следует иметь в виду, что положение листьев является не только важным фактором в отношении поглощения световой энергии, но и в отношении газообмена. Как правило, растения с горизонтально расположенными листьями обладают более высоким газообменом. Это хорошо иллюстрируется рисунком 21, на котором представлено распределение потока ФАР и интенсивности газообмена ($мг/дм^2 \cdot ч$) при различном расположении листьев. В случае оптимального расположения листьев в посевах и распределение лучистого потока, и газообмен на всех уровнях примерно одинаков, что характеризует ценоз как оптимальный по продуктивности (об этом говорит и наибольший газообмен всего посева в случае оптимального расположения листьев).

Поэтому мы в очередной раз убеждаемся, что рассмотрение отдельно взятого фактора (например, интенсивности и направления светового потока) имеет важное познавательное значение. Но рост, развитие, продукционный процесс — эти процессы зависят от многих факторов, среди которых опять-таки возможно

преимущественное воздействие лимитирующего фактора и компенсационное действие сопряженных.

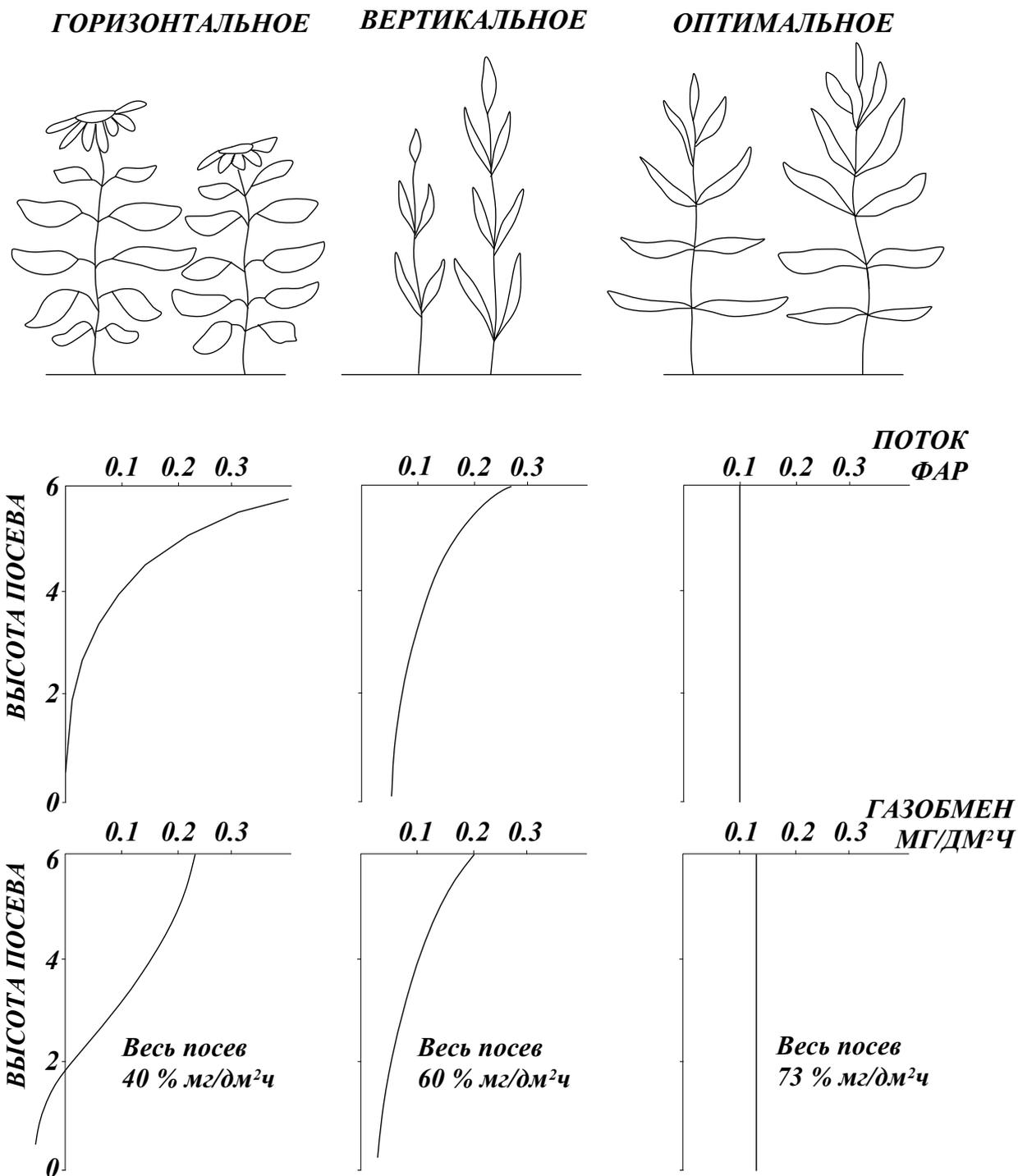


Рис. 21. Распределение потока ФАР и интенсивности газообмена листьев в посевах в зависимости от архитектуры посева (по Х. Т. Тоомингу, 1977)

Таким примером как раз и является преимущественное горизонтальное расположение листьев. С точки зрения направления солнечных лучей такое

расположение оптимально в тропических широтах, при вертикальном падении световых лучей. В северных широтах такое расположение листьев оказывается невыгодным. Но горизонтальное расположение листьев, особенно для отдельных листьев в верхней части посева, выгодно с точки зрения газообмена. Если же имеется недостаток, каких либо ресурсов, когда развитие большой поверхности листьев ограничено (условиями минерального и водного питания, метеоусловиями), то растения формируют преимущественно горизонтально направленные листья, компенсируя недостаток каких-либо факторов оптимизацией газообмена и поступления фотосинтетически активной радиации.

Следует учитывать и еще один важный момент в отношении положения листьев к световому потоку и их газообмена, т.е. в отношении архитектуры посева: динамику газообмена и изменения угла наклона лучей в течение светового дня. Кроме того, имеются большие возможности для регулирования прироста за счет изменения расположения листьев растений, или, напротив, расположения светового источника по отношению к листьям растений, т.е. в условиях теплиц.

Рассмотрим значение этого фактора – положение листьев относительно светового потока в течение светового дня, – подробнее.

5.3. 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 22, а). Это положение доказывает классический опыт известного агрофизика, основателя школы агрофизики света и растений,

Б. С. Мошкова. В этом эксперименте, на опытных делянках растения лишались света (прикрывались) на 3 часа в день: одна группа растений прикрывались на 3 часа утром (вариант «утро»), другая – днем (вариант «день») и третья вечером, с 17 до 20 часов (вариант «вечер»). Контролем служили растения, выращенные при непрерывном освещении, биомасса которых была взята 100%. Результаты этого опыта приведены на рисунке 22 б.

Как видно из приведенного рисунка 22 (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. Утром, – это вполне понятно; как правило, утром еще достаточно прохладно и фотосинтетические механизмы «работают» заметно медленнее. Оптимум и температуры, и направления падения световых лучей – это вечерняя пора. Поэтому так важен для растений именно свет вечернего солнца, наиболее продуктивный.

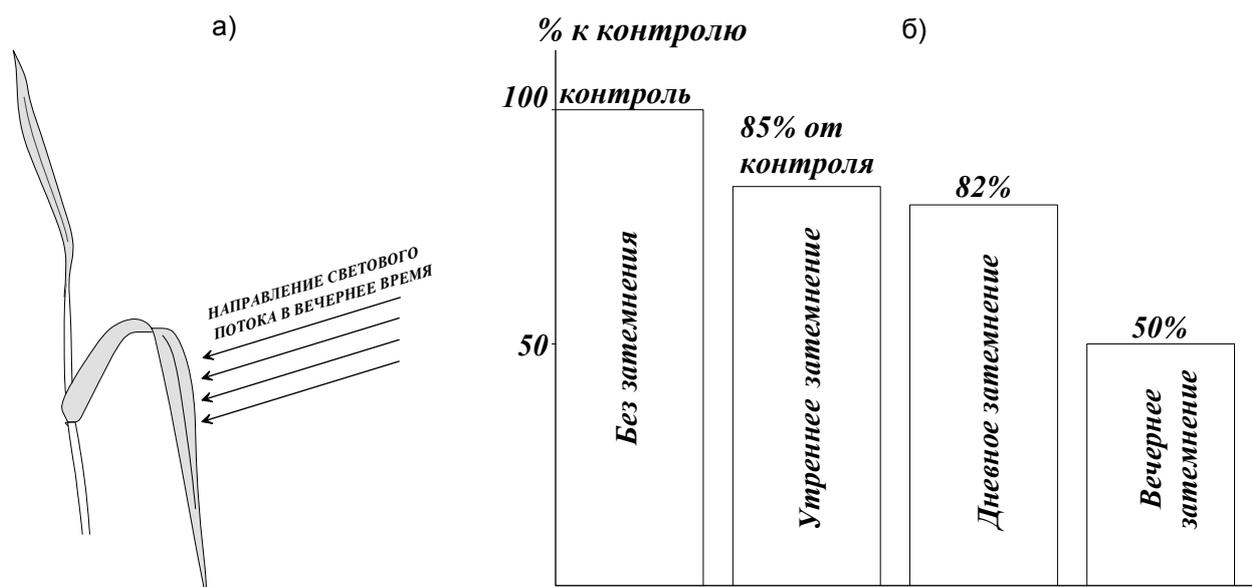


Рис. 22. Схема расположения листа злаков к направлению светового потока (а) и результаты опыта Б. С. Мошкова по влиянию утреннего, дневного и вечернего света (б)

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 ланцевидными листочками (лук, нарциссы и др.) такое расположение осветителей дает заметный (в несколько раз!) прирост урожая.

5.4. 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 рисунке 23 (рис. 23, 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 от способности усваивать световую энергию.

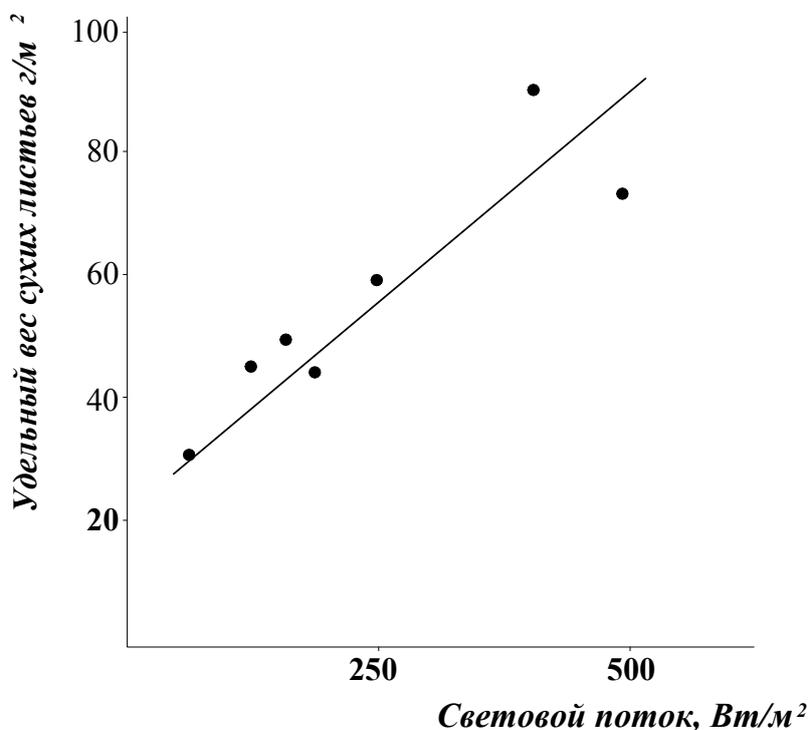


Рис. 23. Зависимость удельного веса сухих листьев (г/м²) растений *Fragaria virginata* от интенсивности светового потока (по Jurik et al, 1979)

При одной и той же интенсивности освещения фотосинтез светолюбивых протекает интенсивнее, чем у теневыносливых (рис. 24), особенно при высоких значениях интенсивности света.

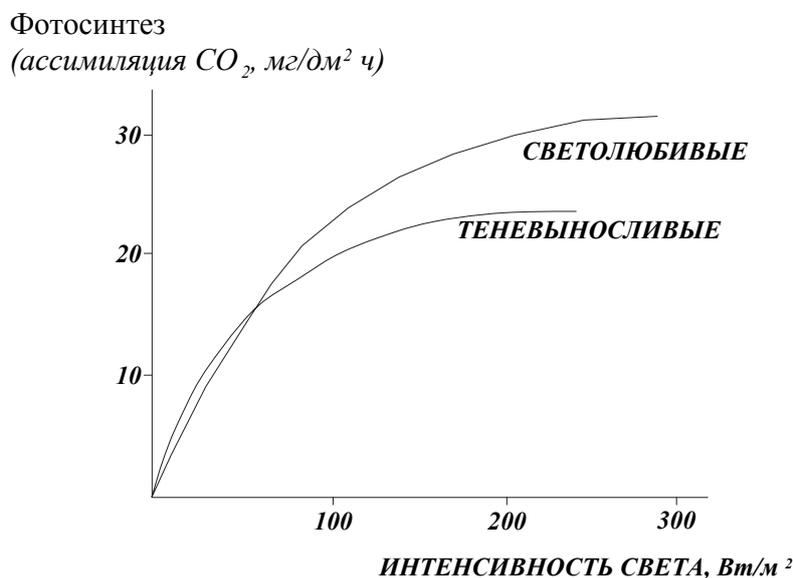


Рис. 24. Световая кривая фотосинтеза для светолюбивых и теневыносливых растений

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. Остановимся на физической основе этого явления.

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. Попытаемся с помощью этих физических параметров, – проводимость и емкость светопроводящей системы растений,

объяснить и некоторые другие факты, касающиеся поведения растений в условиях недостатка света.

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. То есть 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 о разработке 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 таблицы 7.

Параметры роста теневыносливых (*Impatiens parviflora*), 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, (Ауд_л), $м^2 \cdot г^{-1} \cdot 10^{-3}$	теневыносливые	32	43	53	71	80
	тенечувствительные	26	32	43	41	36
Удельная масса листьев (Ауд), $г \cdot г^{-1}$	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 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 теневыносливых 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 пре-

вращается по мере его достижения. Отсюда и большая эффективность его работы у теневыносливых растениях.

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 количества семян в колосе.

5.5. Фотопериодичность. Свет как фактор онтогенеза

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

Давно известны факты, когда северные сорта оказываются совершенно непригодными на юге. Это особенно касается древесных культур и кустарников. Сначала существовало мнение, что на эти 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 явлениям 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, в котором 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 посуровее, 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 является пусковым механизмом подготовки растений к зиме, – растение сбрасывает листья, формирует запасы. И если растение, таким образом, подготовлено, оно оказывается зимостойким.

Литература

1. Тооминг Х. Т. Солнечная радиация и формирование урожая. Л. : Гидрометеоиздат, 1977. 200 с.
2. Mc Gree R. J. Practical applications of action spectra. In Light and Plant development. 1986. Ed. H.Smith. Butterworths. London. 515 p.
3. Jurik T. W., Chabot J. F., Chabot B. F. Ontogeny of photosynthetic performance in *Fragaria vegrinata* under changing light regime. Plant Physiol., 1979. Vol. 63, p. 542-547.

Глава VI

РОСТ, РАЗВИТИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ ПРОДУКТИВНОСТИ

6.1. 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» (см. литературу к данной части). Поэтому, эти важнейшие понятия неразрывны и, конечно, должны рассматриваться совместно, особенно, при рассмотрении продуктивности агроценозов. Лишь для удобства изучения, мы в данном случае будем несколько упрощенно, чисто физически рассматривать рост растений. А именно – как возрастание массы и линейных размеров (объема) отдельных частей растений, индивидуального 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.), происходящее в течение жизни растения, в процессе онтогенеза. В агрономической науке рост и развитие сельскохозяйственных посевов рассматривается как процесс значительно более сложный, многофакторный, регулирование которого должны быть очень точным и во времени и в пространстве.

Начнем рассмотрение этих процессов с момента, когда семя попадает в почву. Сначала происходит передвижение почвенной влаги за счет градиента давления воды. Первоначально, в основном, за счет осмотической составляющей, т.е. за счет более высокой концентрации веществ в семени. Затем уже 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. И в се-

мени 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 температура: с повышением температуры (до определенного предела) увеличивается интенсивность поглощения воды, гидролиз углеводов и белков семян, 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 от вида растения (см. табл. 8).

Таблица 8

«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 уже мало зависит от влажности. Образуется проросток. Оказывается, что количество воды, необходимое для прорастания семени различно у различных видов растений. Так, семена бобовых,

богатые белками, поглощают значительно больше влаги, чем семена злаковых растений. Много воды требуют для прорастания семян льна и сахарной свеклы.

Итак, зародыш семени стал проростком. Появились колеоптиле и зародышевые корни. Из колеоптиле, 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 колеоптиле, поле начинает зеленеть. Это момент очень важен – растение переходит на автотрофное питание, начинается процесс фотосинтеза, начинается интенсивный рост растений. Идет нарастание биомассы, формирование вегетативных, а впоследствии, и репродуктивных органов растений.

Для зеленого растения, у которого фотосинтетический аппарат формирует запасы (резервы) сложных органических веществ (в основном, углеводов, а именно, крахмала и глюкозы, иногда белки), начинается новый этап роста. Теперь рост растений состоит, прежде всего, в формировании структурного вещества из запасов. Структурные вещества – это клетчатка для клеточных стенок, клеточные мембраны, ферменты и пр. Эти структурные составляющие растений являются его долговременными «кирпичиками», которые не станут вновь субстратом для роста или дыхания поддержания. Поэтому, можно определить рост, как формирование структурного вещества растений (клетчатка, мембраны, белки, ферменты) 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.

6.2. 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 , а Φ и R – фотосинтез и 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 $\bar{\Phi}$ – суммарный фотосинтез растения, \bar{R} – суммарное дыхание, ε – коэффициент перехода от массы усвоенной CO_2 к сухой биомассе. Этот коэффициент 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 (цит. Х.Т. Тоомингу, 1984):

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

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. То есть подчеркивается роль листовой поверхности и длительности светового периода для формирования биомассы растений.

Кроме того, как уже говорилось выше в главе «Фотосинтез и дыхание», 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:

$$M = M_c + M_s = M_c + V(C, N),$$

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, мы уже знаем, – это сумма эффективных температур. Так, при достижении некоторой суммы

температур рост корней уменьшается, а рост листьев увеличивается. При дальнейшем увеличении этой суммы будет наступать 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. Этот недостаток тут же компенсировался увеличением поверхности листьев и увеличению 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. Это упрощенный подход к обеспечению процесса роста и позволяет его схематизировать и формализовать.

6.3. Параметры роста

Чуть раньше мы уже отметили, что основными параметрами роста 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 его 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*, $ИЛП=A/S$, – отношение площади листьев к площади всего посева. Как показатель роста и развития $ИЛП$ используется нечасто. Чаще этот показатель используют 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, находящиеся при недостатке света всегда «решают» дилемму: активная фотосинтетическая площадь должна быть наибольшей, но в тоже время, минимальна, 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» ($A_{уд_м}$), как отношение площади листьев к биомассе всего растения: $A_{уд_м} = A/M$. Этот показатель действительно характеризует фотосинтетическую работу листового аппарата, и чем он меньше, тем эффективнее работает фотосинтетический аппарат растения.

3. *Удельная площадь листьев* ($A_{уд_л}$), как отношение площади листьев к массе листового материала, (M_l).

4. *Удельная масса листьев* ($A_{уд}$), 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 показателем 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 неделю, сосна – 9-12, лиственница – 4-5 г/м² неделю.

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

Очень важно отметить, что рассмотрение этого показателя в динамике за вегетационный период может много сказать об особенностях процесса накоп-

ления и расходования веществ растениями. На рисунке 25 представлена динамика этого показателя для двух различных древесных культур. 1-я кривая – 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 (а она характерна для некоторых видов древесных культур) имеет максимум в интенсивности накопления к концу лета, в 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*.

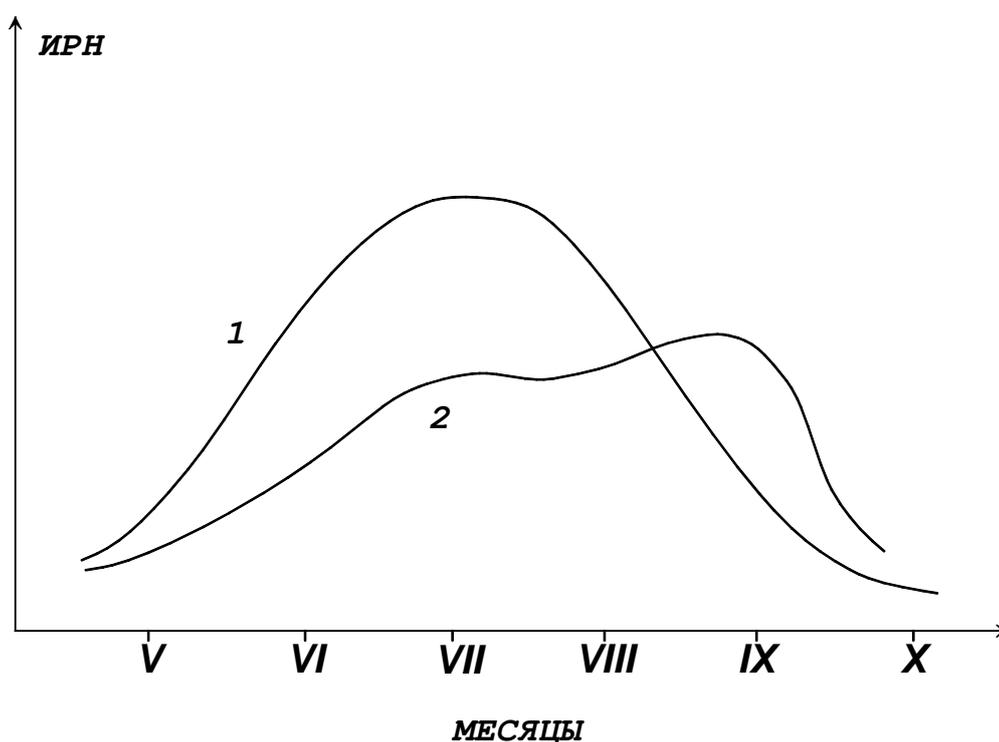


Рис. 25. Динамика индекса результирующего накопления (*ИРН*, г/м² неделю) в течение вегетационного сезона для интенсивно вегетирующих растений без фазы оттока ассимилянтов в корни (1) и в случае осеннего оттока ассимилянтов в подземные органы при заметном увеличении их биомассы (2)

Для того чтобы ориентироваться в сравнительном использовании указанных параметров, уметь получать информацию из приведенных величин, рассмотрим один пример, взятый из лесоводства. В таблице 9 приведены основные показатели роста 4-х летних деревьев в виде общей биомассы, прироста и относительного прироста, площади листьев и параметров, характеризующих накопительные процессы – «листовое массовое отношение», $A_{уд_м}$, и $ИРН$. Как видно из этой таблицы, о лиственницах можно сказать следующее: лиственница Сукачева растет заметно интенсивнее, у нее уже к 4-му 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 мы здесь не обсуждаем.

Таблица 9

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 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, а также фотосинтетической сущностью этих процессов, - параметрами с участием площади листового аппарата: «листовое массовое отношение» ($A_{уд_м}$), «удельная площадь листьев» ($A_{уд_л}$) и удельная масса листьев ($A_{уд}$), а также самый важный параметр – нетто-аккумуляция или индекс результирующего накопления – *ИРН*. И для относительной скорости роста можно записать следующее соотношение:

$$\left(\text{относительная скорость роста, } \frac{\Delta M}{M \cdot \Delta t} \right) = \left(\text{индекс результирующего накопления, } ИРН \right) \times \left(\text{листовое массовое отношение, } A_{уд_м} \right)$$

или

$$\left(\text{относительная скорость роста, } \frac{\Delta M}{M \cdot \Delta t} \right) = \left(\text{индекс результирующего накопления, } ИРН \right) \times \left(\text{удельная площадь листьев, } A_{уд_л} \right) \times \left(\text{удельная масса листьев, } A_{уд} \right)$$

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

6.4. Влияние физических факторов на рост растений

Зная, что рост – это есть разность между процессом фотосинтеза и дыханием, а также зная воздействие физических факторов на составляющие процесса роста, можно было бы предположить влияние тех или иных факторов на ито-

говый 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 следуя, 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 основными факторами окружающей среды можно представить в виде ряда реальных динамических кривых известных факторов. А реальные реализуемые условия для роста и развития – это будет область, ограниченная наиболее удаленными от оптимума значениями факторов. Такой подход мы 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 воздухоудержание и пр. Так и в случае роста, возможно представить условия практически реализуемых условий роста растений в период их развития. Такой пример приведен на рисунок 26. Сплошными линиями на этой диаграмме представлены не-

которые 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 находящие под кривыми оптимумов, – это условия потенциального роста.

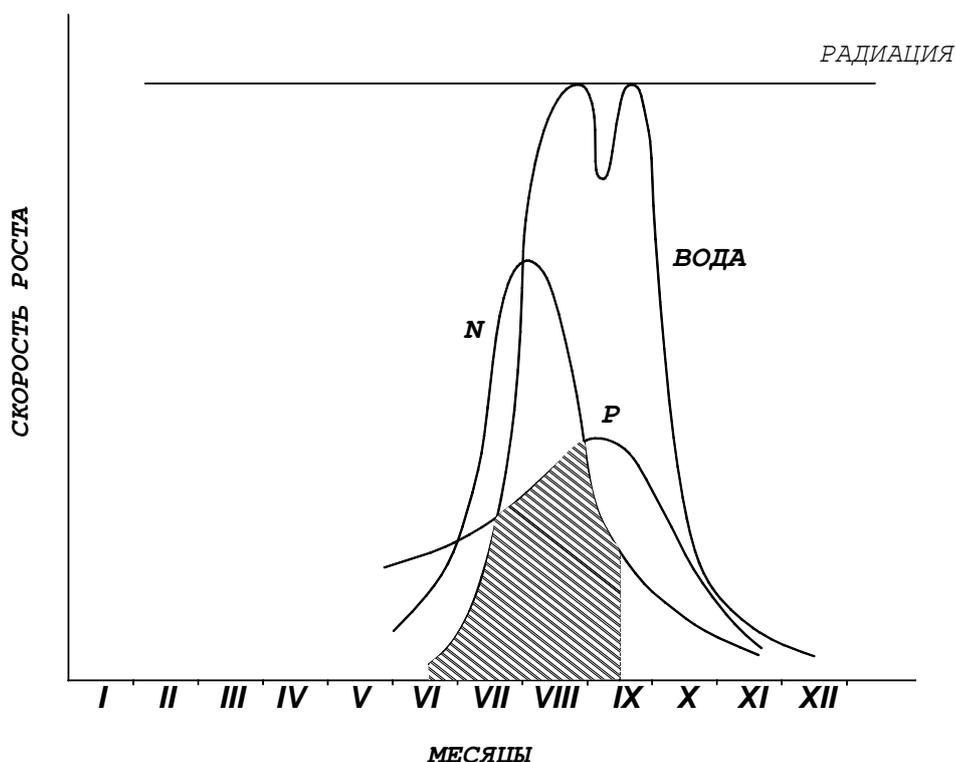


Рис. 26. Рост растений при относительной обеспеченности основными факторами окружающей среды в процессе вегетации (по К. Т.де Виту, 1986). Заштрихованная область – фактически реализуемые условия роста, не заштрихованная под линией радиации – зона потенциального роста

На этом рисунке 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 воздействующие 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. Как же оценить фотосинтез агроценоза? Какие параметры растений надо использовать для суммарного фотосинтеза агроценоза? Наилучшим параметром здесь является листовой индекс – отношение площади листовой поверхности к поверхности посева. Зависимость суммарного фотосинтеза агроценоза от его листового индекса представлена на рисунке 27. Однозначность и устойчивый вид этой зависимости указывает на то, что для оценки суммарного фотосинтеза агроценоза может быть использован листовой индекс.

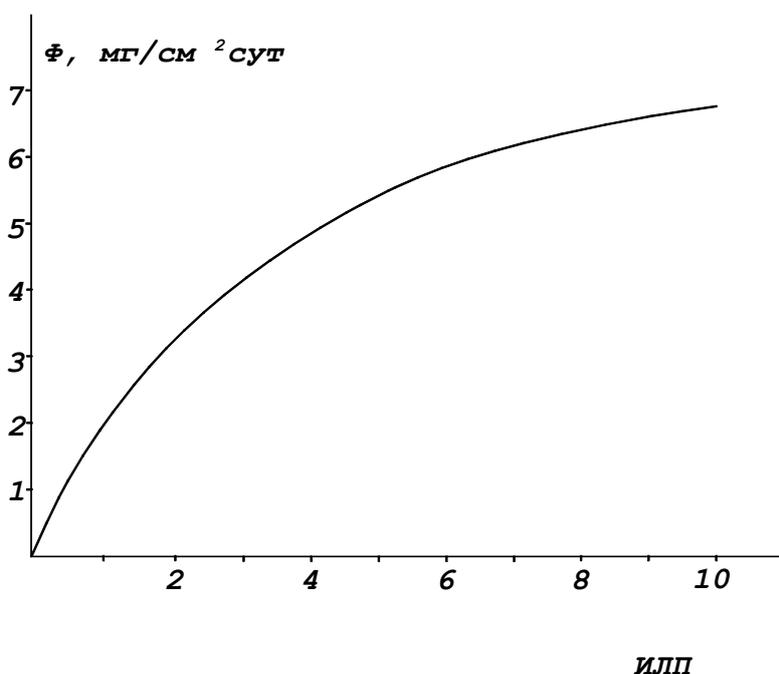


Рис. 27. Зависимость суммарного фотосинтеза (Φ) агроценоза от его листовой поверхности (ИЛП). По О. Л. Сиротенко, 1981

Говоря о температурных оптимумах роста и развития, следует отметить, что эти зависимости могут иметь некоторые специфические особенности 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 кривые могут иметь различный вид при различном сочетании световых условий, «дневных» и «ночных» процессов. Например, на рисунке 28 приведены температурные кривые синтеза крахмала в клубнях картофеля сорта Лорх при изменении температуры в дневных и ночных условиях.

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

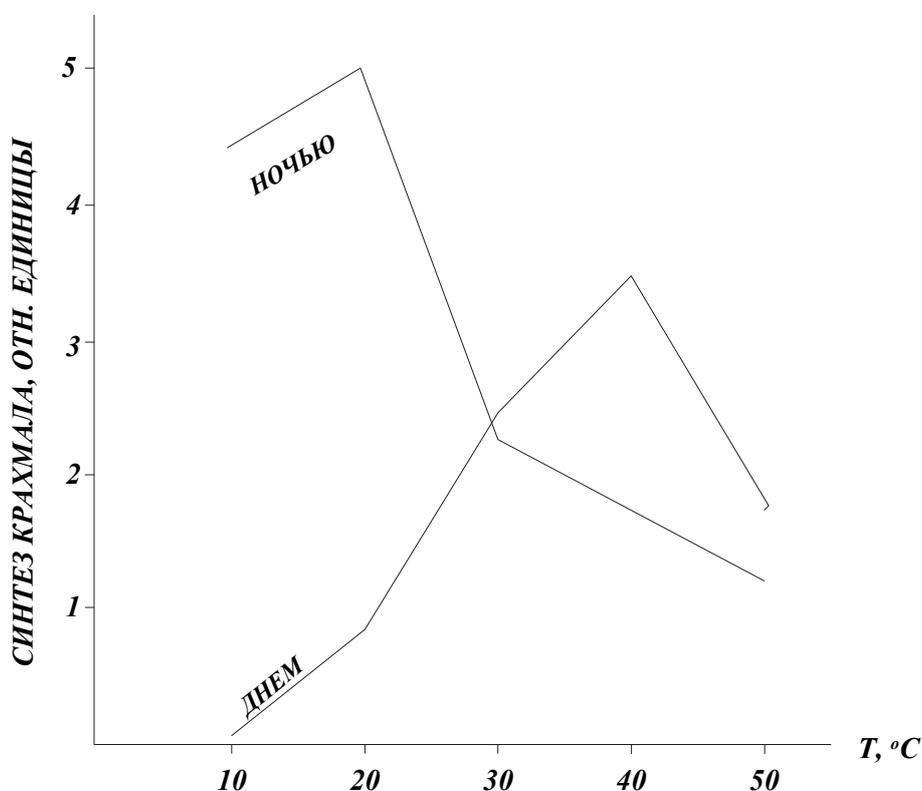


Рис. 28. «Дневные» и «ночные» температурные кривые синтеза крахмала в клубнях картофеля (по Б. А. Рубину, 1959)

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, 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? А это значит, что следует знать и учитывать приспособленность данного вида к определенному сочетанию внешних условий, причем не, только для всего растения, но и для отдельных его частей. Тем более важно, для его надземной и подземной частей.

6.5. 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. Мы же 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 реставрировать условия роста и развития растений.

Из всех предыдущих рассмотрений, 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, необходимым 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 типа питания, использующего минеральные вещества и формирующий из них углеводы, белки и пр. (фотосинтез). В соответствие с этим принципом будет складываться и соотношение побег/корень. В течение вегетационного периода соотношение абсолютных скоростей роста побегов и корней схематически представлено на рисунке 29. В начале вегетационного периода более быстро 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 месяц). Далее скорость роста побега увеличивается, достигая максимума, а затем, уже в силу процессов онтогенеза, формирования новых органов, скорость роста побега снижается. Закачивается вегетационный цикл развития растений.

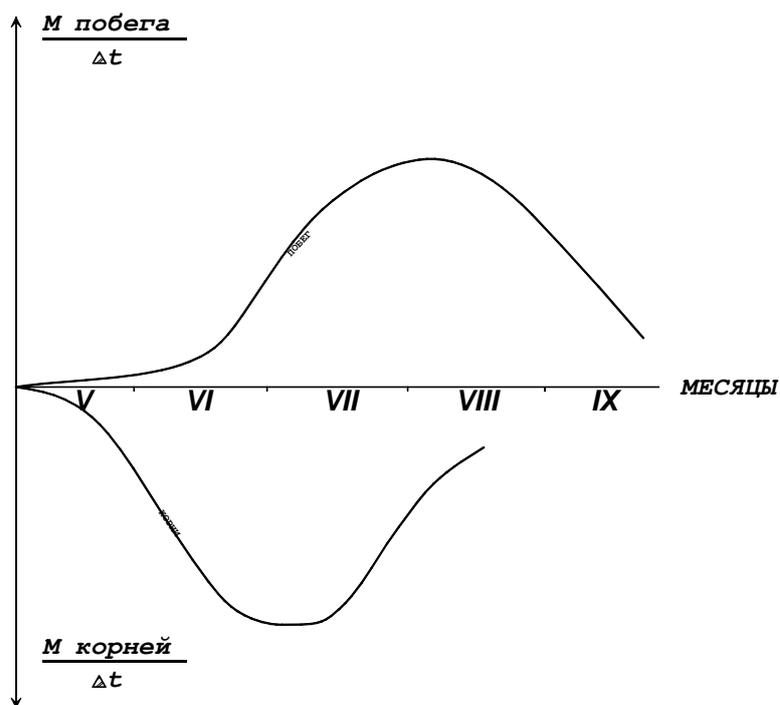


Рис. 29. Динамика абсолютной скорости роста ($\frac{\Delta M}{\Delta t}$) надземной (1) и подземной (2) биомасс

Однако далеко не всегда все происходит по указанным кривым. 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 3 гипотезы, объясняющие формирование соотношения побег/корень. Эти гипотезы следующие:

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. Одним из доказательств этой гипотезы и служит указанные на рисунке 29 закономерности: 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 образующие ассимилянты расхо-

дуются «на месте», в побеге. Растение активно накапливает надземную биомассу, активно функционирует. Если же это соотношение уменьшается, это означает, что побегу не хватает питательных веществ, функционирование фотосинтетического аппарата затруднено, и 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», откладываться 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 эти 3 гипотезы взаимно дополняют друг друга. Основная, конечно, первая, а 2-я и 3-я обращают внимание на то, что регулирование соотношение побег/корень осуществляется благодаря, прежде всего, углеводам, об-

разующимся 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, указанная тоже должна обладать предсказательной силой, то есть 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 (см. рис. 29), это приведет к стимуляции роста побега. И, напротив, на бедных, неудобранных почвах, в периоды водного дефицита, тогда, когда развитие надземной биомассы лимитируется количеством поступающих их корней веществ, порезка 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 корни, 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 неоднократно отмечались, что убеждает в правильности приведенных гипотез, основное положение которых можно сформулировать как определение: «Процессы роста надземной и подземной частей растений взаимосвязаны (**коррелятивный рост**): рост корней зависит от количества продуктов фотосинтеза (прежде всего, углеводов), поступающих из листьев, а рост надземной части определяется потоком питательных веществ, влаги, поступающих из корней. Соотношение побег/корень указывает на условия произрастания растений: чем выше это отношение, тем благоприятнее почвенные условия при оптимальных микроклиматологических условиях.

Если рассматривать распределение формирующихся в результате фотосинтеза резервов в виде, прежде всего углеводов, то, как мы знаем, часть их расходуется на дыхание поддержания и дыхание. Основная часть углеводов формирует структурную биомассу (клетчатку). Эта структурная биомасса неодинаково распределяется между надземной и подземной биомассой растений. Схематически в количественном выражении все эти процессы можно представить на следующей схеме (рис. 30):

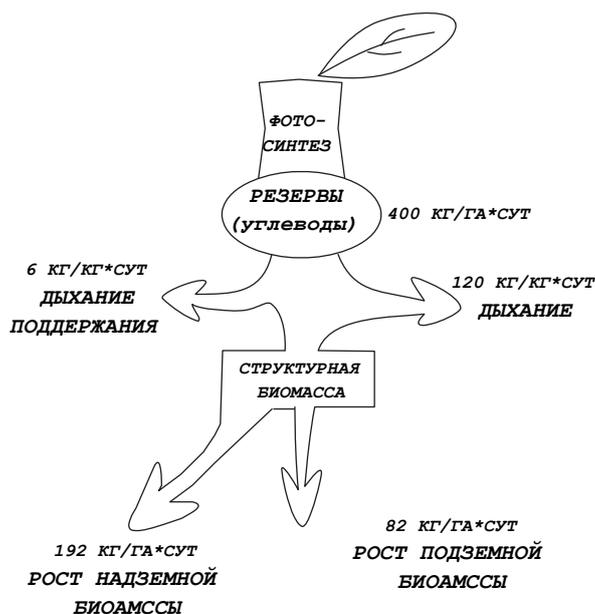


Рис. 30. Схема распределения продуктов фотосинтеза на процессы дыхания и создание структурной биомассы

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

6.6. Влияние на рост корней внешних условий

- физических свойств почвы;
- температуры
- света
- давления почвенной влаги, аэрации
- удобрений
- рН и токсических элементов
- недостатка иона Са.

Перед рассмотрением указанного ряда влияющих 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 указываются общие моменты таких воздействий на рост и развитие корней растений.

- **Влияние физических свойств почвы**

В этом отношении показательны опыты Петерсона и Барбера (цит. по Барбер. 1988). 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 кор-

ни 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 разрастание 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 производили 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 приводил 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 тургоресцентности клеток, но и за счет увеличения сопротивления пенетрации среды, в которой растет корень. Эти совместные факторы исследовали в специальных опытах с гомогенной просеянной почвой. В этих опытах с растениями 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 со-

противления почвы проникновению. Лишь в этом случае возможен рост корней. И рисунок 31 подтверждает это положение. Резкое снижение длины корней наблюдается при величинах сопротивления пенетрации около 3 атм.

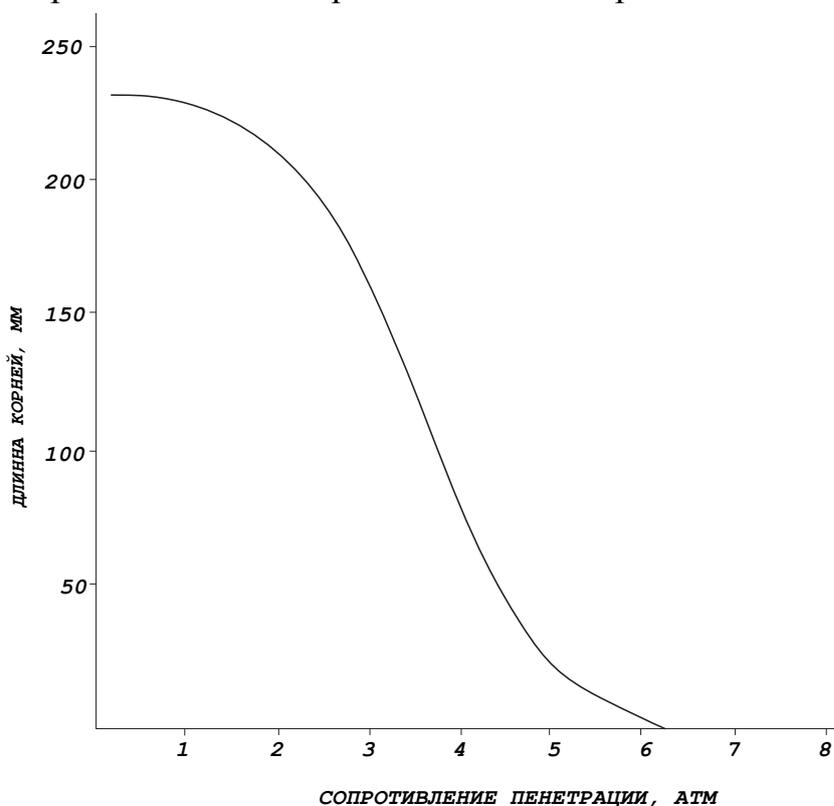


Рис. 31. Влияние сопротивления пенетрации (P , атм) на длину корней овса (мм).

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). То есть 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 отражает количественно природную почвенную ситуацию, когда рост корней практически прекращается лишь при 30 атм, а достигает половины нормальных значений — при 15 атм. Т.е. зависимость проникновения корней от сопротивления реальной почвы близка к линейной. Однако может заметно изменяться для различных по своим структурно-агрегатным показателям почв.

- **Температура почвы**

Влияние температуры почвы тоже изучали в специальных опытах, когда надземная часть растений постоянно находилась при 25°C . А вот сами вегетационные сосуды с почвой и подземной частью растений находились в различных температурных условиях: для различных вариантов опыта температура подземной части варьировала от 12 до 35°C . В результате опыта оказалось, что максимум отношения побег/корень наблюдается при температуре около 29°C , а при температурах ниже оптимума это соотношение заметно снижается. То есть при более низких температурах корневая система растет интенсивнее. Что хорошо объясняется приведенной выше гипотезой 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 рисунке 32 изменение отношение «побег/корень» как раз и указывает на то, что по мере роста температур от 15 до 29°C надземная часть растет все интенсивнее.

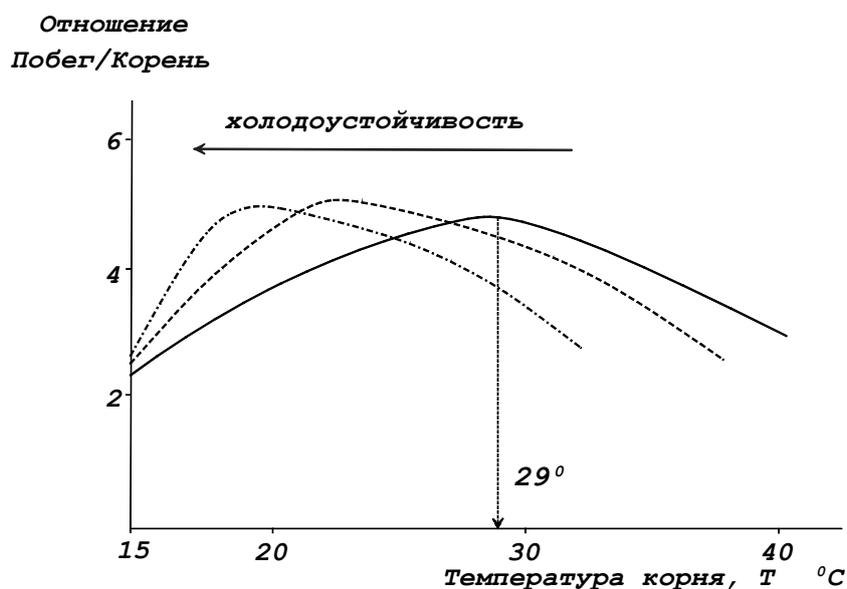


Рис. 32. Зависимость отношения побег/корень от температуры почвы. Пунктирными линиями обозначены более адаптированные к холоду виды (по Барбер, 1988)

При температуре 29⁰С оно 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 рисунке также хорошо видно, для более адаптированных к холоду растений, указанный максимум соотношения побег/корень смещается в сторону более низких температур.

- **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.

- **Влияние давления почвенной влаги**

Вполне понятно, что это влияние сложно изучить в почвенных культурах, – будет оказывать первоочередное влияние изменяющегося с изменением давления влаги сопротивления пенетрации. Поэтому экспериментально изучали это влияние 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 давлениях 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.

- **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 на очень элегантном 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 локусов фосфора внутри почвы. А затем учитывали долю корней, которые контактируют с локусами 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 локусами. А в результате опыта было показано, что эта связь нелинейная: доля корней контактирующих с локусами 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.

- **Влияние аэрации**

Значение аэрации для роста и развития корней вполне понятно из следующих рассуждений. 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 воздухосодержанием, 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 %. 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%. А более глубоких слоях почвы, из-за физического «стекания» более тяжелого в сравнении с кислородом углекислого газа, его концентрация 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 воздухосодержание).

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

• **Влияние рН и некоторых токсических (для роста корней) элементов**

Воздействие повышенной кислотности почв может проявляться как прямо, – через повышение H^+ -ионов в тканях растений, так и косвенно, через увеличения 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 рисунка 33, когда в пределах рН ниже 4,0 рост корней заметно замедлялся уже на 1-е сутки, а затем и вообще прекращался. Однако увеличение рН всего на 0,5 единиц и чуть выше уже приводил к заметному росту корней, практически нормализуется.

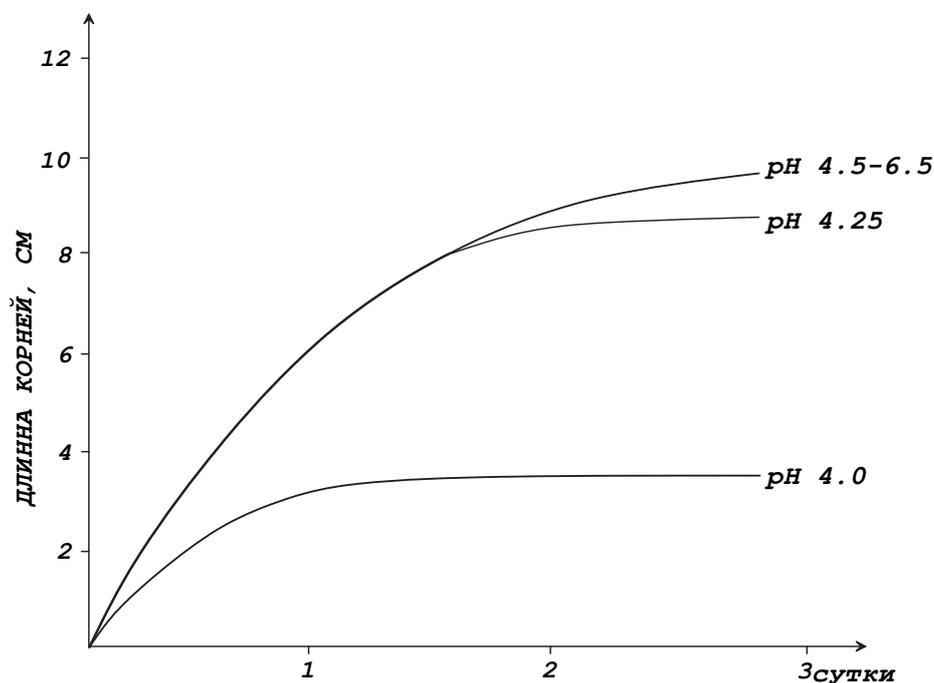


Рис. 33. Динамика роста корней растений, выращенных в водной культуре, при различных рН (по В. W. Pearson, 1981)

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 $\text{pH} < 5,2$. 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 листьев, 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 встречаются 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 проявляющие в таких почвах токсичные элементы. Собственно же максимальная концентрация или критический уровень иона 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 рисунке 34 представлена зависимость относительной длины корней от соотношения 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 соотношения более 0,2 рост корней восстанавливается, достигая оптимального. Величины указанного отношения $<0,2$ могут встречаться весьма редко: для этого нужны довольно минерализованные при низком содержании в них иона Ca растворы, которые в почвах встречаются чрезвычайно редко.

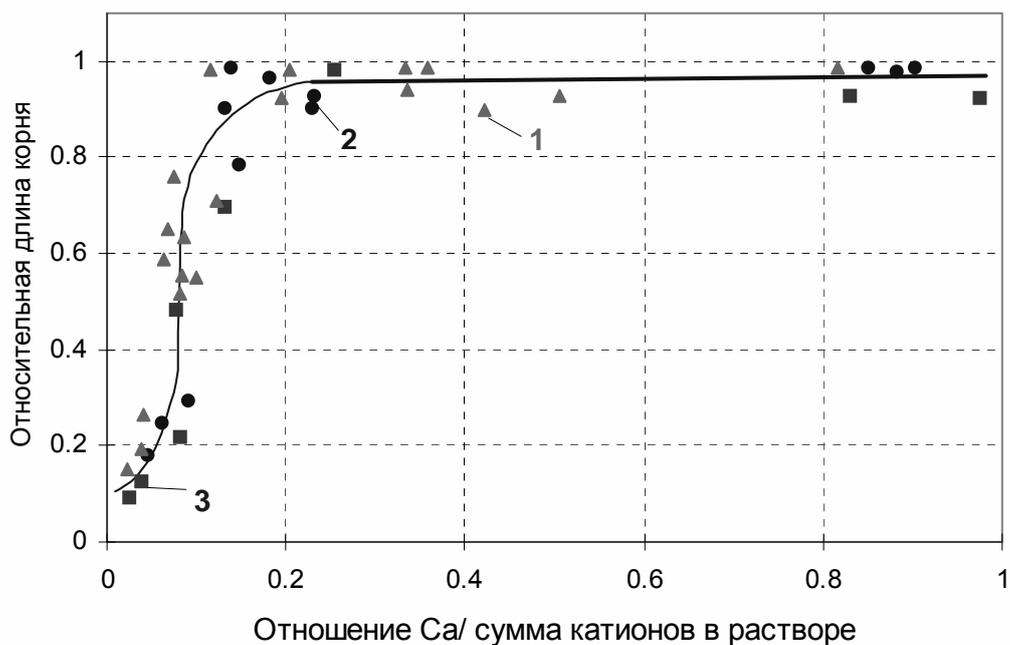


Рис. 34. Зависимость относительной длины корня от соотношения содержаний Ca к сумме катионов в почвенном растворе (Ca/Σ катионов). (По Pearson, 1981)

Литература

1. Сабинин Д. А. Физиология развития растений. М. : Изд-во АН СССР, 1963. 200 с.
2. Тооминг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л. : Гидрометеиздат, 1984. 240 с.

Глава VII

МЕТЕОРОЛОГИЯ ПРИЗЕМНОГО СЛОЯ АТМОСФЕРЫ

7.1. Основные агрометеорологические характеристики

Для характеристики температурных и влажностных условий развития растений были предложены агроклиматические и агрометеорологические показатели. Предварительно уточним некоторые центральные понятия, связанные с климатом, метеоусловиями, погодой и науками, их изучающими.

Определения

Погода – состояние атмосферы в рассматриваемом месте в определённый момент или за ограниченный промежуток времени (сутки, месяц, год), которое характеризуется набором метеорологических показателей: давлением, температурой, влажностью воздуха, силой и направлением ветра, облачностью (продолжительностью солнечного сияния), атмосферными осадками, наличием туманов, метелей, гроз и другими атмосферными явлениями.

Многолетний режим погоды называют **климатом**. Здесь важно подчеркнуть, что под многолетним режимом понимается совокупность всех условий погоды в данной местности за период нескольких десятков лет, т.е. это среднемноголетний режим. В понятие климат входит также и типичная годовая смена условий погоды и возможные отклонения от нее в отдельные годы, сочетания условий погоды, характерные для различных ее аномалий (засухи, дождевые периоды, похолодания и прочее).

Таким образом, климат - многолетний режим погоды, свойственный той или иной местности на Земле и являющийся одной из ее географических характеристик.

Метеорология (от греч. *metēōros* – поднятый вверх, небесный) – наука об атмосфере и происходящих в ней процессах. Метеорология, в отличие от

синоптической метеорологии, которая представляет собой учение об атмосферных процессах крупного масштаба, процессов общей циркуляции атмосферы, занимается явлениями более локального масштаба, что объединяет ее с агрофизикой.

Агрометеорология – прикладная метеорологическая дисциплина, изучающая метеорологические, климатические и гидрологические условия, имеющие значение для сельского хозяйства, в их взаимодействии с объектами и процессами сельскохозяйственного производства. Вполне понятно, что агрометеорология тесно связана с биологией, почвоведением, географией и агрономией.

Агроклиматология – раздел климатологии, изучающий климат как фактор сельскохозяйственного производства.

Метеопараметры, которые составляет основу метеонаблюдений и всевозможных расчетов, – это температура, влажность и скорость ветра, а также жидкие и твердые осадки, испарение. Срочные (т.е. проведенные в определенный срок, в конкретное время) наблюдения за метеопараметрами (температура, скорость ветра и за другие) производятся обычно на высоте 2-х м (в метеорологической будке). Об основах метеонаблюдений – в конце этой главы.

В рамках агрофизики особенно важны агроклиматические и агрометеорологические показатели, характеризующие метеорологические, климатические и гидрологические условия. Эти показатели разделяются по их назначению на показатели: 1) светообеспеченности, 2) влагообеспеченности, 3) теплообеспеченности, 4) условия перезимовки и 5) комплексные или бонитетные показатели, учитывающие общую оценку всех или части условий произрастания растений. Кратко охарактеризуем эти показатели.

7.2. Агроклиматические показатели

Световые ресурсы (светообеспеченность). Как известно, главным световым показателем для растений является величина ФАР. Поэтому для характе-

ристики светообеспеченности используют число часов с солнечным сиянием. Важным в отношении фотосинтетической активности является и гелиотермический показатель Жеслина, являющийся произведением сумм температур на длину светового дня.

Гидроресурсы (влагообеспеченность). Конечно, для вегетации растений наиболее важным является запасы доступной влаги в корнеобитаемой толще почвы. За корнеобитаемую принимают либо толщу 0-20 см в начальный период вегетации, либо 0-100 см. А доступная влага – это разность между реальными запасами за вычетом величины влажности при влажности завядания растения (ВЗ). Эти величины обычно выражаются в мм или см водного слоя.

Учитывая, что почвенные запасы формируются в основном за счет разности осадков и испарения влаги, было предложено большое количество разнообразных показателей увлажнения. Перечислим наиболее часто употребляемые:

Коэффициент Селянинова, называемый гидротермическим коэффициентом (ГТК):

$$ГТК = \frac{\sum p}{0.1 \sum T_{10}},$$

где p – осадки, а T_{10} – температура выше 10°C . Г. Т. Селянинов заметил, что в теплые месяцы, для которых особенно важна обеспеченность осадками, суммы температур, уменьшенные на порядок, хорошо совпадают с суммами испаряемости за месяц. А это значит, что в знаменателе ГТК указана практически испаряемость, а отношение осадков к испаряемости и есть показатель влагообеспеченности территории, подчеркнем! – для теплого периода, для вегетационного сезона.

Еще один широко используемый коэффициент для оценки климатических условий, – это коэффициент увлажнения по Иванову (КУ):

$$КУ = \frac{\sum p}{E_0},$$

где E_0 – испаряемость, т.е. суммарное испарение с поверхности воды за период, соответствующий измерению суммы осадков (p). Вполне понятно, что при при-

ближении этого показателя к единице, климатические условия становятся влажными и избыточно влажными, а при 0,5 – это условия степи, <0,1 – пустыни.

Коэффициент увлажнения (K_y) по Сапожниковой:

$$K_y = \frac{B + p}{0.18 \sum T_{10}},$$

где B – осадки за зимне-весенний период. Как видно, отличие этого коэффициента от $ГТК$ лишь в учете зимне-весенних осадков.

Коэффициент увлажнения (K_y) по Слядневу и Сенникову:

$$K_y = \frac{3B_{100} + p}{E_0},$$

где $3B_{100}$ – запасы влаги в 100-см толще почвы, E_0 – испаряемость.

Как видно из приведенных формул все они основаны на одном принципе: соотношении приходных (осадки) и расходных (испарение, чаще всего в виде суммы температур выше 10°C) статей.

Комплексные показатели продуктивности. Комплексная оценка метеоусловий для характеристики продуктивности растительного сообщества, так называемый бонитет климата осуществляется обычно по соотношению урожая культуры к сумме эффективных температур. Например, показатель Сапожниковой и Шашко:

$$B_{\text{климата}} = \frac{Y}{\sum T_{>10^\circ C} : 100},$$

где $B_{\text{климата}}$ – показатель бонитета климата, Y – урожай культуры (в ц/га), $\sum T_{>10^\circ C}$ – сумма средних температур воздуха выше 10°C.

Более точно оценивать бонитет климатических условий возможно по соотношению фактической урожайности и потенциальной продуктивности климата. Для этого используют понятие об эталонных урожаях, которые можно найти с помощью моделей продукционного процесса и формирования урожая. (Более подробно об этом – в книгах Х. Т. Тооминга, 1977, 1984).

Теплообеспеченность. Основными показателями терморесурсов территории и потребности растений в тепле являются суммы активных и эффективных температур. *Активная температура* – это среднесуточная температура воздуха после перехода через биологический нуль развития данной культуры. Действительно, для каждой культуры свойственен свой собственный биологический нуль, после достижения, которого растение начинает активно вегетировать. Для большинства зерновых биологическим нулем является температура 5°C, хотя для многих растений эта температура повышается до 15-17°C. Например, у озимых и ранних яровых зерновых среднесуточная температура начала вегетации составляет около 5°C, у поздних яровых она в два раза выше – около 10°C, а у теплолюбивых растений, таких как рис, хлопчатник уже 15°C, не говоря о тропических теплолюбивых (сахарный тростник, финиковые пальмы), у которых она составляет 20°C. Соответственно, для характеристики теплообеспеченности данного района надо сложить все среднесуточные температуры для тех дней, когда эти температуры превышали биологический нуль. Мы получим сумму активных температур. Вполне понятно, что для различных культур эта сумма неодинакова: для нетребовательных к теплу овощных растений она составляет всего 400-500°C, а для тропических многолетних возрастает больше, чем на порядок, до 5000-6000°C.

Кроме активной температуры используют еще и показатель эффективной температуры. *Эффективная температура* – это разность между среднесуточной температурой и биологическим нулем для данной культуры. Получается, что при подсчете суммы активных температур складывают все среднесуточные температуры для определенного периода, а для суммы эффективных температур – суммируют разности между среднесуточной температурой и биологическим нулем.

В большинстве случаев, для стандартизации и удобства сравнения теплообеспеченности разных территорий за биологический нуль принимают температуру в 10°C. Тогда можно сложить все среднесуточные температуры для тех

дней, когда среднесуточная температура превышала 10°C. Эта величина также будет характеризовать теплообеспеченность территории, термические ресурсы. Период с активными температурами воздуха в северо-таежной подзоне равен 80-90 дням. К югу, естественно, он увеличивается, достигая 160–170 суток.

Определения

Все показатели агроклиматических условий можно характеризовать по следующим критериям (подробнее – см. «Справочные материалы», приложение):

Абсолютные: минимумы и максимумы температур и др.;

Средние: среднегодовая температура, средняя скорость ветра и др.;

Суммарные: сумма температур >10°C, сумма осадков за год и др.;

По датам (срочные): дата прохождения среднесуточной температуры через 0°C, сходы снежного покрова и др.;

Вероятность: суховеев, скорости ветра больше 5 м/сек и др.

Коэффициенты: влагообеспеченности, теплообеспеченности и др., основанные на соотношении приходных и расходных статей баланса влаги, тепла и пр.

Используя показатели эффективных температур, суммы эффективных температур и другие приведенные выше агроклиматические показатели можно прогнозировать наступления фаз развития растений, влагообеспеченность и другие, важные в отношении формирования урожая показатели. Это большой и важный раздел агрофизики – агрометеопрогнозы.

7.3. Агропрогнозы

Прогноз фаз развития растения

На использовании величин активных или эффективных температур, на знании биологического нуля для конкретного растения основаны прогнозы наступления фаз растений. Действительно, получается, что сумма эффективных

температур характеризует наступление и длительность фазы развития. Поэтому, иногда сумму эффективных температур называют *биологическим временем*. Это понятие позволяет формировать прогнозные уравнения типа

$$y = \frac{A}{T - B},$$

где y – продолжительность межфазного периода, A – сумма эффективных температур, необходимая для прохождения фазы, T – среднемесячная температура и B – свойственное данному растению значение нижнего предела начала фазы, биологический ноль для конкретной фазы развития.

Примером может служить формула Л.Н.Бабушкина для расчета цветения плодовых растений в Средней Азии. Для яблони эта формула выглядит следующим образом

$$y = \frac{200^{\circ}}{T - 6^{\circ}}.$$

Очень важно отметить, что для вегетации растений существенное значение имеет не только активная или эффективная среднесуточные температуры, но суточный ход температуры. У растений отмечено явление, называемое *термопериодизмом*, заключающееся в том, что процессы роста и развития идут быстрее в том случае, если амплитуда температур между днем и ночью выше. Сравнительно высокие (не выше 35-45°C) температуры днем и относительно низкие ночные температуры способствуют продукционному процессу в растениях, накоплению органических веществ.

В связи с важностью тепло- и влагообеспеченности растений отдельно стоит вопрос о прогнозах этих ресурсов, т.е. об агрометеопрогнозах.

Агрометеопрогнозы тепло- и влагообеспеченности растений

В случае прогноза тепло- и влагообеспеченности растений также используется показатель биологического нуля, принимаемого, как отметили выше за 10°C. По дате перехода средней суточной температуры через 10°C весной можно определить ожидаемую сумму активных температур за вегетационный период: чем позже весной переходит среднесуточная температура воздуха через

10-градусную отметку, тем меньшая сумма температур накапливается за вегетационный период. Поэтому для расчета суммы активных температур используют обычные линейные регрессионные уравнения, полученные на основе длительного ряда метеонаблюдений. А. М. Шульгин (1978) приводит одно такое уравнение для условий Ленинградской области:

$$\sum T_{>10^{\circ}\text{C}} = -18.25D + 2759,$$

где $\sum T_{>10^{\circ}\text{C}}$ – прогнозируемая сумма активных температур, D – дата весеннего перехода температуры воздуха через 10°C , отсчитанная от 1 апреля.

Прогноз запасов влаги особенно важен для весенних полевых работ. Прежде всего, надо знать каковы будут запасы влаги весной, в начальный, самый важный период роста растений. Этот прогноз основан на балансовом принципе. Он учитывает количество осадков, выпавшее за зимний период до перехода температуры через 5°C весной и дефицит запасов влаги осенью, как разность между наименьшей влагоемкостью и реальными осенними запасами влаги в конкретной толще почвы. Тогда изменение запасов влаги от конца осени до начала весны (ΔZB) составит, например, для районов с устойчивой зимой

$$\Delta ZB = 0,115r + 0,56d - 20,$$

где r – выпавшие за зимний период осадки, d – дефицит почвенной влаги осенью в рассматриваемом слое почвы.

Аналогичным образом, используя балансовые принципы, построены и регрессионные прогнозные уравнения расчета запасов влаги для различных периодов вегетации растений.

Конечно же, самым сложным является прогноз температуры и влажности воздуха, испарения (эвапотранспирации) для вегетационного периода. Такого рода прогнозы чрезвычайно важны как самостоятельно, для управления продукционным процессом, агротехническими и другими приемами, так и для использования их в прогнозных математических моделях. В таких моделях, как модели управления агрохимикатами (например, пестицидами), оптимизацией их внесения. Оптимум внесения этих веществ в почву будет тогда, когда они

окажут действие на появившиеся сорняки и не попадут в растительную продукцию, в нижележащие слои почвы и в грунтовые воды. Для этого, прежде всего надо знать динамику температуры и влажности воздуха для расчета температуры почвы (такого рода расчеты мы рассмотрели в разделе о температуре почвы) и испарения (это тоже известные подходы, которые мы рассмотрим чуть ниже). В такого рода расчетах используют так называемый «симулятор погоды», т.е. расчет погоды на основе специального алгоритма. Этот алгоритм основан на двух допущениях: (1) если известно точное географическое место, и для этого места известны общие закономерности динамики температуры, влажности воздуха, испарения, то эти закономерности будут соблюдаться и в конкретном случае и (2) отклонения в ту или иную сторону от среднесезонной динамики этих важнейших метеопараметров будут зависеть от начального, как правило, весеннего периода. Для расчета метеоусловий за весь период симулятор погоды надо «настроить» по конкретным данным некоторого весеннего периода. Тогда он способен довольно точно предсказать и метеоусловия на длительный срок, на любой день вегетационного периода. Такой подход вполне естественен и проверен всей исторической практикой фенологических наблюдений, которая отразилась во множестве пословиц и поговорок, касающихся прогнозов погоды или урожая по некоторым весенним дням: «Ясный восход на Якова – хорошее сухое лето» (Яков – 13 мая), «Коли на Антипа воды не скрылись, то весна поздняя и плохое лето предстоит» (Антип – 24 апреля).

Литература

1. Сельскохозяйственный словарь. Э-адрес в интернете: http://agricultural_dictionary.academic.ru
2. Сельскохозяйственный энциклопедический словарь. М. : Советская энциклопедия. Главный редактор: В. К. Месяц. 1989. 656 с.

Система оценки агроклиматических условий

Показатели	Термические	Влагообеспеченности	Перезимовка
Средние	среднегодовая температура; среднемесячные температуры самого холодного и самого теплого месяцев; среднемноголетние минимальная и максимальная температуры самого холодного и самого теплого месяцев; среднемесячные относительная влажность и температура воздуха;	среднегодовое количество осадков; среднемноголетние количества осадков	средняя высота снежного покрова
Абсолютные	минимум и максимум температуры; критические (лимитные) температуры всходов и созревания;	запасы продуктивной влаги в слое почвы 0-20 см осенью перед началом сева озимых и в слое 0-100 см весной; относительная влажность воздуха в 13 часов; дефицит влажности воздуха; испаряемость	влажность почвы перед промерзанием и установлением устойчивого снежного покрова; губительная температура
Суммы	температур выше 15, 10 и 5°C за вегетацию среднесуточных температур почвы выше 10°C на глубине 5 и 10 см; биологических температур	сумма осадков за год; сумма осадков за вегетацию; суммы осадков за зиму, весну, лето, осень; дефицитов влажности воздуха	температур ниже 0°C (суровость зимы)
Длительность	длительность периодов со среднесуточными температурами выше 5, 10 и 15°C; длительность безморозного периода	число дней с относительной влажностью воздуха >80% и <30%	число дней в году с оттепелями; продолжительность оттепелей

Даты	даты прохождения среднесуточных температур через 0, 5, 10 и 15°С весной и осенью; даты первого осеннего и последнего весеннего заморозков (среднемесячные и экстремальные); самые ранние осенние, самые поздние весенние)		даты установления и схода снежного покрова
Вероятность		обеспеченность (суммарная вероятность) осадками; выпадения ливней и сильных дождей в отдельные периоды; вероятность проявления засух в отдельные периоды вегетации	вероятность наступления оттепелей

АГРОФИЗИКА

Учебное пособие
(издание 2-е, дополненное и переработанное)

Подписано в печать 16.05.2016 г. Формат 60×84 ¹/₁₆.
Усл. печ. л. 7,2. Тираж 300 экз. Заказ № 657

Издательско-полиграфический комплекс «ПресСто»
153025, г. Иваново, ул. Дзержинского, 39, оф. 307
Тел.: 8-930-330-26-50
E-mail: pressto@mail.ru