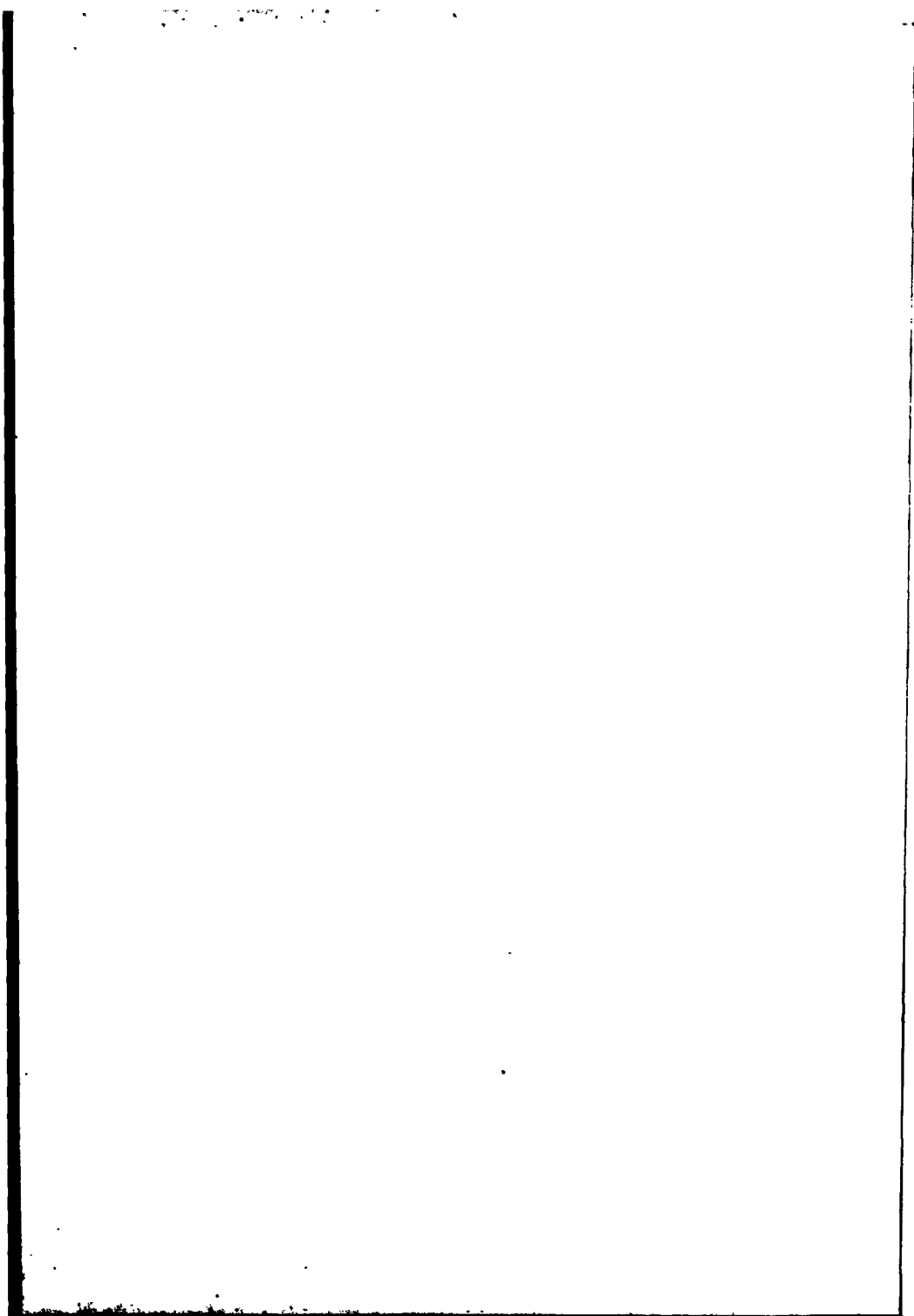




OK

Х. Г. Тооминг

63.05

Т 549

Солнечная радиация и формирование урожая



Гидрометеиздат Ленинград 1977

я
-
-
-
-
-
я
-
-
-
-
и
-
-
е
м
а-
а-
я
ия
а-
о-
и
ю
с-
их
го
о-
да
е-
а-
ны
иг-

эв,
ли-
с-
ив-
сть
эн-
ую
изи

Монография посвящена рассмотрению вопросов радиационного режима, продуктивности и утилизации ФАР в посевах. Значительное внимание уделяется математическому моделированию газообмена, роста и процессов адаптации фотосинтетического аппарата растительных сообществ. В моделях автора использована гипотеза максимальной продуктивности. Удовлетворительное согласование результатов расчета с экспериментальными данными является косвенным подтверждением правильности этой гипотезы.

Рассматриваются некоторые аспекты программирования урожая и возможности повышения эффективности использования ФАР и урожая. Показывается, что повышение интенсивности фотосинтеза не всегда ведет к повышению урожая.

Делается заключение, что при оптимальном водном режиме роль ФАР в продуктивности растительных сообществ является многосторонней и более важной, чем принято считать в агрономии, агрометеорологии и экологии растений.

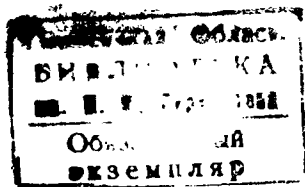
Книга рассчитана на агрометеорологов, агрономов, ботаников и экологов.

The monograph deals with some problems of the radiation regime, productive and PhAR utilization in crops. Much attention has been paid to the mathematical description of net photosynthesis, growth and adaptation processes in the photosynthetic apparatus of plant communities. The hypothesis of maximum productivity was used in accordance with the author's model. The satisfactory agreement of the calculated results with the experimental data is an indirect verification of this hypothesis. Some aspects of programming the yield and the possibilities of raising the PhAR energy utilization and the crop yield have been derived by using simulation models. An increase in the photosynthesis rate of leaves does not always result in a higher crop yield. An increase in the yield may be obtained only in the case of an optimum combination of the photosynthetic and respiratory parameters of individual leaves and of the growth function of plants which provides an optimum increase in the leaf area and a high net photosynthesis rate for the whole crop. Some optimum combinations of these parameters are presented.

It is concluded that under optimum water conditions the role of PhAR in the productivity of plant communities is many-sided and much more important than it is usually considered in agronomy, agro-meteorology and ecology.

This monograph may be of interest to agro-meteorologists, agro-culturists, plant physiologists and ecologists.

829438



ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА

Монография Х. Г. Тооминга «Солнечная радиация и формирование урожая», предлагаемая читателю Гидрометеоздатом, является второй книгой из серии монографий эстонских биогеофизиков (первой была книга Ю. К. Росса «Радиационный режим и архитектура растительного покрова», 1975) по количественной теории фотосинтетической продуктивности растений и учету гидрометеорологических факторов в процессах формирования урожая.

В данной монографии рассматривается чрезвычайно важная для человечества проблема — каковы экологические основы и возможности повышения урожая посевов сельскохозяйственных культур путем увеличения использования солнечной радиации в процессе фотосинтеза. Проблема повышения урожая сложная и многогранная, над ее решением долгие годы работают как ученые, так и труженики сельского хозяйства. Количество работ, опубликованных по этой проблеме, огромное. Весьма оригинально подходит к ее решению в своей монографии Х. Г. Тооминг. Будучи кандидатом физико-математических наук и доктором биологических наук, владея аппаратом и методами точных наук и обладая хорошими знаниями по физиологии продукционного процесса, он выбрал для решения данной проблемы путь математического моделирования и численных экспериментов. Такой путь в агрометеорологии применялся редко, хотя в последние годы математическим моделированием продукционного процесса увлеклись многие представители точных наук. Предложенные ими десятки моделей различаются по числу учитываемых факторов и степени их детализации при исследовании продукционного процесса. Общим недостатком этих моделей является схематичность и невозможность одновременного охвата всей сложности и многосторонности продукционного процесса. Поэтому их практическая ценность была скромной. Иногда это обуславливалось и недостаточностью знаний создателей моделей в области физиологии растений и агрономии. Данная монография выгодно отличается именно тем, что ее результаты доведены до такого уровня, что их могут применять селекционеры и агрономы.

Исходя из теории фотосинтетической продуктивности посевов, в развитие которой в нашей стране много труда вложил А. А. Ничипорович, Х. Г. Тооминг математически сформулировал свою основную концепцию, заключающуюся в том, что в период вегетативного роста посев стремится максимизировать свою продуктивность (газообмен CO_2). Применив этот принцип в отношении радиационного режима и архитектуры посева и решив соответствующую вариационную задачу, он установил количественные взаимосвязи

между характеристиками фотосинтеза, дыхания и архитектоники растений, с одной стороны, и радиационным режимом посева — с другой. Это дало ему возможность оценить роль отмеченных характеристик в максимизации продуктивности и увеличении урожая. Далее, исходя из концепции оптимального хода площади листьев в течение вегетационного периода и варьируя ростовыми функциями отдельных органов растения, он путем численных экспериментов оценил влияние ряда важных для селекционной работы параметров растений на формирование урожая. Это дало ему возможность сформулировать ряд общих положений, полезных для селекционеров при выведении новых сортов.

Конечно, модели продукционного процесса Тооминга, так же как и всем подобным моделям, присущи отмеченные выше недостатки, поэтому нельзя абсолютизировать полученные расчетным путем числовые значения. Это хорошо сознает и сам автор, подчеркивая, что на основании своих расчетов он формулирует лишь общие положения и тенденции процессов и оценивает относительную роль того или иного фактора в процессе формирования урожая. Тем не менее модель Тооминга принципиально правильно учитывает роль радиационного режима и архитектоники в продукционном процессе и не противоречит экспериментальным данным. Более того, с ее помощью можно понять и свести в общую схему многочисленные и иногда, на первый взгляд, противоречивые экспериментальные данные о влиянии радиационного режима и фотосинтетической деятельности на урожай, об адаптации посева к радиационному режиму и т. д.

Особо следует подчеркнуть общий вывод автора о том, что роль радиационного режима в жизнедеятельности растительного покрова большая, чем обычно предполагают. Радиация является не только источником энергии для фотосинтеза и формирования водно-теплого режима растений, не только фотоморфогенетическим регулятором его, а через динамику архитектоники посева и через световую адаптацию она влияет и на динамику фотосинтеза, рост отдельных органов растения и формирование урожая.

В целом монография Х. Г. Тооминга является частью фундамента для будущей теоретической агрометеорологии и вносит существенный вклад в мировую литературу в этой области.

Ю. Росс, доктор физ.-мат. наук

ОСНОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ В КНИГЕ

- РП — растительный покров
ФАР — фотосинтетически активная радиация
ИР — интегральная радиация
БИКР — близкая инфракрасная радиация
ИРП — интенсивность радиации приспособления
УПП — удельная поверхностная плотность листьев
УСА — удельное содержание азота в листьях
 c_s — коэффициент перехода от интегральной прямой радиации к прямой ФАР
 c_D — коэффициент перехода от интегральной рассеянной радиации к рассеянной ФАР
 c_Q — коэффициент перехода от интегральной суммарной радиации к суммарной ФАР
 $c_{s\varnothing}$ — эффективный коэффициент перехода от интегральной прямой радиации к прямой ФАР
 S_0 — солнечная постоянная
 $h_{\odot}$ — высота Солнца
 φ — географическая широта
 δ — склонение Солнца
 τ — часовой угол Солнца
 τ_0 — длина светового дня
 S — плотность потока прямой солнечной радиации
 S' — плотность потока прямой радиации на горизонтальную поверхность
 D — плотность потока рассеянной радиации
 Q — плотность потока суммарной радиации или суммарной ФАР
 $u_L(z)$ — площадь листьев в единице объема фитоценоза на высоте z (дм²/дм³)
 L — относительная площадь листьев в слое выше данного уровня (м²/м²)
 L_0 — относительная площадь листьев всего фитоценоза (м²/м²)
 $L_{\text{опт}}$ — оптимальная относительная площадь листьев посева (м²/м²)
 $L_{\text{макс}}$ — максимальная относительная площадь листьев (м²/м²)
 $g_L(z, \theta_L, \varphi_L)$ — функция пространственной ориентации листьев
 θ_L — угол наклона нормали листа

- φ_L — азимут нормали листа, отсчитываемый от севера по часовой стрелке
 $G_L(z, h_\odot)$ — проекция единицы площади листьев в единице объема на высоте z на поверхность, перпендикулярную к солнечным лучам
 Π — поглощенная листом ФАР
 $\Pi(L)$ — ФАР, поглощенная на глубине L в фитоценозе
 $\bar{\Pi}$ — интенсивность (кал/(см²·мин)) радиации приспособления листа
 a_s — функция пропускания фитоценозом прямой радиации
 a_D — функция пропускания фитоценозом рассеянной радиации
 a_T — функция пропускания фитоценозом суммарной радиации
 Φ_L — интенсивность фотосинтеза листа (мг СО₂/(дм²×ч))
 Φ_s — интенсивность фотосинтеза горизонтального слоя фитоценоза с единичной толщиной (мг СО₂/(дм²·ч))
 $\Phi(L_0)$ — интенсивность фотосинтеза фитоценоза (мг СО₂/(дм²·ч))
 $\Phi_c(L_0)$ — интенсивность фотосинтеза фитоценоза за день (мг СО₂/(дм²·день))
 $\bar{\Phi}_c$ — интенсивность фотосинтеза растения за день (мг СО₂/(раст·день))
 $\Phi_{\text{макс}}$ — интенсивность фотосинтеза при световом насыщении, или максимальная интенсивность фотосинтеза (мг СО₂/(дм²·ч))
 R_L — интенсивность дыхания листа (мг СО₂/(дм²·ч))
 R_s — интенсивность дыхания горизонтального слоя в фитоценозе с единичной толщиной (мг СО₂/(дм²·ч))
 $R(L_0)$ — интенсивность дыхания фитоценоза (мг СО₂/(дм²·ч))
 $R_c(L_0)$ — интенсивность дыхания фитоценоза за сутки (мг СО₂/(дм²·сутки))
 $\bar{R}_c$ — интенсивность дыхания растения за сутки (мг СО₂/(раст·сутки))
 F_L — интенсивность газообмена СО₂ листа (мг СО₂/(дм²·ч))
 $F(L_0)$ — интенсивность газообмена СО₂ фитоценоза (мг СО₂/(дм²·ч))
 $F_c(L_0)$ — интенсивность газообмена СО₂ фитоценоза за сутки (мг СО₂/(дм²·сутки))

- $\bar{F}_c$ — интенсивность газообмена CO_2 растения за сутки
 (мг CO_2 /(раст. сутки))
 M — сухая фитомасса растений
 m_j — сухая фитомасса j -того органа растения
 A_j — функция роста j -того органа растения
 m_t — удельная поверхностная плотность (УПП) листьев (г/дм²)
 m_N — удельное содержание азота в листьях (УСА) (мг/дм²)
 σ_1 — максимальная интенсивность фотосинтеза листа, рассчитанная на единицу сухой фитомассы листа (мг CO_2 /(г · ч))
 σ_2 — интенсивность дыхания листа, рассчитанная на единицу сухой фитомассы листа (мг CO_2 /(г · ч))
 c — коэффициент затрат на дыхание
 a — начальный наклон световой кривой фотосинтеза
 r_a — диффузионное сопротивление воздуха вблизи поверхности листа (с · см⁻¹)
 r_s — диффузионное сопротивление устьиц (с · см⁻¹)
 r_m — диффузионное сопротивление мезофилла (с · см⁻¹)
 r_c — химическое сопротивление (с · см⁻¹)
 c_1 — коэффициент затрат на дыхание, связанное с поддержанием структур растения (г CH_2O /(г сутки))
 c_2 — коэффициент затрат на дыхание, связанное с ростом растения
 η_{LF} — коэффициент полезного действия (КПД) ФАР для листа, рассчитанный по интенсивности фотосинтеза (%)
 η_{LF} — коэффициент полезного действия (КПД) ФАР для листа, рассчитанный по интенсивности газообмена (%)
 η — КПД для посева или фитоценоза (%)
 $K_{\text{хоз}}$ — коэффициент хозяйственной эффективности урожая (%)
 Y — биологический урожай
 $Y_{\text{пот}}$ — потенциальный урожай (ПУ)
 $Y_{\text{дву}}$ — действительно возможный урожай (ДВУ)

«И по всей вероятности недалеко время, когда, благодаря, с одной стороны, актинометрическим исследованиям, ... с другой стороны — исследованиям физиологов... мы будем в состоянии разрешить вопрос, касающийся не только физиолога, но и практика, и экономиста, и вообще человека, интересующегося судьбами человечества».

(К. А. Тимирязев. Избр. соч., 1957, с. 392)

ВВЕДЕНИЕ

За последние сто лет сельское хозяйство развилось больше, чем за весь период своего существования. Урожай в передовых сельскохозяйственных странах Европы за последние сто лет возросли в 5—8 раз, в основном благодаря разведению новых сортов, расширению производства и использованию минеральных удобрений. Максимальные урожаи зерновых культур достигают 60—80 ц/га при предельно высоких дозах минеральных удобрений. Дальнейшее повышение доз удобрений не приведет к повышению урожая имеющихся сортов сельскохозяйственных культур. Все более уменьшаются и возможности расширения сельскохозяйственных угодий путем мелиорации.

Основная задача земледелия будущего — разработка и внедрение новых методов повышения продуктивности и урожайности посевов сельскохозяйственных культур. В последние годы поднят вопрос о программировании урожая. Задача программирования заключается в разработке комплекса взаимосвязанных мер, своевременное и высококачественное осуществление которых обеспечит достижение заранее рассчитанного уровня урожая высокого качества.

Программирование урожая — это новое направление в сельском хозяйстве, которое повлекло за собой потребность в новых подходах в агрометеорологии. Агрометеорология уже не может ограничиваться описанием микроклимата посевов и анализом его изменения под влиянием мелиорации. Недостаточно также рассматривать только воздействие метеорологических факторов на конечный урожай посевов.

В агрометеорологии в большей мере необходимо было бы применять теорию высокой продуктивности. В последние годы в рамках этой теории разработаны математические модели продукционного процесса и формирования урожая. Эти модели могут служить основой для разработки агрометеорологических принципов программирования урожая.

Основные задачи агрометеорологии в связи с программированием урожая заключаются, во-первых, в установлении верхнего предела урожая основных сельскохозяйственных культур в разных

географических районах по приходам ФАР и значениям КПД, во-вторых, в разработке агрометеорологических основ для уменьшения разрыва между теоретически возможными и действительными урожаями. При этом следует исходить из обстоятельства, что получению запрограммированных урожаев препятствует главным образом несоответствие динамики факторов внешней среды (солнечная радиация, водный режим, температура и т. д.) динамике потребностей процессов фотосинтеза, роста и развития растений в течение вегетационного периода. Улучшить положение можно осуществлением следующих мер: 1) созданием путем мелиорации и агротехники таких условий среды, которые лучше бы соответствовали потребностям растений в посевах; 2) оптимальным районированием имеющихся сортов в соответствии с климатом и микроклиматом; 3) разведением и использованием сортов, наиболее соответствующих условиям окружающей среды в данном районе. Указанным мероприятиям должны предшествовать: 1) агроклиматическая оценка потенциальных возможностей формирования урожая в отдельных районах; 2) выяснение и обоснование необходимости перечисленных мероприятий; 3) прогноз их эффективности (оценка прироста урожая по отдельным культурам).

В настоящей книге в этой связи излагается проблема «солнечная радиация — формирование урожая». Задачу автора во многом облегчили вышедшие в свет монографии Ю. К. Росса «Радиационный режим и архитектура растительного покрова» (Л., Гидрометеиздат, 1975) и И. А. Шульгина «Растение и Солнце» (Л., Гидрометеиздат, 1973). Благодаря этим работам отпала необходимость в детальном рассмотрении вопроса о геометрической структуре и радиационном режиме посевов. По этой же причине не рассматривается и значение фотоморфогенеза в формировании урожая растений. О режиме ФАР посевов приводятся только основные сведения, необходимые для изложения основной части книги — вопроса о математическом моделировании воздействия солнечной радиации на продукционный процесс и формирование урожая посевов.

Значительное внимание в монографии уделяется изложению концепции максимальной продуктивности растений и ее приложений. В свете этой концепции рассматриваются показатели функции фотосинтеза и дыхания листьев растений и их связь с некоторыми адаптивными признаками растений. Изучается зависимость газообмена, роста и формирования урожая растений с различной геометрической структурой и светолюбивостью от радиационного режима. Количественно анализируются вопросы об оптимальной площади листьев и об идеальной ориентации листьев в посевах. Рассматривается, каковы оптимальная адаптивная структура посевов и условия стабильности ярусного фитоценоза. Дается оценка потенциального урожая посевов. Необходимость приближения действительных

урожаев к потенциальным заставила уделить главное внимание рассмотрению принципов максимального использования посевами солнечной радиации на формирование урожая, а также прогнозу эффективности изменения некоторых свойств растений. Поскольку продукционный процесс посевов зависит от интенсивности ФАР, длины дня, высоты и траектории Солнца, то все эти вопросы излагаются в географическом аспекте.

Начало количественному анализу рассматриваемых в книге проблем было положено около 25 лет назад. В СССР прогрессу в вопросах, рассматриваемых в данной книге, мы во многом обязаны труду чл.-корр. АН СССР А. А. Ничипоровича. По его инициативе в этой области науки успешно работают также математики, метеорологи и актинометристы.

В монографии наряду со сжатым обзором излагаются основные результаты в этой области, полученные автором за последние 20 лет. За это время автору пришлось совместно работать и обсуждать эти проблемы со многими коллегами, контакты с которыми оказали положительное воздействие на формирование модельного представления автора о растительном мире. Автор искренне благодарен А. А. Ничипоровичу за постоянное внимание и советы, касающиеся общей постановки задачи, своим московским коллегам А. И. Будаговскому, И. А. Шульгину, С. Н. Чмора и др. Автор многим обязан своим непосредственным коллегам Ю. К. Россу, Т. А. Нильсону, Х. А. Молдау, Т. Э.-А. Фрею, К. Порку, А. Г. Каллису и др.

Автор благодарен А. Линнас, Л. Палиале, М. Рахи, В. Рандметс, А. Колде и Т. Керге, оказавшим большую помощь при подготовке рукописи к печати.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРИХОДА СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ

1. Общие сведения о фотосинтетически активной радиации

Потоком лучистой энергии, или радиации, называется количество лучистой энергии, проходящей через данную поверхность в единицу времени. При актинометрических наблюдениях обычно измеряют плотность потока лучистой энергии, или поток радиации через единицу поверхности, называемый иногда интенсивностью радиации, или облученностью. Плотность потока радиации чаще всего выражается в Вт/см², кал/(см²·мин) и эрг/(см²·с). С 1 января 1963 г. (ГОСТ 9867-61) принята новая международная система единиц (СИ). В этой системе для плотности потока (интенсивности) радиации используется единица Вт/м², а для сумм радиации — Дж/(см²·ч), Дж/(см²·день) и т. д.

Таблица 1

Переводные множители между единицами измерения ФАР

Единица	Единица				
	эрг/с	кал/с	кал/мин	Вт	кал/ч
эрг/с	1	2,39·10 ⁻⁸	1,43·10 ⁻⁶	1,0·10 ⁻⁷	8,6·10 ⁻⁴
кал/с	4,19·10 ⁷	1	60	4,19	3600
кал/мин	6,98·10 ⁵	1,67·10 ⁻²	1	6,98·10 ⁻²	60
Вт	1,0·10 ⁷	0,239	14,34	1	8,6·10 ³
кал/ч	1,16·10 ⁴	2,78·10 ⁻⁴	1,67·10 ⁻²	1,16·10 ⁻³	1

Единица	Единица				
	эрг	кал	ккал	Дж	—
эрг	1	2,39·10 ⁻⁸	2,39·10 ⁻¹¹	10 ⁻⁷	—
кал	4,19·10 ⁷	1	0,001	4,19	—
ккал	4,19·10 ¹⁰	1,0·10 ³	1	4,19·10 ³	—
Дж	10 ⁷	0,239	2,39·10 ⁻⁴	1	—

В актинометрии переход на новую систему в течение небольшого периода затруднителен, так как имеется огромное количество накопленных актинометрическими станциями и обсерваториями данных о радиации, выраженных в калориях. Среднее и

старшее поколение актинометристов привыкло к традиционным единицам, в данной книге для выражения плотности потока радиации используются единицы Вт/м² и кал/(см²·мин) параллельно.

В актинометрии спектр солнечной радиации подразделяется на две области: 1) коротковолновую, называемую также интегральной радиацией, длиной волны 0,28—4,0 мкм; 2) длинноволновую, длиной волны 4—40 мкм. ФАР (от 0,38 до 0,71 мкм) входит, таким образом, в состав коротковолновой радиации, которая подразделяется на следующие виды.

S — прямая солнечная радиация — часть лучистой энергии Солнца, поступающая к Земле от видимого диска Солнца в виде почти параллельных лучей. Прямая солнечная радиация на горизонтальную поверхность $S' = S \sin h_{\odot}$.

D — рассеянная радиация неба — часть солнечной радиации, которая после рассеивания атмосферой и отражения от облаков падает на горизонтальную поверхность сверху.

Q — суммарная радиация, равная $S' + D$.

R — отраженная от поверхности земли суммарная радиация, приходящая на горизонтальную поверхность снизу.

$B_{\kappa} = Q - R$ — остаточная коротковолновая радиация, называемая иногда коротковолновым радиационным балансом.

Указанные виды радиации количественно оцениваются в основном через плотность лучистого потока.

Как известно, излучение не всех длин волн одинаково биологически активно. Отдельные участки спектра даже для одного и того же биологического явления или процесса имеют различную активность. Биологически активную радиацию I_b (свет, эритемная радиация, ФАР) можно представить в виде

$$I_b = \int_0^{\infty} v(\lambda) I(\lambda) d\lambda, \quad (1.1)$$

где $I(\lambda)$ — спектральная плотность потока радиации, $v(\lambda)$ — спектр биологического действия радиации.

Спектр действия фотосинтеза растений (рис. 1) в настоящее время сравнительно четко установлен [231, 381, 382]. Однако большинство задач фотоактинометрии диктуют неселективное измерение ФАР. При этом за ФАР принято считать лучистую энергию в области спектра 380—710 нм [133]. Для обозначения ФАР рекомендуют использовать символы, принятые в актинометрии, однако с добавлением индекса Φ в тех случаях, когда это необходимо.

Доля ФАР в потоке интегральной радиации зависит от спектрального состава данного вида радиации. Максимум энергии в спектре прямой солнечной радиации находится около 0,48—

0,55 мкм при высоком стоянии Солнца и перемещается в сторону более длинных волн с уменьшением высоты Солнца (рис. 2).

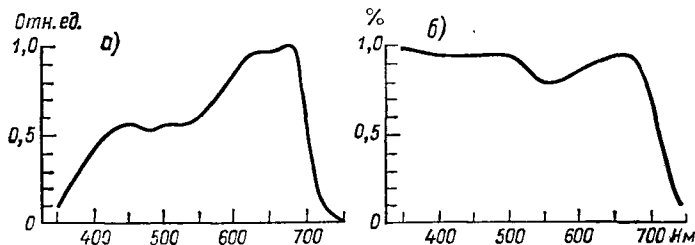


Рис. 1. Спектр действия фотосинтеза (а) и спектральное поглощение (среднее для 22 видов) ФАР (б) листьями растений [381].

При безоблачном небе в спектральном составе рассеянной радиации преобладают фиолетовые и синие лучи (рис. 2); близкие

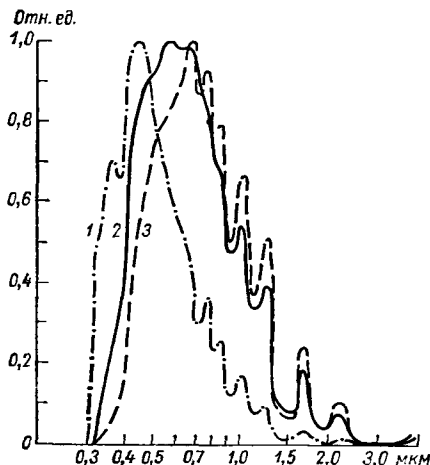


Рис. 2. Относительное спектральное распределение энергии радиации.

1 — рассеянная радиация, $h_{\odot} = 30^{\circ}$, 2 — прямая радиация, $h_{\odot} = 30^{\circ}$, 3 — прямая радиация, $h_{\odot} = 14^{\circ}$.

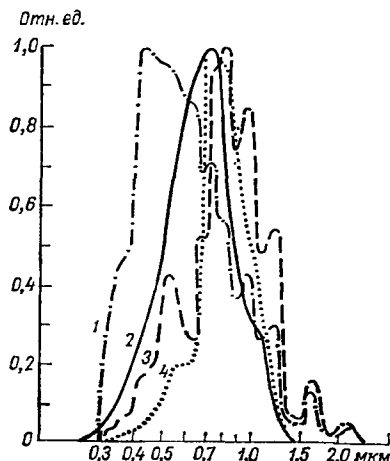


Рис. 3. Относительное спектральное распределение энергии радиации.

1 — суммарная радиация [3], 2 — рассеянная радиация пасмурного неба [263], 3 — отраженная от РП радиация при ясном небе [215], 4 — то же при пасмурном небе [215].

инфракрасные лучи в нем почти отсутствуют. Спектральный состав рассеянной радиации пасмурного неба (рис. 3) аналогичен спектральному составу прямой солнечной радиации. Спектральный состав отраженной от растительного покрова радиации (рис. 3)

зависит не только от спектрального состава падающей суммарной радиации, но и от спектральной отражательной способности растений [28, 254, 302].

Для ориентировочной оценки пределов изменения потока ФАР в излучении Солнца можно воспользоваться переходными коэффициентами от интегральной радиации к ФАР. Первоначальные попытки определения коэффициентов перехода от интегральной пря-

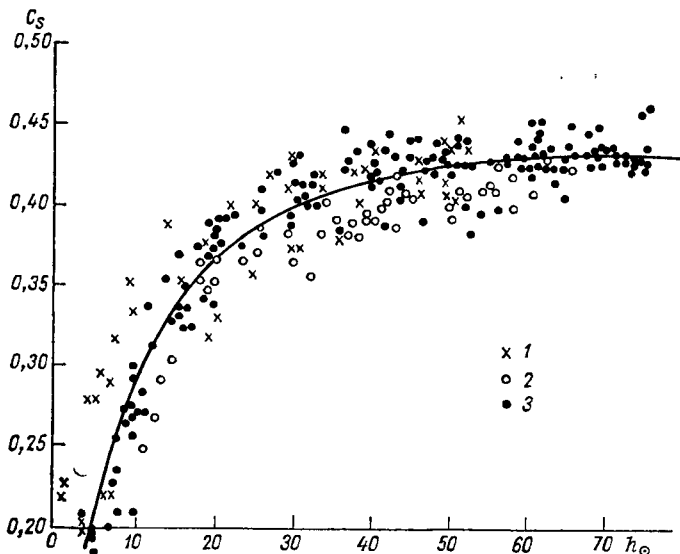


Рис. 4. Коэффициенты перехода к ФАР для прямой радиации в зависимости от высоты Солнца [219].

1 — Ийгева (Эстония), 1963 г., 2 — Молдавия, 1964 г., 3 — Гиссарская долина (Таджикистан), 1965 г.

мой радиации к прямой ФАР сделаны по теоретическим спектральным распределениям радиации [119]. Экспериментально эти коэффициенты исследованы Б. Гуляевым [54] и Н. Перелет [147] на Украине, Х. Тоомингом и Х. Нийлиском [219] в Эстонии, Молдавии и Таджикистане (Гиссарская долина), С. Линговой [98] в Болгарии.

Для прямой солнечной радиации установлена тесная зависимость коэффициента ФАР c_s от высоты Солнца в интервале от 10 до 75° (рис. 4), причем c_s мало зависит от географической широты [219].

Экспериментальные данные [147] о коэффициенте перехода от интегральной рассеянной радиации к рассеянной ФАР свидетельствуют о том, что с увеличением высоты Солнца c_D возрастает до 0,75.

Поскольку суммарная радиация складывается из прямой и рассеянной, то коэффициент перехода от суммарной радиации к суммарной ФАР можно представить формулой

$$c_Q = (c_S S' D^{-1} + c_D) / (1 + S' D^{-1}). \quad (1.2)$$

Величина c_Q зависит и от соотношения S'/D , особенно при малых высотах Солнца. Поэтому непосредственному определению c_Q по измерениям суммарной радиации и ФАР следует предпочесть определение через коэффициенты c_S и c_D и величины S' и D .

Суммы суммарной ФАР можно приближенно найти по формуле

$$\sum Q_\varphi = c_{SS} \sum S' + c_D \sum D. \quad (1.3)$$

Значения c_{SS} даны в табл. 2, а для c_D можно использовать среднее значение, равное 0,60.

Таблица 2

Эффективные коэффициенты перехода от дневных сумм прямой солнечной радиации к дневным суммам прямой ФАР для различных широт [219]

φ (°)	Месяц							
	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
66	0,40	0,40	0,40	0,39	0,37			
50	0,41	0,42	0,42	0,41	0,405	0,385		
23	0,425	0,425	0,425	0,425	0,42	0,415	0,41	0,41

2. Приход падающей суммарной радиации и ФАР

Основные закономерности изменения потоков прямой, рассеянной и суммарной радиации определяются высотой Солнца, прозрачностью атмосферы, облачностью, продолжительностью солнечного сияния и некоторыми другими факторами. Детальный анализ влияния этих факторов дан в ряде работ [19, 27, 33, 47, 82, 83, 255, 257].

Суточный ход потока суммарной радиации при безоблачном небе характеризуется одним максимумом в околополуденные часы. С уменьшением прозрачности атмосферы поток суммарной радиации уменьшается. При наличии облачности поток суммарной радиации может как увеличиваться, так и уменьшаться. При переменной облачности, если Солнце не закрыто облаками, поток суммарной радиации, как правило, больше, чем при безоблачном небе. При сплошной облачности приход суммарной радиации уменьшается по сравнению с приходом при безоблачном небе.

Суточный ход суммарной радиации при безоблачном небе хорошо описывается формулой Берлянд [27]

$$Q_0 = \frac{S_0 \sin h_{\odot}}{1 + f \operatorname{cosec} h_{\odot}}, \quad (1.4)$$

где S_0 — солнечная постоянная, равная $1,98 \text{ кал}/(\text{см}^2 \cdot \text{мин})$, f — коэффициент, значения которого приведены в табл. 3.

Таблица 3

Средние многолетние значения коэффициента f [19]

Пункт	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Тбилиси	0,09	0,11	0,11	0,17	0,23	0,25	0,25	0,23	0,19	0,13	0,10	0,11
Одесса	0,07	0,11	0,09	0,15	0,19	0,23	0,23	0,21	0,16	0,14	0,06	0,07
Киев	0,06	0,08	0,09	0,16	0,21	0,26	0,23	0,22	0,17	0,11	0,07	0,06
Высокая Дуб- рава	0,05	0,11	0,08	0,19	0,18	0,21	0,24	0,18	0,14	0,15	0,10	0,08
Воейково	0,05	0,05	0,11	0,14	0,20	0,22	0,22	0,21	0,11	0,12	0,10	0,04

При этом $\sin h_{\odot}$ определяется по формуле

$$\sin h_{\odot} = \sin \varphi \sin \delta + \cos \varphi \cos \delta \cos \tau. \quad (1.5)$$

Методика определения высоты Солнца по этой формуле описывается в ряде работ [215, 263].

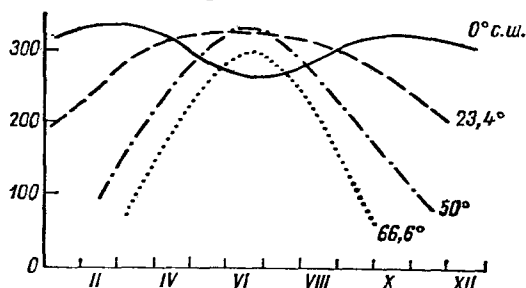


Рис. 5. Годовой ход дневных сумм ФАР (кал/(см²·день)) на разных широтах. Ясное небо [70].

Предложены формулы для расчета суммарной радиации с учетом облачности:

$$Q_n = Q_0 (1 - c_n n_n - c_c n_c - c_b n_b), \quad (1.6)$$

где Q_0 — плотность потока суммарной радиации при безоблачном небе, Q_n — то же при облачности, n_n, n_c, n_b — количество облачно-

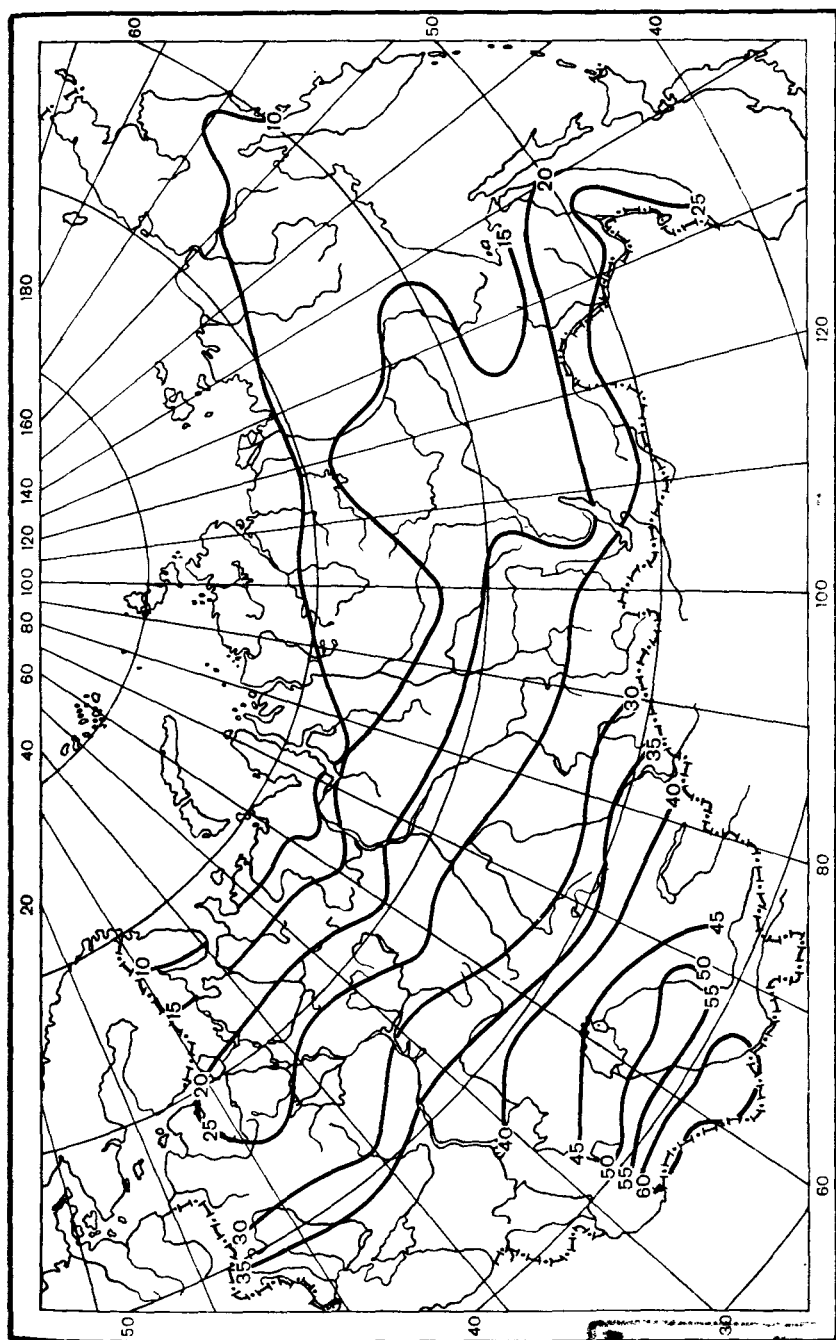


Рис. 6. Суммы ФАР (ккал/(см²·сезон)) за вегетационный период (за период со средней суточной температурой воздуха выше 10°C).

сти соответственно нижнего, среднего и верхнего ярусов ($c_n \approx 0,8$, $c_c \approx 0,5$). Коэффициент c_b значительно зависит от высоты Солнца: $c_b = 0,2$ при $h_\odot > 20^\circ$, $c_b = 0,4$ при $h_\odot < 20^\circ$.

Если суммарная радиация найдена по формулам (1.4) или (1.6), то для приближенного нахождения D и S' можно использовать соотношения:

$$D = \frac{Q}{1 + S'/D} \quad (1.7)$$

и

$$S' = \frac{S'/D \cdot Q}{1 + S'/D} \quad (1.8)$$

Значения S'/D зависят от высоты Солнца и незначительно меняются с широтой места [70].

Наряду с суточным ходом суммарной радиации и ФАР представляют интерес суточные суммы и их годовой ход. При безоблачном небе суточные суммы ФАР (рис. 5) на широтах выше $23,4^\circ$ в годовом ходе имеют максимум в июне. На широтах ниже $23,4^\circ$ максимум в июне постепенно исчезает с уменьшением широты и годовой ход радиации приобретает двухвершинный характер. На экваторе кривая хода радиации имеет два максимума — в марте и сентябре [70].

Для весьма приближенного определения режима ФАР можно использовать климатологические средние месячные суммы суммарной ФАР и карту прихода ФАР (рис. 6) за вегетационный период для территории Советского Союза [62, 63, 119]. Рассмотрение этой карты показывает, что суммы ФАР за вегетационный период на территории СССР от Крайнего Севера к Средней Азии увеличиваются примерно в шесть раз и что краткость вегетационного периода на севере не компенсируется длиной дня. Интересно отметить, что с удлинением вегетационного периода в связи со смещением его начала и конца (от 10 до 5°C) суммы ФАР на севере растут значительно больше, чем на юге. Это обстоятельство необходимо учитывать при выращивании сельскохозяйственных культур на севере (выбор сортов, селекция, интродукция и т. д.).

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЗАВИСИМОСТИ ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА И УРОЖАЯ ФИТОЦЕНОЗОВ ОТ РЕЖИМА ФАР

1. Задачи и цели создания математических моделей продукционного процесса и урожая

В оптимизации структур и функций посевов и в разработке принципов программирования урожайности важное место занимают математические модели продукционного процесса РП и формирования урожая. Роль математических моделей в изучении структур и функционирования фитоценоза интегрирующая. Построение математических моделей фитоценоза открывает возможности объединить наши знания по физиологии растений, биофизике, метеорологии и геоботанике в единое целое, с тем чтобы изучить, как функционирует и развивается со временем фитоценоз, в котором выявляются закономерности, характерные для фитоценоза в целом. Интегрирующее значение математического моделирования продуктивности фотосинтеза хорошо доказано в работе Данкана [308]. Он пишет, что долгое время много умения и средств затрачивалось на изучение отдельных частей биологических систем, вместо того чтобы сложить уже хорошо исследованные части и рассмотреть, как они функционируют как единая система. Положение аналогично тому, если бы мы вынуждены были ответить на вопрос: «Сколько времени?», — взглянув в ящик, где находятся лишь детали разобранных часов. Никакого значения не имеет то, как хорошо эти детали изготовлены. Они не покажут времени до тех пор, пока не будут правильно соединены между собой. Построение математических моделей открывает путь к соединению знаний по продукционному процессу в единую модель, с тем чтобы изучить, как функционирует посев или сообщество как целостная система.

Фундаментальные работы по разработке основных принципов и положений для построения современной теории продуктивности выполнены Ничипоровичем [132—144].

Основной целью создания моделей продуктивности посевов является: 1) количественная оценка верхнего предела КПД и потенциального урожая посевов в разных агрометеорологических условиях; 2) выяснение действительно возможных урожаев в различных климатических условиях и возможностей оптимизации процесса формирования урожая; 3) прогноз параметров новых сортов, оптимальных для имеющихся условий среды. Круг проблем,

которые предстоит решить методом математического моделирования продукционного процесса естественных фитоценозов, широк, охватывает большую часть вопросов, поднятых в ряде программных статей [5, 52, 91, 155, 197, 213, 232, 234, 235, 415]. Это прежде всего вопросы, связанные с энергетикой и продуктивностью фитоценоза, как, например, изучение закономерностей, КПД и роста растений в фитоценозах в зависимости от условий внешней среды, а также изучение трансформации условий среды самими растениями. Каковы энергетические параметры тех видовых популяций, которые могут совместно расти, создавать фитоценоз? Каковы закономерности и механизмы смен фитоценозов в данной зоне? Каковы условия относительной стабильности фитоценозов? Хотя предпосылки для решения этих проблем еще не достаточны, поставить задачу и приступить к накоплению необходимых для моделирования экспериментальных данных следует уже сейчас. Ведь это проблемы, решение которых обычными методами требует иногда сотен лет.

Естественно, что ввиду сложности задачи моделирование на первом этапе не сможет охватить менее существенные факторы продукционного процесса. Модель должна качественно и количественно охватывать сущность основных процессов, воздействующих на формирование урожая.

2. Концепция максимальной продуктивности растений

Уже давно развивается идея, что для выживания организмов наиболее важное значение имеет их высокая энергетическая мощность [20, 376]. Самые большие шансы для выживания у таких организмов, которые могут использовать максимальное количество энергии в единицу времени. Это дает организму большие возможности для поддержания и повышения организованности структур и функций. Такое свойство устойчивого неравновесного состояния живых организмов характеризуется тем, что свободная энергия их не соответствует минимуму [20]. В ходе адаптации и эволюции возрастает степень приспособленности организмов к условиям жизни, происходит углубление неравновесного состояния их, что сопровождается понижением уровня энтропии живых организмов [73, 150, 252, 253].

Устойчивое неравновесное состояние живых организмов достигается использованием энергии из внешней среды. Растения, например, создают запас свободной энергии путем использования и преобразования солнечной радиации в процессе фотосинтеза [253]. При этом более эффективное использование ФАР при неизменном приходе солнечной радиации означает повышение уровня продуктивности. Разумеется, высокопродуктивные виды и особи обладают перед менее продуктивными растениями большим преимуществом для интенсивного роста, развития и в конечном счете для

выживания (особенно в условиях конкуренции в растительном сообществе). Кроме того, большой запас свободной энергии является основой для повышения уровня организованности [74] и изменения информационных характеристик организма. Следовательно, можно сделать вывод о том, что оптимальными являются такие структуры и функции растений, которые при равных прочих условиях обеспечивают более высокую продуктивность, другими словами, возможно высокий КПД использования ФАР. Если процесс естественного отбора шел именно по этому пути, то можно предположить, что адаптация растений и растительного сообщества выражается в тенденции к обеспечению максимальной в данных условиях среды продуктивности фотосинтеза растений и растительного сообщества [206, 220]. Разумеется, адаптация в направлении достижения максимальной продуктивности не является универсальной и единственной, она, по-видимому, действует главным образом в период вегетативного роста растений. Растения, несомненно, обладают большим количеством разных других функций, которые подлежали и подлежат совершенствованию в ходе адаптации. Но функции фотосинтеза и дыхания являются среди них основными. От их совершенства зависит обеспеченность энергией структурной организации организма растения и всех функций жизнедеятельности, а также функций, которые возникают после прекращения процесса фотосинтеза в растениях, включая и способность растений дать потомство.

Следует отметить, что аналогичные взгляды встречаются и в ряде других исследований [39, 105, 257]. Любименко [105], например, утверждал, что лист высшего растения наилучшим образом приспособлен к усвоению световой энергии при фотосинтезе. Вместе с тем в процессе эволюции свет стал использоваться при росте и развитии и вся форма растения приспособилась к тому, чтобы обеспечить максимальную продуктивность листьев. Шульгин [257] считает, что адаптация растений шла по пути повышения коэффициента поглощения ФАР листьями, что является также следствием тенденции эволюционировать в направлении повышения продуктивности. С большой осторожностью можно расширять данную гипотезу и утверждать, что адаптация растений и растительного сообщества направлена на обеспечение максимального в данных условиях среды газообмена CO_2 и прироста сухого вещества и в конечном счете на создание максимального для данных условий среды урожая репродуктивных органов. Использование гипотезы о максимальной продуктивности открывает возможность для приближенного учета адаптивного характера продукционного процесса в моделях. Если эта гипотеза отражает реальность, то можно предполагать, что функции фотосинтеза и дыхания являются оптимальными при таких параметрах, которые в данных условиях среды обеспечивают максимальный газообмен CO_2 и максимальную

продуктивность растений. Таким образом, задача сводится к нахождению комбинации таких параметров функций фотосинтеза и дыхания, при которых газообмен при заданных функциях среды является максимальным.

В целях математической формулировки этого положения в виде вариационного принципа напишем выражение для газообмена CO_2 фитоценоза в интервале времени $t_1 t_2$ [220]:

$$F_c(L_0) = \int_{t_1}^{t_2} \int_0^{L_0} [\Phi_s(L, t) - R_s(L, t)] dL dt, \quad (2.1)$$

где $\Phi_s(L, t)$ и $R_s(L, t)$ — соответственно интенсивность фотосинтеза и дыхания горизонтального слоя фитоценоза с единичной толщиной в момент времени t .

В случае необходимости учитывать фотосинтез и дыхание других органов, кроме листьев (например, у злаковых культур), под L_0 следует понимать не относительную площадь листьев, а относительную площадь всех надземных органов.

Согласно нашей формулировке адаптации, газообмен CO_2 стремится к максимально возможному значению в данных условиях среды, т. е.

$$F_c(L_0) \rightarrow \max.$$

Это — относительный максимум газообмена CO_2 , т. е. его уровень, обеспечиваемый на данном этапе эволюции фотосинтетическим аппаратом растений. По существу, предложенный вариационный принцип может быть рассмотрен как частный случай принципа оптимальной конструкции Ращевского (см. [163]). Разумеется, при использовании гипотезы о максимальной продуктивности функция газообмена CO_2 растений переоптимизируется, так как не учитывается обстоятельство, что условия окружающей среды часто изменяются быстрее оптимизирующего воздействия естественного отбора. В этой связи высказано мнение, что максимальная продуктивность растений достигается при оптимальном значении КПД, которое ниже максимального [416].

Использование гипотезы о максимальной продуктивности в качестве критерия оптимизации параметров растений позволяет определить только идеальные для данных условий среды параметры растений. По всей вероятности, такие параметры функции газообмена CO_2 лучше отражают действительность, чем параметры, вообще не оптимизированные. Но самое важное то, что оптимизация параметров растений, согласно гипотезе о максимальной продуктивности, позволяет прогнозировать идеальные параметры растений для существующих условий окружающей среды и тем самым открывает возможность для разработки агрометеорологических основ целенаправленной селекции.

3. Блок-схема продукционного процесса

Основные принципы построения моделей структуры и продукционного процесса агрофитоценозов сформулированы в ряде работ [31—37, 112—114, 168—177, 189, 206—214, 233, 289, 290, 298, 336, 337, 346, 365, 366, 373, 375, 391, 393, 446, 465, 471, 496, 498]. Имеется несколько блок-схем, лежащих в основе математического моделирования агрофитоценозов [96, 190, 295, 497]. На рис. 7 приведена схема, предложенная в работе Карри [295] и несколько видоизмененная нами.

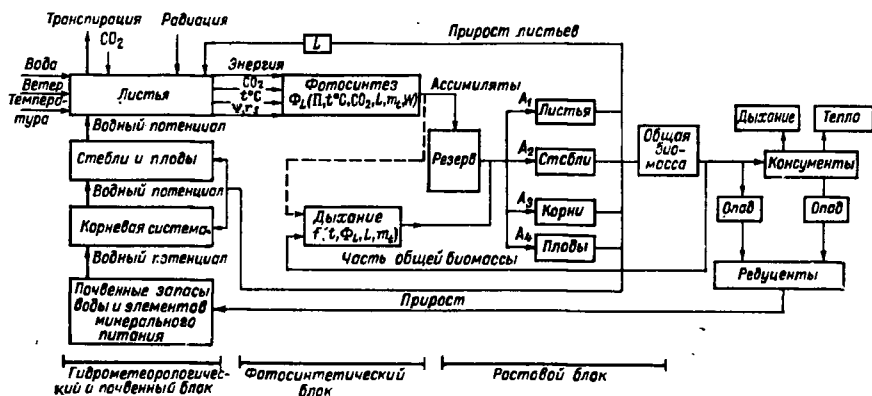


Рис. 7. Блок-схема продукционного процесса растений.

Продукционный процесс, согласно этой схеме, рассматривается состоящим из трех фундаментальных физиологических процессов: фотосинтеза, дыхания и роста.

Растения, поглощая листьями CO_2 из атмосферы и корневой системой воду из почвы, создают в процессе фотосинтеза под воздействием энергии солнечной радиации органическое вещество в виде ассимилятов. Одновременно происходит транспирация, которая ответственна за снабжение растений водой и элементами минерального питания и за регуляцию теплового режима растений. В зависимости от интенсивности ФАР, водного и температурного режимов, скорости ветра, концентрации CO_2 в воздухе, плодородия почвы и видовых особенностей растений процесс фотосинтеза может происходить с большей или меньшей скоростью.

Другой фундаментальный процесс — дыхание — ответствен за снабжение энергией различных биохимических процессов синтеза,

связанных с ростом, построением новых структурных элементов растений и с транспортом веществ. Кроме того, дыхание обеспечивает поддержание живых структур органов растений. При этом затрачивается органическое вещество, накопленное в органах растений.

Третий фундаментальный процесс — рост. В модели, предложенной в работе де Вита [497], впервые учитывается обстоятельство, что не все свежие ассимилянты используются немедленно на рост, часть их накапливается в резерв. Резервы могут находиться в каждом органе, но более мобильные из них, вероятно, находятся в листьях и стеблях. Ассимилянты, запасенные на более длительный период, большей частью накапливаются в корнях. Резервы будут использоваться при наступлении соответствующих условий. Так, например, при низкой температуре, когда условия для роста растений с C_4 -циклом (кукуруза, сорго и некоторые другие) неоптимальные, ассимилянты накапливаются в листьях до тех пор, пока температура повысится до определенного уровня и возникнут благоприятные условия для роста. В оптимальных условиях фазовый сдвиг между созданием ассимилятов и их использованием на рост небольшой — порядка нескольких часов.

В результате прироста отдельных органов возрастает их биомасса и биомасса растения в целом, увеличивается и относительная площадь листа. Часть зеленой фитомассы со временем стареет, отпадает или поедается потребителями, составляя так называемый опад.

Предпосылкой для создания математической модели продукционного процесса является знание зависимости вышеуказанных фундаментальных процессов от факторов внешней среды и от внутренних биологических, видовых и адаптивных особенностей растений во взаимосвязи и в динамике онтогенеза.

Расчет урожая проводится по отдельным этапам, или по так называемым блокам [190]. Первый из них — гидрометеорологический и почвенный блок. В него входит определение площади листьев и стеблей фитоценоза по отдельным слоям, а также определение ориентации листьев и других параметров геометрической структуры фитоценоза. Он содержит расчет условий внешней среды, вертикального профиля радиации, температуры, влажности и ветра внутри фитоценоза, температуры и водного потенциала растений и почвы и т. д.

Второй блок, который нами условно назван фотосинтетическим (физиологический, по Сиротенко [190]), охватывает расчет фотосинтеза, дыхания и транспирации за короткий период времени. Третий блок — ростовой (распределительный, по Сиротенко) — содержит расчет прироста отдельных органов и урожая. Все три блока вместе образуют динамическую модель продукционного процесса.

4. Режим солнечной радиации в фитоценозах

Для создания комплексной математической модели продукционного процесса и формирования урожая фитоценозов, кроме зависимости основных функций растений от факторов внешней среды, необходимо знать закономерности распределения метеорологических элементов в фитоценозе. При этом следует учитывать, что растения сами активно участвуют в создании окружающей их среды. Последнее в значительной степени зависит от геометрической структуры растительного покрова.

Среди факторов внешней среды особо выделяется энергия солнечной радиации, без которой не может быть фотосинтеза растений. Другие факторы (температура, содержание влаги в почве, концентрация CO_2 в воздухе) можно считать фоновыми, которые тоже влияют на весь продукционный процесс и определяют степень усвоения солнечной радиации растениями. При оптимальном сочетании факторов интенсивность фотосинтеза и КПД растений высокие. Если же сочетание их неблагоприятное, они могут лимитировать или даже прекратить процесс фотосинтеза и другие жизненно важные процессы, протекающие в растениях.

В настоящей книге рассматриваются вопросы максимального использования солнечной радиации растениями, т. е. вопросы продуктивности и урожайности растений на оптимальном фоне. В рамках данной книги невозможно и нецелесообразно изложить закономерности изменения в растительном покрове других воздействующих на растение факторов. Эти вопросы более детально разработаны в области физики приземного слоя. Достаточно указать лишь на подробные обзоры некоторых авторов [29, 34, 114, 126, 159, 160, 191, 301, 327, 336, 400, 466, 467, 472].

Первые попытки математически моделировать радиационный режим внутри фитоценоза сделаны в начале 50-х годов японскими исследователями [343, 344, 391]. Фундаментальные работы в этой области выполнены Россом и Нильсоном [167, 170, 174, 175, 179, 182, 183, 412, 413].

В настоящее время хорошо моделирован радиационный режим посевов монокультур [1, 2, 14, 48, 49, 55, 56, 57, 88, 100, 101, 161, 180, 183, 185, 202, 204, 211, 221, 222, 223, 262, 267, 354, 397, 398, 444, 453]. Определенный успех достигнут также в области моделирования радиационного режима лесных фитоценозов [6—10, 41, 42, 157—159, 237, 414, 501].

4.1. Некоторые показатели геометрической структуры фитоценозов

Ориентация листьев в связи с приспособлением растений к условиям местообитания изучается уже в течение ста лет. Основоположниками этого направления можно считать Визнера [481—485]

и Кернера [355]. Визнер выделял следующие виды: 1) афотометрические — растущие на открытой местности при высокой интенсивности освещения и не обладающие определенной ориентацией листьев; 2) фотометрические — растущие при умеренной освещенности и обладающие определенной ориентацией; 3) эуфотометрические — листья которых принимают отвесное положение к направлению прихода наибольшего количества света; 4) панфотометрические — листья которых внутри обладает эуфотометрическими листьями, а в периферии листья расположены таким образом, что часть прямой радиации пропускается в более глубокие ярусы. Сравнение этой классификации с современной [181, 391] показывает, что РП с афотометрическими листьями соответствует равномерной (хаотичной) ориентации, фотометрическими могут быть как РП с вертикальными и горизонтальными листьями, так и с листьями, расположенными под определенным углом. Панфотометрическая листва в настоящее время называется идеальной.

Работы Визнера и его последователей в этой области [481—485] носят качественный характер. В связи с математическим моделированием продукционного процесса возникла необходимость в количественном описании геометрической структуры РП. Первые шаги в этом направлении предприняты японскими исследователями [391, 438]. В настоящее время общепринятыми являются методы, предложенные Россом и Нильсоном [164, 168, 175, 178, 181, 184].

Геометрическая структура фитоценоза характеризуется этими авторами с помощью следующих функций.

1. Площадь листьев в единице объема фитоценоза на высоте z — $u_L(z)$.

2. Относительная площадь листьев фитоценоза

$$L_0 = \int_0^{z_0} u_L(z) dz. \quad (2.2)$$

3. Относительная площадь листьев выше данного уровня z

$$L(z) = \int_z^{z_0} u_L(z') dz', \quad (2.3)$$

или

$$L(W) = \int_0^W u_L(W') dW', \quad (2.4)$$

где W — глубина, отсчитываемая от верхней границы фитоценоза и связанная с высотой соотношением $W = z_0 - z$ (или $z = W_0 - W$), где $z_0 = W_0$ — высота (или глубина) всего фитоценоза. Аналогичные функции определены также для стеблей [180].

4. Пространственная ориентация листьев — $g_L(z, \gamma_L)$, где $\gamma_L = (\theta_L, \varphi_L)$ — направление нормали верхней стороны листа, θ_L —

угол наклона нормали листа, отсчитываемый от вертикальной оси, φ_L — азимут нормали листа, отсчитываемый от севера по часовой стрелке (рис. 8).

Для объяснения сущности функции $g_L(z, r_L)$ выбираем в горизонтальном слое посева на высоте z некоторую область V . Определяем в этой области направление нормали и площадь каждого листа или отдельных его частей. Суммарная площадь листьев $u_L(z)$

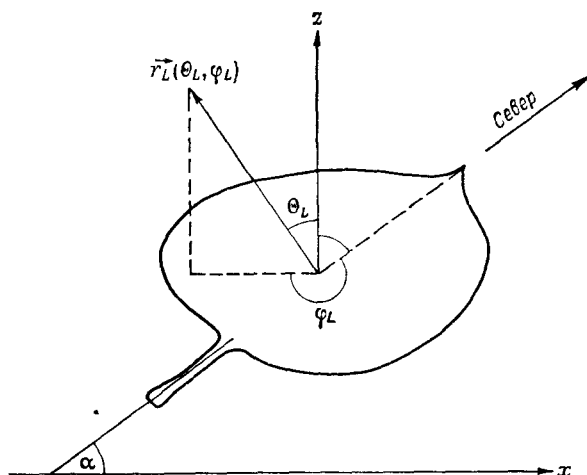


Рис. 8. Углы, определяющие нормаль листа.

в области V выражается следующим интегралом по верхней полушере [181]:

$$\int_{2\pi} \bar{g}_L(z, r_L) d\Omega_L = \int_0^{\pi/2} \int_0^{2\pi} \bar{g}_L(z, \theta_L, \varphi_L) d\varphi_L \sin \theta_L d\theta_L \equiv u_L(z), \quad (2.5)$$

где $\bar{g}_L(z, r_L) d\Omega_L$ — сумма площадей всех листьев, нормали которых находятся в телесном угле $d\Omega_L$, а $\bar{g}_L(z, r_L)$ — площадь тех листьев в области V , нормали которых находятся в единичном телесном угле вокруг направления r_L . Телесный угол $d\Omega_L$ связан с координатами θ_L и φ_L соотношением $d\Omega_L = \sin \theta_L d\theta_L d\varphi_L$.

Выражение (2.5) можно переписать в виде

$$\int_{2\pi} g_L(z, r_L) d\Omega_L = \int_0^{\pi/2} \int_0^{2\pi} g_L(z, \theta_L, \varphi_L) d\varphi_L \sin \theta_L d\theta_L \equiv 1, \quad (2.6)$$

где $g_L(z, r_L) = \frac{\bar{g}_L(z, r_L)}{u_L(z)}$ — функция пространственной ориентации листьев в фитоценозе на высоте z .

Выражение (2.6) называется условием нормирования для функции $g_L(z, \theta_L)$.

Пространственная ориентация листьев задана, если известна функция $g_L(z, \theta_L, \varphi_L)$. Аналогично определяется функция пространственной ориентации стеблей, ветвей, цветков и т. д.

При практическом определении функции $g_L(z, \theta_L, \varphi_L)$ верхнее полупространство обычно подразделяется на 48 областей, на 6 поясов через 15° по углу наклона θ_L и на 8 секторов через 45° по азимуту φ_L . При таком делении полусферы интеграл (2.6) заменяется суммой

$$\int_0^{\pi/2} \int_0^{2\pi} g_L(z, \theta_L, \varphi_L) d\varphi_L \sin \theta_L d\theta_L = \sum_{j=1}^6 \sum_{k=1}^8 g_{jk} \equiv 1, \quad (2.7)$$

причем

$$\begin{aligned} g_{jk} &= \int_{\pi/12(j-1)}^{\pi/12j} \sin \theta_L d\theta_L \int_{\pi/4(k-1)}^{\pi/4k} g_L(z, \theta_L, \varphi_L) d\varphi_L = \\ &= g_L(z, \theta_{Lj}, \varphi_{Lk}) \Omega_{jk}, \end{aligned} \quad (2.8)$$

где g_{jk} — доля площади листьев с нормальными в телесном угле Ω_{jk} , границы которого находятся: θ_L — между $\frac{\pi}{12}(j-1)$ и $\frac{\pi}{12}j$; φ_L — между $\frac{\pi}{4}(k-1)$ и $\frac{\pi}{4}k$; θ_{Lj} и φ_{Lk} — координаты средней нормали для области jk .

Если зависимость $g_L(z, \theta_L, \varphi_L)$ от φ_L одинакова при всех θ_L , то

$$g_L(z, \theta_L, \varphi_L) = g'_L(z, \theta_L) g''_L(z, \varphi_L). \quad (2.9)$$

Если, кроме того, по всем азимутам ориентировано одинаковое количество листьев, т. е. если отсутствует азимутальная зависимость ориентации, то $g''_L(z, \varphi_L) = \frac{1}{2\pi}$ и

$$g_L(z, \theta_L, \varphi_L) = \frac{1}{2\pi} g'_L(z, \theta_L). \quad (2.10)$$

Поскольку из измерений определяется доля суммарной площади листьев, имеющих угол наклона в промежутке θ_L и $\theta_L + d\theta_L$, т. е. функция $g^*_L(z, \theta_L) = g'_L(z, \theta_L) \sin \theta_L$, то ее значения обычно представляются и на графиках. Во избежание недоразумений всегда следует указать, дается функция пространственной ориентации листьев в расчете на единицу углов наклона листьев $g^*_L(z, \theta_L)$ (рис. 9) или в расчете на единицу телесного угла $g'_L(z, \theta_L)$. Часто $g^*_L(z, \theta_L)$ рассчитывается на интервал углов наклона, например 15° (рис. 10), при этом на оси ординат откладывается величина

$\frac{\pi}{12} g_L^*(\theta_L)$. В этом случае целесообразнее представлять значения $\frac{\pi}{12} g_L^*(\theta_L)$ в виде гистограммы. При представлении их в виде кривой (рис. 10) отдельные значения $\frac{\pi}{12} g_L^*(\theta_L)$ будут соответствовать интервалу углов наклона, распространяющемуся по обе стороны от рассматриваемого угла наклона θ_L на расстояние $7,5^\circ$.

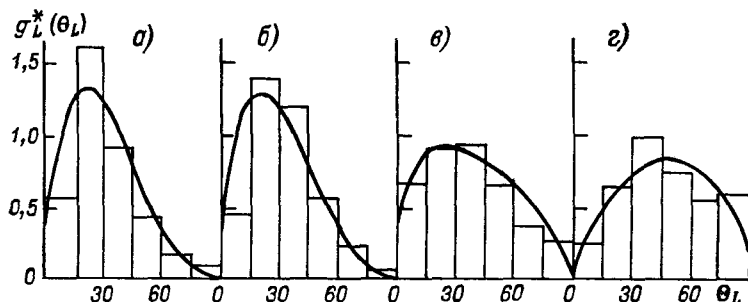


Рис. 9. Ориентация листовой поверхности в посеве подсолнечника в разных стадиях роста [333].

Гистограммы функции $g_L^*(\theta_L)$: а — 7 июля, $\bar{\theta}_L = 27,8^\circ$, $\sigma = 19,4^\circ$; б — 17 июля, $\bar{\theta}_L = 29,5^\circ$, $\sigma = 17,0^\circ$; в — 29 июля, $\bar{\theta}_L = 37,4^\circ$, $\sigma = 21,9^\circ$; з — 7 августа, $\bar{\theta}_L = 47,6^\circ$, $\sigma = 22,1^\circ$, непрерывная линия — аппроксимация В-функцией [2, 11].

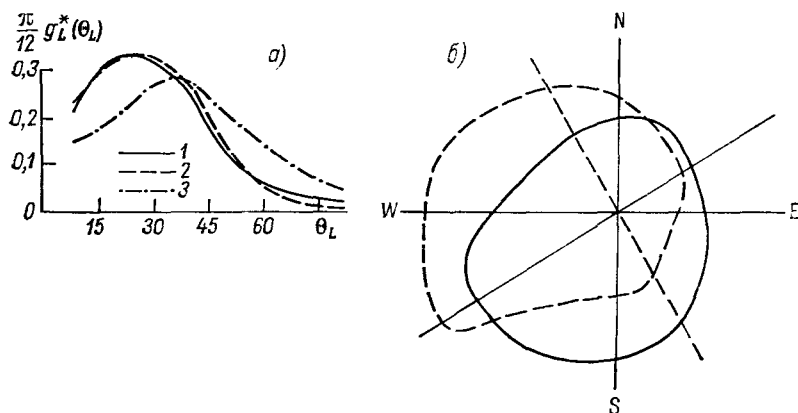


Рис. 10. Ориентация листовой поверхности в посеве картофеля (сорт Сулев, конец августа).

а — функция $\frac{\pi}{12} g_L^*(\theta_L)$, б — функция $g_L^*(\varphi_L)$, 1 — направление рядов с северо-востока на юго-запад, 2 — направление рядов с северо-запада на юго-восток, 3 — функция $g_L^*(\theta_L)$ по данным работы [184].

Функция $g_L^*(z, \Theta_L)$ различна у разных культур и сортов [178, 181, 194]. В качестве примера приведем функцию $g_L^*(\Theta_L)$ для посева картофеля, определенную автором совместно с Кыйва и Тамметс (рис. 10). Она имеет максимум при $\Theta_L = 25^\circ$. В интервале углов наклона $15-30^\circ$ находится около 30% всех листьев. Горизонтальных листьев ($\Theta_L = 0 \div 15^\circ$) в посеве картофеля 18—19%, а вертикальных ($\Theta_L = 75 \div 90^\circ$) только 4%. Функция $g_L''(\varphi_L)$ асимметрична относительно стран света (рис. 10 б). Максимум $g_L''(\varphi_L)$ независимо от направления рядков картофеля наблюдается при $\varphi_L = 225^\circ$ (юго-запад), а не при $\varphi_L = 180^\circ$ (юг), как следовало бы ожидать.

В работе Хори и Удагавы [333] функция пространственной ориентации листьев $g_L'(z, \Theta_L)$ характеризуется средним углом наклона листьев от горизонтали $\bar{\Theta}_L$ и его дисперсией σ_L . Оказывается, что для подсолнечника $\bar{\Theta}_L$ возрастает от $27,8^\circ$ в начальных фазах роста до $47,6^\circ$ в фазе цветения (рис. 9). Дисперсия σ_L при этом меняется в пределах $17-22,1^\circ$. Функция $g_L^*(z, \Theta_L)$ хорошо аппроксимируется (рис. 9) следующей β -функцией [333]:

$$g_L^*(z, \Theta_L) = B_e(\lambda, \nu) = \frac{1}{B(\lambda, \nu)} \left(\frac{2\bar{\Theta}_L}{\pi} \right)^{\lambda-1} \left(1 - \frac{2\bar{\Theta}_L}{\pi} \right)^{\nu-1}, \quad (2.11)$$

где

$$B(\lambda, \nu) = \int_0^{\pi/2} \left(\frac{2\bar{\Theta}_L}{\pi} \right)^{\lambda-1} \left(1 - \frac{2\bar{\Theta}_L}{\pi} \right)^{\nu-1} d\Theta_L,$$

$$\lambda = \frac{\bar{\Theta}_L}{\sigma_L^2} \left(\bar{\Theta}_L - \frac{2}{\pi} \bar{\Theta}_L^2 - \frac{2}{\pi} \sigma_L^2 \right),$$

$$\nu = \frac{\pi}{2} \frac{1}{\sigma_L^2} \left(\bar{\Theta}_L - \frac{2}{\pi} \bar{\Theta}_L^2 - \frac{2}{\pi} \sigma_L^2 \right) \left(1 - \frac{2}{\pi} \bar{\Theta}_L \right).$$

Ошибка аппроксимации $g_L^*(z, \Theta_L)$ функцией $B_e(\lambda, \nu)$ не превышает 5% во всех фазах роста. Таким образом, функция $g_L^*(z, \Theta_L)$ может быть найдена при помощи средней величины $\bar{\Theta}_L$ и ее дисперсии σ_L .

4.2. Основные показатели радиационного режима посевов

Падающая на РП суммарная радиация вступает во взаимодействие (отражение, рассеивание, поглощение) с фитоэлементами. В результате этого изменяется плотность потока радиации, простран-

ственная структура и спектральный состав ее. Изменения эти зависят от высоты Солнца и геометрической структуры РП, от спектральных оптических свойств фитоэлементов и спектрального состава падающей ФАР.

Радиационное поле внутри РП можно рассматривать состоящим из следующих компонентов:

1. Осредненная в горизонтальных направлениях плотность потока прямой радиации Солнца на глубине $L - S'(L, h_{\odot})$.

2. Осредненная в горизонтальных направлениях плотность потока рассеянной радиации неба на глубине $L - D(L, h_{\odot})$.

3. Плотность потока радиационного поля, возникающего в растительном покрове в результате взаимодействия между падающей на растительный покров радиацией Солнца и неба и элементами растительного покрова (листья, стебли и др.).

Первые два вида радиации характеризуются коэффициентом, или функцией, пропускания:

а) для прямой радиации

$$a_S(L, h_{\odot}) = \frac{S'(L, h_{\odot})}{S'(h_{\odot})}, \quad (2.12)$$

б) для рассеянной радиации

$$a_D(L, h_{\odot}) = \frac{D(L, h_{\odot})}{D(h_{\odot})}. \quad (2.13)$$

Так как под $S'(L, h_{\odot})$ и $D(L, h_{\odot})$ понимаются осредненные в горизонтальных направлениях потоки прямой и рассеянной радиации, доходящие до данного уровня без взаимодействия с элементами РП, то они по спектральному составу не отличаются от падающих потоков S' и D . Ослабление их происходит за счет затенения на данном уровне части небосвода элементами РП.

Радиационное поле, возникающее в результате взаимодействия падающей на РП радиации с элементами РП, следует рассматривать состоящим из потоков, направленных вверх и вниз. Вверх направлен отраженный поток суммарной радиации R_K , состоящий из потоков отраженной прямой $R_S(L, h_{\odot})$ и рассеянной $R_D(L, h_{\odot})$ радиации. Альбе́до — это отношение отраженного от РП потока к падающему на него потоку. Альбе́до суммарной радиации

$$A_K(L, h_{\odot}) = \frac{R_K(L, h_{\odot})}{Q(h_{\odot})}. \quad (2.14)$$

Иногда рассматривают отдельно альбе́до прямой $A_S(L, h_{\odot})$ и рассеянной $A_D(L, h_{\odot})$ радиации.

Вниз направлены потоки той части прямой и рассеянной радиации, которая рассеивается элементами РП — соответственно

$S'^H(L, h_\odot)$ и $D^H(L, h_\odot)$, характеризуемые коэффициентами a_s^H и a_D^H .

Величина

$$a_T(L, h_\odot) = \frac{Q(L, h_\odot)}{Q(h_\odot)} = \frac{S'(L, h_\odot) + D(L, h_\odot) + S'^H(L, h_\odot) + D^H(L, h_\odot)}{S'(h_\odot) + D(h_\odot)} \quad (2.15)$$

является функцией пропускания суммарной радиации.

4.3. Пропускание прямой радиации Солнца фитоценозом

Из потоков солнечной радиации внутри фитоценоза в энергетическом отношении наиболее существенное значение имеет поток прямой радиации Солнца $S'(L, h_\odot)$. Пропускание его фитоценозом зависит прежде всего от направления солнечных лучей: $\mathbf{r}_\odot = (\Theta_\odot, \varphi_\odot)$, где $\Theta_\odot$ — зенитное расстояние Солнца и $\varphi_\odot$ — азимут Солнца. Влияние геометрической структуры фитоценоза на пропускание прямой радиации значительно и определяется функцией [180]

$$G_L(z, \mathbf{r}_\odot) = \int_{2\pi} g_L(z, \mathbf{r}_L) |\cos \widehat{\mathbf{r}_\odot \mathbf{r}_L}| d\Omega, \quad (2.16)$$

которая является проекцией единицы площади листьев, находящихся в единице объема на высоте z , на поверхность, перпендикулярную солнечным лучам. Если умножим величину $u_L(z)$ на $G_L(z, \mathbf{r}_\odot)$, получим проекцию всей площади листьев в единице объема фитоценоза на поверхность, перпендикулярную направлению лучей $\mathbf{r}_\odot$. В формуле (2.16) $\cos \widehat{\mathbf{r}_\odot \mathbf{r}_L}$ имеет вид

$$\cos \widehat{\mathbf{r}_\odot \mathbf{r}_L} = \cos \Theta_\odot \cos \Theta_L + \sin \Theta_\odot \sin \Theta_L \cos(\varphi_\odot - \varphi_L). \quad (2.17)$$

Аналогичное выражение можно написать и для стеблей [180]:

$$G_s(z, \mathbf{r}_\odot) = \int_{2\pi} g_s(z, \mathbf{r}_s) |\cos \widehat{\mathbf{r}_\odot \mathbf{r}_s}| d\Omega. \quad (2.18)$$

Можно показать, что

$$G_s(z, \mathbf{r}_\odot) = \frac{1}{\pi} \sin \Theta_\odot. \quad (2.19)$$

Функция пропускания прямой радиации внутри фитоценоза выражается формулой

$$a_s(z, \mathbf{r}_\odot) = \exp[-k_L(z, \mathbf{r}_\odot) - k_s(z, \Theta_\odot)], \quad (2.20)$$

где

$$k_L(z, r_\odot) = \sec \theta_\odot \int_0^z u_L(z') G_L(z', r_\odot) dz', \quad (2.21)$$

$$k_s(z, \theta_\odot) = \frac{1}{\pi} \operatorname{tg} \theta_\odot \int_0^z u_s(z') dz' = \frac{1}{\pi} L_s(z) \operatorname{tg} \theta_\odot. \quad (2.22)$$

Если пространственная ориентация листьев одинакова во всех горизонтальных слоях фитоценоза, то $g_L(z, r_L) = g_L(r_L)$ и $G_L(z, r_\odot) = G_L(r_\odot)$. Учитывая формулы (2.19) и (2.20), получаем

$$k_L(z, r_\odot) = L(z) G_L(r_\odot) \sec \theta_\odot = L(z) G_L(r_\odot) / \sin h_\odot, \quad (2.23)$$

$$k_s(z, \theta_\odot) = L_s(z) \frac{\operatorname{tg} \theta_\odot}{\pi} = L_s(z) \frac{\operatorname{ctg} h_\odot}{\pi}. \quad (2.24)$$

Пропускание радиации вертикальными стеблями зависит только от площади стеблей и зенитного расстояния Солнца. Различия в пропускании радиации фитоценозами вызваны различиями в пространственной ориентации листьев, т. е. определяются функцией $G_L(r_\odot)$.

Рассмотрим функцию $G_L(r_\odot)$ в некоторых частных случаях. При этом для удобства в дальнейшем заменим $\theta_\odot$ высотой Солнца

$h_\odot$, так как $h_\odot = \frac{\pi}{2} - \theta_\odot$. Кроме того, предположим, что функция $G(r_\odot)$ не зависит от азимута $\varphi_\odot$, т. е. $G_L(r_\odot) = G_L(h_\odot)$.

1. Все листья в РП расположены горизонтально. Тогда, согласно [180],

$$G_L(h_\odot) = \sin h_\odot. \quad (2.25)$$

2. Листья расположены равномерно по всем направлениям (равномерная ориентация):

$$G_L(h_\odot) = 0,5. \quad (2.26)$$

3. Листья расположены вертикально и имеют равномерное распределение по азимуту:

$$G_L(h_\odot) = \frac{2}{\pi} \cos h_\odot. \quad (2.27)$$

4. Листья расположены под углом α_L к горизонту и равномерно распределены по азимуту. Для этого случая предложены [391] формулы:

$$G_L(\alpha_L, h_\odot) = \cos \alpha_L \sin h_\odot, \text{ если } \alpha_L \leq h_\odot, \quad (2.28)$$

и

$$G_L(\alpha_L, h_\odot) = \frac{2}{\pi} \sin h_\odot [\cos \alpha_L \arcsin (\operatorname{ctg} \alpha_L \operatorname{tg} h_\odot) + \\ + \sin \alpha_L \operatorname{ctg} h_\odot \sqrt{1 - \operatorname{ctg}^2 \alpha_L \operatorname{tg}^2 h_\odot}], \text{ если } \alpha_L > h_\odot. \quad (2.29)$$

Таблица 4

Функция $G_L(a_L, h_\odot)$ по работе Рива (см. приложение к работе [310])

$h_{\odot}$	a_L																			$h_{\odot}$
	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	
0	0,000	055	111	165	218	269	318	365	409	450	488	521	551	577	598	615	627	634	637	0
5	087	087	124	173	223	273	321	367	410	450	487	520	550	575	596	613	625	632	634	5
10	174	173	171	199	240	284	328	371	412	450	486	517	546	570	590	606	618	625	627	10
15	259	258	255	250	270	304	341	379	416	451	483	513	539	562	581	596	606	613	615	15
20	342	341	337	330	321	335	361	391	421	451	480	506	530	550	567	581	590	596	598	20
25	423	421	416	408	397	383	389	407	430	453	476	498	518	535	550	562	570	575	577	25
30	500	498	492	483	470	453	433	432	442	457	473	489	504	518	530	539	546	550	551	30
35	574	571	565	554	539	520	497	470	461	464	471	480	489	498	506	513	517	520	521	35
40	643	640	633	621	604	583	557	527	492	476	471	471	473	476	480	483	486	487	488	40
45	707	704	696	683	664	641	612	579	542	500	476	464	457	453	451	451	450	450	450	45
50	766	763	754	740	720	694	663	628	587	542	492	461	442	430	421	416	412	410	409	50
55	819	816	807	791	770	742	709	671	628	579	527	470	432	407	391	379	371	367	365	55
60	866	863	853	837	814	785	750	709	663	612	557	497	433	389	361	341	328	321	318	60
65	906	903	893	875	852	821	785	742	694	640	583	520	453	383	335	304	284	273	269	65
70	940	936	925	908	883	852	814	770	720	664	604	539	470	397	321	270	240	223	218	70
75	966	962	951	933	908	875	837	791	740	683	621	554	483	408	330	250	199	173	165	75
80	985	981	970	951	925	893	853	807	754	696	633	565	492	416	337	255	171	124	111	80
85	996	992	981	962	936	903	863	816	763	704	640	571	498	421	341	258	173	087	055	85
90	1,000	996	985	966	940	906	866	819	766	707	643	574	500	423	342	259	174	087	000	90

говорят о том, что экспоненциальный закон для пропускания прямой радиации обоснован (рис. 12). Зависимость $\lg a_s$ от L для посевов сорго и хлопчатника линейная [185]: для сорго среднее значение $G_L(h_\odot) = 0,42$ с достаточной точностью при всех высотах Солнца, для посева хлопчатника получено $G_L(h_\odot) = c_{1s} \sin h_\odot$. Следовательно, функция пропускания не зависит от высоты Солнца. По экспериментальным данным, $c_{1s} = 0,54 \pm 0,1$ в пределах $25^\circ < h_\odot < 65^\circ$.

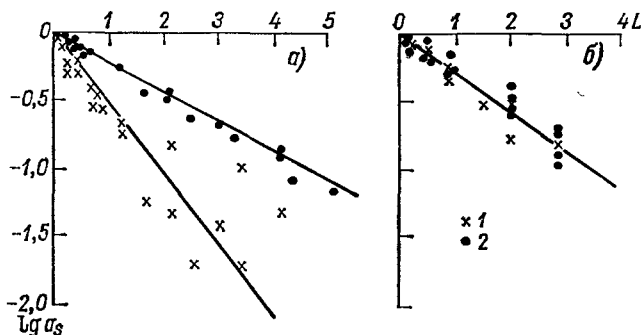


Рис. 12. Зависимость логарифма функции пропускания прямой радиации от относительной площади листьев [185].

a — сорго: 1) $h_\odot = 20^\circ$, 2) $h_\odot = 60^\circ$, прямые соответствуют зависимости $a_s = \exp(-0,42L/\sin h_\odot)$, b — хлопчатник: 1) $h_\odot = 25-45^\circ$, 2) $h_\odot = 45-65^\circ$, прямая соответствует зависимости $a_s = \exp(-0,65L)$.

Попытки усовершенствовать формулы расчета прямой радиации в фитоценозе с учетом габитуса и характера размещения растений были предприняты Нильсоном [413] и Россом [174].

4.4. Формулы, описывающие пропускание рассеянной радиации растительным покровом

При безоблачном небе роль рассеянной радиации небольшая. При закрытом облаками диске Солнца она становится определяющей. Функция пропускания РП рассеянной радиации определяется интегралом [391]

$$a_D(L, h_\odot) = \frac{1}{D} \int_0^{2\pi} \int_0^{\pi/2} D_0(\theta_\odot, \theta, \varphi) \exp[-G_L(\theta_\odot)L/\cos \theta_\odot] \times \\ \times \sin \theta \cos \theta d\theta d\varphi. \quad (2.31)$$

где $D_0(\theta_\odot, \theta, \varphi)$ — радиация от неба в направлении (θ, φ) .

Обычно предполагается, что небо равномерно яркое и D_0 не зависит от $\Theta_\odot$, Θ и φ . Тогда для функций пропускания получим следующие выражения:

при горизонтальном расположении листьев

$$a_D = \exp(-L); \quad (2.32)$$

при хаотичном расположении листьев

$$a_D = 2E_3(0,5L), \quad (2.33)$$

где $E_3(0,5L)$ представляет собой так называемую интегрально-экспоненциальную функцию Гольда, заданную в виде таблицы (табл. 5);

Таблица 5

Значения интегрально-экспоненциальных функций $E_2(0,5L)$ и $E_3(0,5L)$

L	$E_2(0,5L)$	$E_3(0,5L)$	L	$E_2(0,5L)$	$E_3(0,5L)$
0,2	0,723	0,416	2,5	0,103	0,079
0,4	0,574	0,352	3,0	0,073	0,057
0,6	0,469	0,300	3,5	0,052	0,041
0,8	0,389	0,257	4,0	0,038	0,030
1,0	0,327	0,222	4,5	0,027	0,022
1,2	0,276	0,192	5,0	0,020	0,016
1,4	0,235	0,166	5,5	0,014	0,012
1,6	0,201	0,144	6,0	0,011	0,009
1,8	0,172	0,126	6,5	0,008	0,007
2,0	0,148	0,110	7,0	0,006	0,005

3) при вертикальном расположении листьев [70]

$$a_D = 2 \int_0^1 \exp\left(-\frac{2}{\pi} L \frac{\sqrt{1-x^2}}{x}\right) x dx, \quad (2.34)$$

где $x = \cos \Theta_\odot$.

Значения a_D в последнем случае находят путем численного интегрирования (табл. 6).

Если листья расположены под углом α_L к горизонту, то расчет функции пропускания для рассеянной радиации усложняется и выполним путем численного интегрирования, после того как коэффициенты a_s будут найдены по формулам (2.28) и (2.29).

Функции пропускания рассеянной радиации a_D с учетом реального распределения рассеянной радиации по небосводу [153] даны в табл. 6 и 7.

Рассмотрение табл. 6 и 7 показывает, что пропускание рассеянной радиации максимально при высоте Солнца около 60° .

Таблица 6

Функция пропускания РП рассеянной радиации в зависимости от относительной площади листьев при вертикальной и горизонтальной ориентации листьев (по [182])

L	Вертикальная ориентация					Горизон- тальная ориентация
	равномер- но яркое небо	высота Солнца				
		15°	30°	60°	90°	
0	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
0,2	0,841	0,764	0,788	0,835	0,812	0,819
0,4	0,725	0,617	0,646	0,718	0,686	0,670
0,6	0,696	0,518	0,546	0,631	0,596	0,549
1,0	0,504	0,384	0,407	0,502	0,467	0,368
1,5	0,393	0,282	0,298	0,393	0,359	0,223
2,0	0,314	0,216	0,227	0,316	0,286	0,135
3,0	0,213	0,119	0,144	0,218	0,193	0,050
5,0	0,117	0,073	0,074	0,123	0,106	0,007

Таблица 7

Функция пропускания РП рассеянной радиации в зависимости от относительной площади листьев при равномерном расположении листьев (по работе [222])

L	Равномерное расположение листьев						Облачное небо
	равномерно яркое небо	высота Солнца					
		20°	30°	40°	55°	90°	
0	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
0,5	0,650	0,56	0,59	0,60	0,65	0,615	0,63
1,0	0,443	0,34	0,38	0,40	0,44	0,414	0,42
1,5	0,308	0,23	0,26	0,27	0,31	0,286	0,30
2,0	0,219	0,16	0,18	0,19	0,22	0,202	0,21
3,0	0,113	0,08	0,085	0,09	0,11	0,103	0,10
4,0	0,065	0,04	0,04	0,05	0,06	0,060	0,06
5,0	0,033	0,02	0,02	0,025	0,03	0,029	0,03
6,0	0,020	0,01	0,01	0,015	0,02	0,02	0,02

Как с уменьшением, так и с увеличением высоты Солнца пропускание уменьшается: при $h_{\odot} = 15^{\circ}$ оно составляет 70—90 % пропускания при $h_{\odot} = 60^{\circ}$, а при $h_{\odot} = 90^{\circ}$ — около 70 %. Пропускание рассеянной радиации облачного неба примерно такое же по величине, как при равномерно ярком небе.

4.5. Формулы, описывающие пропускание суммарной радиации

Функция пропускания суммарной радиации выражается формулой

$$a_T(L, h_\odot) = \frac{(a_S + a_S^H)S'/D + (a_D + a_D^H)}{1 + S'/D}, \quad (2.35)$$

т. е. зависит от соотношения прямой и рассеянной радиации.

Зависимость $a_T(L, h_\odot)$ от высоты Солнца несколько слабее, чем зависимость функции пропускания прямой радиации, так как $a_T(L, h_\odot)$ определяется как средневзвешенная величина от

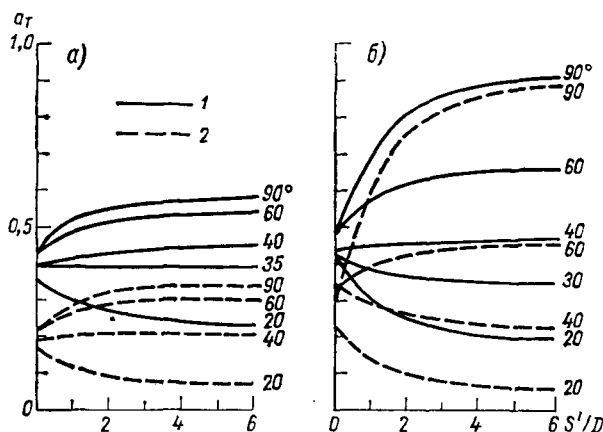


Рис. 13. Зависимость функции пропускания суммарной радиации от отношения S'/D и высоты Солнца $h_\odot$ при хаотичном (а) и вертикальном (б) расположении листьев.

1) $L_0=1$, 2) $L_0=2$.

$(a_S + a_S^H)$ и $(a_D + a_D^H)$. Доли прямой и рассеянной радиации a_S^H , a_D^H , рассеиваемые вниз элементами РП, имеют значение при расчете функции пропускания суммарной радиации в близкой инфракрасной области спектра. В области ФАР a_S^H и a_D^H несущественны [182].

Анализ формулы (2.35) с включением выражений (2.25) — (2.29) показывает, что зависимость $a_T(L, h_\odot)$ от соотношения S'/D весьма существенна (рис. 13). При переменной облачности S'/D меняется в широких пределах, что сказывается на значении $a_T(L, h_\odot)$. При больших высотах Солнца функция пропускания суммарной радиации увеличивается с возрастанием S'/D , при малых высотах Солнца наблюдается обратная зависимость. При определенной высоте Солнца $a_T(L, h_\odot)$ не зависит от S'/D . Эту высоту

можно назвать нейтральной высотой Солнца. Если высота Солнца превышает нейтральную, то $a_S > a_D$, если же ниже, то $a_S < a_D$.

Для РП с хаотичным расположением листьев нейтральная высота Солнца составляет $35-40^\circ$. Для РП с вертикальной ориентацией листьев нейтральная высота Солнца несколько больше, $40-50^\circ$.

Существенная зависимость $a_T(L, h_\odot)$ от S'/D наблюдается в РП с вертикальными листьями. Так, например, при закрытом облаками Солнце ($S'/D=0$) на глубину $L=2$ проникает лишь 30% суммарной радиации. Но как только «появляется» Солнце,

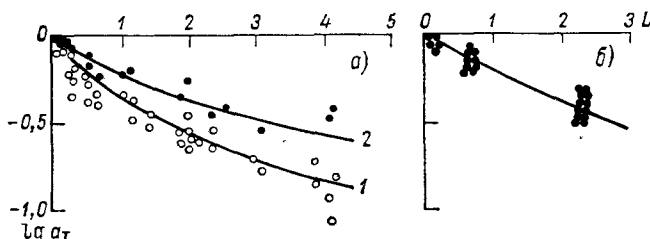


Рис. 14. Зависимость логарифма функции пропускания суммарной радиации от относительной площади листьев [185].

a — сорго: 1) $h_\odot = 20^\circ$, 2) $h_\odot = 60^\circ$, кривые соответствуют формуле (2.36), б — хлопчатник: $h_\odot = 25-65^\circ$, кривая соответствует формуле (2.37).

функция пропускания увеличивается, и при полностью ясном небе до уровня $L=2$ проникает уже 90% падающей на РП радиации. Это явление, по-видимому, имеет существенное значение в жизнедеятельности растений с вертикальной ориентацией листьев в тропических широтах. Вертикальная ориентация листьев РП позволяет избегать поглощения излишнего количества радиации, а тем самым и перегрева листьев в условиях водного дефицита [205, 254].

Функцию пропускания суммарной радиации внутри посевов кукурузы [221], сорго (рис. 14) и ячменя [1, 2] можно рассчитать на основании полуэмпирической формулы (2.35), предложенной Тоо-мингом и Россом [221]

$$a_T(L, h_\odot) = \frac{\frac{S'}{D} \exp(-c_1 L / \sin h_\odot) + a_D(L, h_\odot)}{1 + S'/D} + c_2 [\exp(-c_1 c_3 L / \sin h_\odot) - \exp(-c_1 L / \sin h_\odot)], \quad (2.36)$$

где $c_1 = 0,5$, $c_2 = 0,3$, $c_3 = 0,15$ — эмпирические постоянные, определяемые из эксперимента.

Более простой, достаточно удовлетворительно аппроксимирующей ослабление радиации внутри посевов кукурузы и сорго при высотах Солнца $h_{\odot} > 20^{\circ}$ является формула [221]

$$a_T(L, h_{\odot}) = (1 - c_2) \exp(-c_1 L / \sin h_{\odot}) + c_2 \exp(-c_1 c_3 L / \sin h_{\odot}). \quad (2.37)$$

В посеве хлопчатника пропускание суммарной радиации не зависит от высоты Солнца (рис. 14 б) и описывается формулой [185]

$$a_T(L) = \exp(-c_1 L) + c_2 [\exp(-c_1 c_3 L) - \exp(-c_1 L)], \quad (2.38)$$

причем $c_1 = 0,65$, $c_2 = 0,3$, $c_3 = 0,15$.

В этой формуле отсутствует член, описывающий распределение рассеянной радиации в РП, которое значительно не отличается от распределения прямой солнечной радиации в РП при $S' \gg D$.

4.6. Метод перехода от интегральной радиации к ФАР и БИКР в фитоценозах. Формулы, описывающие пропускание ФАР в фитоценозе.

Спектральный состав радиации оказывает заметное влияние на интенсивность фотосинтеза.

Спектральный состав «солнечных бликов» в РП почти такой же, как спектральный состав прямой солнечной радиации над РП.

Но под густым РП преобладает рассеянная биоэлементами радиация. Так как основными рассеивающими радиацию элементами в РП являются листья, то большое влияние на спектральный состав радиации внутри РП оказывают их спектральные оптические свойства [28, 81, 255, 439]. В спектре радиации внутри РП (рис. 15) преобладают темно-красные и близкие инфракрасные лучи [4, 6, 7, 129, 237, 439]. Это обусловлено тем, что в результате многократного рассеяния внутри РП спектральный состав радиации постепенно изменяется. Чем больше глубина РП, тем больше фильтруется область ФАР и тем больше доля близкой инфракрасной радиации. На глубине $L = 5$ доля БИКР в суммарной радиации составляет 85—95%.

Принимая во внимание сказанное выше, Тоомингом [204] разработан метод разложения потока суммарной радиации в посеве на ФАР и БИКР. Такое разложение имеет большое практическое значение, в частности, потому что дает возможность применять для определения ФАР и БИКР приборы, предназначенные для измерения интегральной радиации.

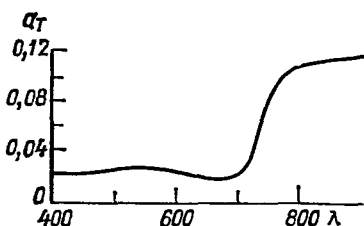


Рис. 15. Зависимость функции пропускания a_T от длины волны λ [129]. Посев кукурузы ($L_0 = 5 \text{ м}^2/\text{м}^2$).

Предложенный метод приводит функции пропускания РП интегральной суммарной радиации в соответствие с функциями пропускания ФАР и БИКР (табл. 8).

Таблица 8

Функции пропускания ИР и соответствующие им функции пропускания ФАР и БИКР

a_T	$a_{T\Phi}$	a_{TI}	a_T	$a_{T\Phi}$	a_{TI}
0,9	0,86	0,94	0,3	0,15	0,47
0,8	0,73	0,89	0,2	0,06	0,34
0,7	0,60	0,82	0,15	0,03	0,28
0,6	0,48	0,75	0,10	0,01	0,19
0,5	0,36	0,67	0,05	0,002	0,10
0,4	0,24	0,58			

Экспериментальная проверка метода, проведенная Абашиной с помощью фитопиранометров Козырева, показала хорошее со-

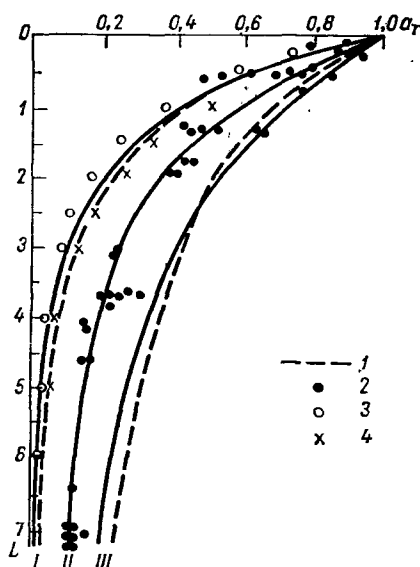


Рис. 16. Зависимость функции пропускания радиации от относительной площади листьев при высоте Солнца 40° [204].

I — ФАР, II — ИР, III — БИКР, 1 — по формуле (2.36), 2 — экспериментальные данные по ИР, 3 — данные Нийлисса [128], 4 — экспоненциальная зависимость.

гласование теоретических и экспериментальных данных для посевов ячменя и люпина [2]. Полученная этим методом кривая пропускания ФАР в посеве кукурузы в зависимости от относительной площади листьев удовлетворительно согласуется с результатами спектральных измерений, проведенных Нийлисом (рис. 16). Ап-

проксимация приведенных кривых пропускания ФАР и БИКР показывает, что пропускание радиации в этих областях спектра описывается формулой (2.36) с измененными коэффициентами (табл. 9).

Таблица 9

Значения коэффициентов c_1 , c_2 и c_3 в формуле (2.36)

Область радиации	c_1	c_2	c_3
ИР	0,5	0,30	0,15
ФАР	0,5	0,04	0,15
БИКР	0,5	0,60	0,15

Из этой таблицы видно, что в области ФАР коэффициент c_2 мал, поэтому в формуле (2.36) можно пренебречь членом, описывающим рассеяние ФАР на биоэлементах. Тогда получаем следующую формулу для функции $a_T(L, h_\odot)$:

$$a_T(L, h_\odot) = \frac{(S'/D) \exp[-G_L(h_\odot) L / \sin h_\odot] + a_D(L, h_\odot)}{1 + S'/D}, \quad (2.39)$$

где $G_L(h_\odot)$ задано либо формулами (2.25)—(2.29), либо эмпирически, а a_D — табл. 6 и 7.

4.7. Альbedo фитоценозов

Средние значения альbedo различных типов РП травянистых растений и посевов сельскохозяйственных культур значительно не различаются. Например, альbedo злаков находится в пределах 0,23—0,25 [43]; среднее альbedo сомкнутых посевов сельскохозяйственных культур и травосмесей варьирует от 0,16 до 0,26 [26, 88, 101, 166, 187, 203, 261, 264, 339, 394, 398, 447].

Имеющиеся данные [128, 281, 501] показывают, что альbedo РП в области ФАР составляет в среднем 0,02—0,07. В ряде работ [82, 83, 84, 167, 203, 250, 447] найдено, что альbedo различных трав, некоторых почв и сельскохозяйственных культур увеличивается с уменьшением высоты Солнца (рис. 17). В большинстве случаев максимум альbedo наблюдается при высотах Солнца около 8—10° [203]. Уменьшение альbedo при малых высотах Солнца объясняется увеличением доли рассеянной радиации, которая в меньшей степени отражается от РП, чем прямая радиация [167, 203].

В дневном ходе альbedo травяного покрова и кукурузного поля наблюдается асимметрия относительно полудня [203, 447].

Послеполуденные значения отраженной радиации примерно на 10% больше, чем дополуденные. Можно полагать [203], что одной из причин асимметрии дневного хода альбедо являются изменения спектральной отражательной способности листьев растений в течение дня, нелинейные оптические эффекты в листьях, связанные с фототаксисом хлоропластов, и изменение соотношения водного и воздушно-газового компонентов паренхимы. Асимметрия дневного хода альбедо кукурузы относительно полудня объясняется также [447] не непосредственным влиянием водосодержания на

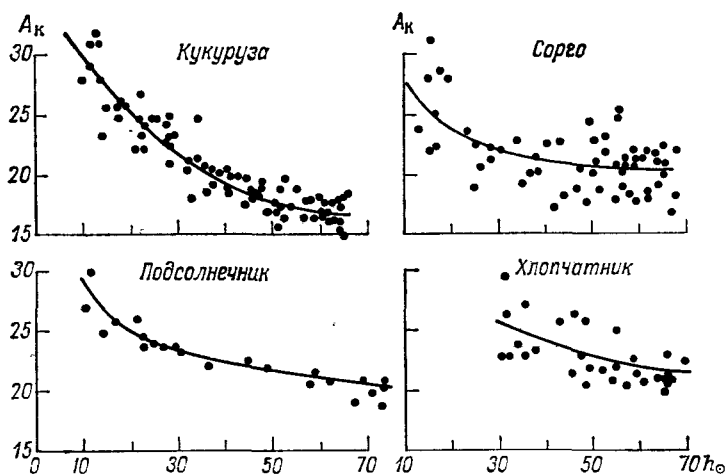


Рис. 17. Зависимость альбедо посевов кукурузы, подсолнечника, сорго и хлопчатника от высоты Солнца.

альбедо листьев, а изменением тургора растений, в результате чего изменяется ориентация листьев. Альбедо зависит и от соотношения S'/D [203]. Если высота Солнца меньше так называемой нейтральной высоты и мало меняется, то альбедо травяного покрова увеличивается с возрастанием S'/D . Такая картина имеет место в утренние и вечерние часы, когда $A_S > A_D$. При нейтральной высоте Солнца зависимость альбедо от S'/D отсутствует. При высотах Солнца больше нейтральной с возрастанием S'/D альбедо уменьшается. Это наблюдается в полуденные часы, когда $A_S < A_D$. Аналогичная картина изменения альбедо получена недавно также японскими учеными [453].

4.8. Формулы для поглощенной в фитоценозе ФАР

Поглощенная в фитоценозе ФАР рассчитывается по формуле

$$\Pi(L, h_{\odot}) = \frac{\partial Q(L, h_{\odot})}{\partial L} - \frac{\partial R(L, h_{\odot})}{\partial L}. \quad (2.40)$$

Учитывая формулу (2.39), пренебрегая долей радиации, рассеиваемой элементами РП и предполагая, что $A_S = A_D = A_K$, можно написать

$$\Pi(L, h_{\odot}) = (1 - A_K) \left(S' \frac{\partial a_S}{\partial L} + D \frac{\partial a_D}{\partial L} \right) - \frac{\partial A_K}{\partial L} (a_S S' + a_D D). \quad (2.41)$$

В области ФАР $\partial A_K / \partial L \rightarrow 0$ и

$$\Pi(L, h_{\odot}) = (1 - A_K) \left(S' \frac{\partial a_S}{\partial L} + D \frac{\partial a_D}{\partial L} \right). \quad (2.42)$$

Для теоретического расчета $\Pi(L)$ необходимо знать величины $\partial a_S / \partial L$ и $\partial a_D / \partial L$, которые принимают различные значения в зависимости от ориентации листьев:

1) при горизонтальной ориентации

$$\frac{\partial a_S}{\partial L} = \frac{\partial a_D}{\partial L} = \exp(-L); \quad (2.43)$$

2) при равномерной ориентации

$$\frac{\partial a_S}{\partial L} = \frac{0,5}{\sin h_{\odot}} \exp(-0,5L/\sin h_{\odot}) \quad (2.44)$$

и

$$\frac{\partial a_D}{\partial L} = E_2(0,5L) \quad (2.45)$$

(значения $E_2(0,5L)$ см. в табл. 5);

3) при вертикальной ориентации листьев, согласно работе [70],

$$\frac{\partial a_S}{\partial L} = \frac{2}{\pi} \operatorname{ctg} h_{\odot} \exp\left(-\frac{2}{\pi} L \operatorname{ctg} h_{\odot}\right) \quad (2.46)$$

и

$$\frac{\partial a_D}{\partial L} = \frac{4}{\pi} \int_0^1 \left[\exp\left(-\frac{2}{\pi} L \frac{\sqrt{1-x^2}}{x}\right) \right] \sqrt{1-x^2} dx, \quad (2.47)$$

причем $x = \sin h_{\odot}$. Последнюю величину следует находить путем численного интегрирования [70].

5. Математическое моделирование фотосинтетического блока продукционного процесса

5.1. Функция фотосинтеза листа и ее моделирование

Наиболее важной величиной в модели формирования урожая является функция фотосинтеза листа растения. Она выражает зависимость интенсивности фотосинтеза от определяющих ее факторов

$$\Phi_L = f(\Pi, c_0, T, \Psi, m_N, p, k), \quad (2.48)$$

где Φ_L — интенсивность фотосинтеза, Π — поглощенная листом ФАР, c_0 — концентрация углекислого газа в воздухе, окружающем лист, T — температура листа, Ψ — показатель водного режима листа, $m_{N, P, K}$ — показатель минерального питания листа.

В настоящее время при математическом моделировании учитывается влияние на фотосинтез только основных факторов, таких, как плотность потока падающей или поглощенной листом ФАР, температура и водный потенциал листьев, концентрация углекислоты в воздухе. Зависимость функции фотосинтеза от плотности потока падающей ФАР выражается обычно эмпирическими формулами. Одна из первых формул предложена Рабиновичем [154]:

$$\begin{aligned}\Phi_L(Q) &= aQ, \text{ если } Q < Q', \\ \Phi_L(Q) &= \frac{a}{b}, \text{ если } Q \geq Q',\end{aligned}\quad (2.49)$$

где a и b — величины, зависящие от гидрометеорологических и биологических факторов, a — наклон световой кривой фотосинтеза при малых интенсивностях ФАР, т. е. $a = \Phi_L/Q$ при $Q \rightarrow 0$, $\Phi_{\text{макс}} = a/b$ — насыщающая интенсивность фотосинтеза, Q' — насыщающая интенсивность ФАР. Эта формула аппроксимирует световую кривую фотосинтеза при помощи двух прямолинейных отрезков. Интенсивность фотосинтеза чаще всего выражается в мг $\text{CO}_2/(\text{дм} \cdot \text{ч})$. Имеются сведения, что значения a у светолюбивых растений выше, чем у тенелюбивых, но преобладает утверждение об обратной тенденции [236, 333].

Другая формула в виде гиперболической зависимости предложена японскими учеными [455]

$$\Phi_L(Q) = \frac{aQ}{1 + bQ}. \quad (2.50)$$

Здесь обозначения такие же, как и в формуле (2.49). Исходя из того что интенсивность фотосинтеза при световом насыщении, т. е. при $Q \rightarrow \infty$, равна $\Phi_{\text{макс}} = a/b$, формулу (2.50) можно представить в виде

$$\Phi_L(Q) = \frac{\Phi_{\text{макс}} b Q}{1 + bQ}, \quad (2.51)$$

или

$$\Phi_L(Q) = \frac{\Phi_{\text{макс}} Q}{\Phi_{\text{макс}}/a + Q}. \quad (2.52)$$

К числу эмпирических формул, мало отличающихся от (2.51), относится и формула [310, 496]

$$\Phi_L(Q) = \frac{\Phi_{\text{макс}} Q}{Q + Q_{\Phi_{\text{макс}}/2}}, \quad (2.53)$$

где $Q_{\Phi_{\text{макс}}/2}$ — значения ФАР при $\Phi_L = \Phi_{\text{макс}}/2$.

Обычно в выражениях (2.50)—(2.52) под Q подразумевается плотность потока ФАР, падающего на лист. Более обоснованным является использование в этих формулах вместо Q плотности потока поглощенной ФАР— Π .

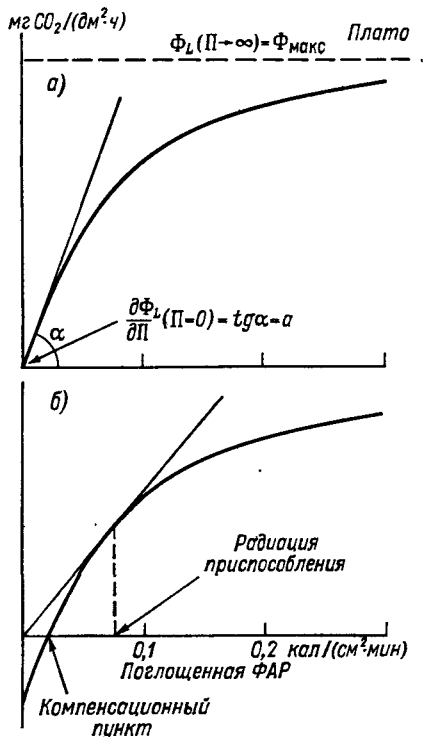
Функция фотосинтеза листа в некоторых работах дается в виде [112; 177]

$$\Phi_L = \frac{1}{1/\Phi_p + 1/a_c c_0 + 1/a\Pi} \quad (2.54)$$

где c_0 — концентрация CO_2 в воздухе, Φ_p — интенсивность фотосинтеза при $c_0 \rightarrow \infty$ и $\Pi \rightarrow \infty$ (так называемая интенсивность потенциального фотосинтеза), a_c — угол наклона углекислотной кривой фотосинтеза при насыщающей радиации, т. е. когда концентрация углекислоты в хлоропластах $c_{cl} = 0$.

При математическом моделировании продуктивности фотосинтеза важным является вопрос о стабильности функции фотосинтеза, т. е. о том, насколько изменяются параметры (рис. 18) световых кривых фотосинтеза в посе- ве или растительном сообществе

Рис. 18. Параметры световой кривой фотосинтеза (а) и газообмена (б).



по ярусам в течение дня, в течение вегетационного периода и т. д. [384].

Экспериментальные данные [236, 265, 285, 287, 450, 452] показывают, что скорость фотосинтеза при насыщающей плотности потока ФАР и компенсационный пункт у тенелюбивых растений обычно значительно ниже, чем у светолюбивых. Кроме того, у адаптированных к солнечному свету листьев плато световых кривых выше (рис. 19), чем у листьев, адаптированных к тенистым условиям [107—109, 145, 236, 241, 278, 285, 287, 333, 368, 437]. Эти адаптивные изменения световых кривых фотосинтеза учтены в формулах (2.51) и (2.52) соответствующими функциями, отражающими изменение $\Phi_{\text{макс}}$ [206, 216, 220]. Попытка учесть влияние на фотосинтез таких факторов, как температура T , влажность почвы Ψ была

осуществлена путем умножения функции фотосинтеза на эмпирические функции воздействия этих факторов [31, 337]:

$$\Phi_L = \frac{\Phi_{\max} b\Pi}{1 + b\Pi} f(T) f(\Psi) \dots \quad (2.55)$$

Однако такое представление функции фотосинтеза оправдывает себя лишь как первое приближение, так как в природе воздействие факторов более сложное. Функция воздействия фактора обычно представляет собой кривую с максимумом, которая может быть представлена формулой, предложенной Шабановым [242]:

$$f(\varphi) = \exp \left[-\frac{1}{2\nu} (\varphi - \varphi_{\text{опт}})^2 \right], \quad (2.56)$$

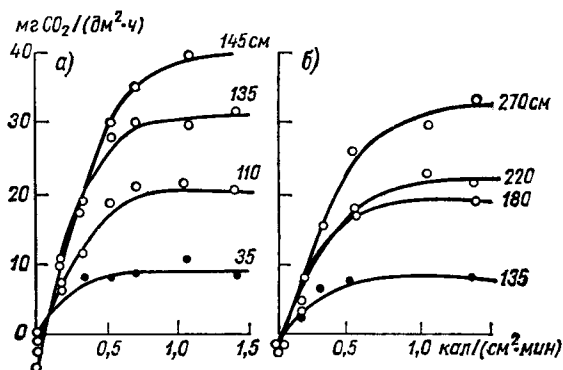


Рис. 19. Световые кривые газообмена листьев, расположенных на разных высотах внутри посева подсолнечника [333].

а — 19 VII 1968 г., б — 17 VIII 1968 г.

где φ — значение фактора в данный момент, $\varphi_{\text{опт}}$ — оптимальное значение фактора, ν — коэффициент, являющийся мерой саморегулирования растений. При практическом использовании значения $f(\varphi)$ нормируются относительно максимума кривой и ν определяется по данным опытов.

Все вышеприведенные функции фотосинтеза в большей или меньшей степени являются эмпирическими аппроксимациями экспериментальных данных. В экологии растений и агрометеорологии перспективным можно считать такой подход к моделированию, который связывает функцию фотосинтеза с диффузией CO_2 в листе.

Широко известно, что при естественных концентрациях CO_2 (0,03%) интенсивность фотосинтеза листьев многих видов растений в условиях сильного освещения линейно зависит от концентрации CO_2 в воздухе. Следовательно, интенсивность фотосинтеза лимитируется углекислым газом. Последний диффундирует из воздуха

через устья в межклеточное пространство. Далее CO_2 растворяется в воде, содержащейся в клетках, и диффундирует к хлоропластам, где вступает в так называемую реакцию карбоксилирования. Следовательно, на пути CO_2 из внешнего воздуха до центров реакции фотосинтеза — хлоропластов — имеется ряд диффузионных сопротивлений: сопротивление воздуха вблизи поверхности листа r_a , сопротивление устьиц r_s и сопротивление мезофилла r_m [95, 284, 289, 318]. Интенсивность фотосинтеза определяется суммой всех диффузионных сопротивлений плюс сопротивление карбоксилирования, или химическое сопротивление r_c .

Функция фотосинтеза моделируется по аналогии с законом Ома:

$$\text{Сила тока} = \frac{\text{разность потенциалов}}{\text{сопротивление}}.$$

Исходя из этих положений для интенсивности фотосинтеза листа в стационарных условиях можно написать выражение [154, 265, 289]

$$\Phi_L = \frac{c_0 - c_{cl}}{r_a + r_s + r_m}, \quad (2.57)$$

где c_0 и c_{cl} — концентрация CO_2 ($\text{г CO}_2 \cdot \text{см}^{-3}$) соответственно во внешнем воздухе и вблизи хлоропластов. Если диффузионные процессы являются для фотосинтеза лимитирующими, то $c_{cl} \rightarrow 0$ и выражение для интенсивности фотосинтеза при насыщающейся ФАР принимает вид

$$\Phi_{\text{макс}} = \frac{c_0}{r_a + r_s + r_m + r_c}. \quad (2.58)$$

Рабиновичем [154, 265] предложена формула

$$\Phi_L = \frac{aQ}{1 + \frac{ar_c Q}{c_{cl}}} = \frac{c_0 - c_{cl}}{r_a + r_s + r_m}. \quad (2.59)$$

Элиминируя из этого выражения c_{cl} , получаем уравнение [289]

$$(r_a + r_s + r_m) \Phi_L^2 - (r_a + r_s + r_m + r_c) aQ \Phi_L - c_0 \Phi_L + c_0 aQ = 0. \quad (2.60)$$

Решение этого уравнения позволяет определить функцию фотосинтеза в зависимости от ФАР при разном сочетании сопротивлений диффузии и сопротивления карбоксилирования. Последнее уравнение в несколько ином виде получено и Мантисом [265, 397]

$$\Phi_L = \frac{c_0}{(r_a + r_s + r_m)(1 - \Phi_L/aQ) + r_c + c_0/aQ}. \quad (2.61)$$

Сопротивления диффузии зависят от многих факторов. У сельскохозяйственных культур минимальные значения суммарного сопротивления меньше, чем у дикорастущих растений. Самые

большие сопротивления наблюдаются у теневых растений под лесом [115].

Сопротивление воздуха вблизи поверхности листа зависит от размеров и формы листа, характера его поверхности, от скорости ветра [270]. Обычно в полевых условиях $r_a \approx 0,2 \div 1,0 \text{ с} \cdot \text{см}^{-1}$.

Сопротивление устьиц зависит от числа и размеров устьиц, интенсивности ФАР, концентрации CO_2 , водного дефицита листьев, температуры листа, скорости ветра, влажности воздуха, водного режима почвы [492], содержания минеральных веществ в почве [430]. Поэтому сопротивление устьиц изменяется в широких пределах. При открытых устьицах у светолюбивых растений $r_s \approx 1 \text{ с} \cdot \text{см}^{-1}$ [492].

Диффузионное сопротивление мезофилла определяется анатомическим строением листа: толщиной его, размерами клеток, расчлененностью паренхимы, распределением хлоропластов в клетке [95]. В последнее время установлено, что r_m не зависит от дефицита воды до наступления влажности увядания [116, 460].

Химическое сопротивление r_c выше сопротивления мезофилла r_m и является также видовой характеристикой, но в то же время зависит и от интенсивности ФАР [95, 460].

Сопротивление мезофилла и химическое сопротивление особенно низки (около $1 \text{ с} \cdot \text{см}^{-1}$) у растений с C_4 -циклом фотосинтеза [387]. Поэтому считается, что изменение сопротивления устьиц и приток CO_2 являются главными факторами, лимитирующими максимальные значения фотосинтеза у этой группы растений.

Наряду с экспериментальными исследованиями зависимости диффузионных сопротивлений от условий среды предприняты попытки математического моделирования этих сложных зависимостей, среди которых перспективным можно считать подход Молдау [117].

Для решения прикладных задач, например для расчета урожая сельскохозяйственных культур, используются эмпирические подходы. При этом транспирационное сопротивление листовой поверхности посева r'_s выражается как сумма двух частей [432], первая из которых (r_s^L) зависит от ФАР, вторая (r_s^W) — от водного потенциала почвы:

$$r'_s = r_s^L + r_s^W. \quad (2.62)$$

При расчетах газообмена CO_2 r'_s необходимо умножить на отношение коэффициентов диффузии H_2O и CO_2 , чтобы получить значение r_s . Зависимость r_s^L от плотности потока радиации дается в табл. 10 [432] или рассчитывается по эмпирической формуле [295]

$$r_s^L = \frac{0,4}{Q}, \text{ если } Q < 0,2 \text{ кал}/(\text{см}^2 \cdot \text{мин})$$

и

$$r_s^L = 0, \text{ если } Q \geq 0,2 \text{ кал/}(\text{см}^2 \cdot \text{мин}). \quad (2.63)$$

Таблица 10

Зависимость r_s^L от средней дневной плотности потока суммарной радиации

Суммарная радиация (кал·см ⁻² ·мин ⁻¹) . . .	0,10	0,15	0,20	0,25	0,30	0,38	>0,38
r_s^L (с·см ⁻¹)	3,17	2,32	2,31	1,02	0,55	0,0	0,0

Зависимость второго слагаемого от водного потенциала почвы Ψ_s следующая [295]:

$$r_s^\Psi = \frac{7,5}{15 - \Psi_\Pi}. \quad (2.64)$$

Водный потенциал почвы в свою очередь связан с влажностью почвы

$$\Psi_\Pi = d \exp(-n\theta_\Pi), \quad (2.65)$$

где θ_Π — объемная влажность (г/см³), d и n — эмпирические постоянные, зависящие от структуры почвы. Расходы воды эвапотранспирацией учитываются при помощи модифицированной формулы Пенмана [400]. Имеются и другие подходы при моделировании функции фотосинтеза. Например, предложена система дифференциальных уравнений для описания интенсивности протекания отдельных реакций в фотосинтезирующей системе [265].

Функция фотосинтеза требует дальнейшего уточнения, в частности, учета значения уровня минерального питания [53, 136, 239].

5.2. Функция дыхания

В отличие от фотосинтеза, дыхание происходит во всех органах растения как на свету, так и в темноте. Наиболее интенсивное дыхание наблюдается в растущих тканях молодых листьев, в камбии, кончиках корней и стволе. Основная часть освобождающейся при дыхании энергии используется в процессах синтеза, при переносе веществ в протоплазме, для поддержания структур фотосинтезирующих органов и тканей листьев, для поддержания структур нефотосинтезирующих органов (корней, ветвей, плодов и т. д.).

В настоящее время в физиологии растений выделяют два типа дыхания. Первый из них — темновое дыхание — происходит во всех органах растения, второй — световое дыхание — только в фотосинтезирующих органах на свету. Первый тип дыхания подавляется светом, второй — возбуждается. У некоторых видов родов *Zea*,

Sorghum и других отсутствует световое дыхание, что заметно повышает их продуктивность [315].

Ввиду сложности явления и недостаточности информации моделирование дыхания весьма затруднительно. В первых работах по математическому моделированию продуктивности фотосинтеза [31, 32, 36, 205, 298, 391] предполагается, что интенсивность дыхания, рассчитанная на единицу площади листа, величина постоянная, что является, конечно, весьма грубым приближением. В некоторых работах [195, 196, 328, 465, 496] обнаружено, что интенсивность дыхания растения пропорциональна интенсивности его фотосинтеза. Оказывается, что расходы органических веществ на дыхание у растений, выращенных в различных условиях минерального питания, составляют около 20% суммарного за день фотосинтеза растений [195]. При этом суммарная величина дыхания за сутки в основном определяется количеством ассимилятов, накопленных в растениях в процессе фотосинтеза в течение светового периода суток [196], а дыхание за ночь косвенно зависит от суммы ФАР предшествующего дня [406, 445].

Опираясь на теоретические положения Бауэра [20], также можно полагать, что между фотосинтезом и дыханием существует тесное энергетическое соотношение. При этом имеется в виду, что затраты энергии на дыхание зависят от интенсивности процесса фотосинтеза и неизбежны в связи с необходимостью сохранить структуру фотосинтетического аппарата растения. От энергетической взаимосвязи фотосинтеза и дыхания зависит продуктивность растения в целом. С чем меньшими затратами на дыхание происходит процесс накопления биомассы, тем выше КПД растения.

В наших работах [213, 216, 220, 462] высказано предположение о том, что дыхание листьев растений тем больше, чем выше фотосинтетическая активность растений. Последняя характеризуется максимальным фотосинтезом при световом насыщении. Анализ экспериментальных данных [216, 463] многих авторов свидетельствует о наличии тесной корреляции между темновым дыханием листьев и их максимальным фотосинтезом при световом насыщении (рис. 20). На основании этой корреляции приближенно можно представить [462] функцию дыхания листьев в виде

$$R_L = c\Phi_{\text{макс}}, \quad (2.66)$$

где $\Phi_{\text{макс}}$ — интенсивность фотосинтеза при световом насыщении и при нормальной концентрации CO_2 , c — так называемый коэффициент затрат (по английски — loss factor). Обратная величина $\Phi_{\text{макс}}/R_L$ называется экономическим коэффициентом (economic coefficient) [454]. Коэффициент затрат при температуре 20°C колеблется в зависимости от вида в пределах 0,1—0,3 (табл. 11). Судя по данным Глозера [321], с повышением температуры коэффициент затрат увеличивается. Есть основания предполагать, что коэф-

фициенты затрат меняются и в течение онтогенеза растений. Выражение (2.66) не учитывает дыхания в других органах растений в зависимости от потребностей энергии для роста и передвижения веществ. Эти потребности возрастают с повышением интенсивности

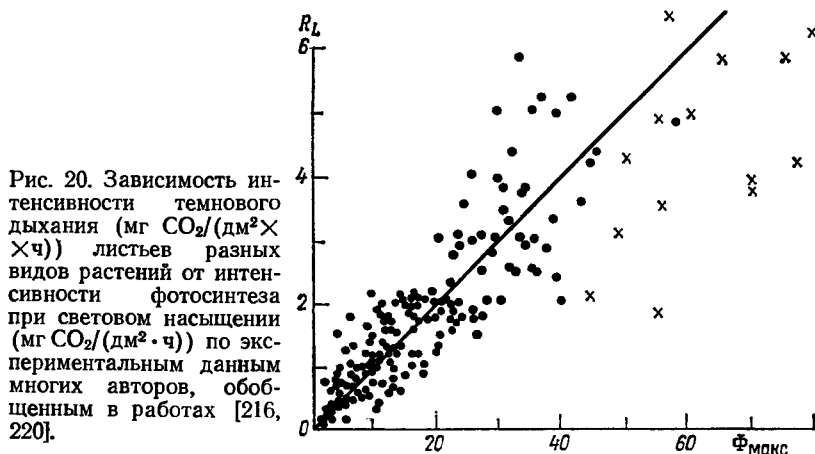


Рис. 20. Зависимость интенсивности темного дыхания ($\text{мг CO}_2/(\text{дм}^2 \times \text{ч})$) листьев разных видов растений от интенсивности фотосинтеза при световом насыщении ($\text{мг CO}_2/(\text{дм}^2 \cdot \text{ч})$) по экспериментальным данным многих авторов, обобщенным в работах [216, 220].

фотосинтеза. При более детальном рассмотрении функцию дыхания [380, 463, 497] можно разделить на две части: 1) дыхание, связанное с поддержанием структур органов растения; 2) дыхание, связанное с передвижением веществ, с фотосинтезом и созданием но-

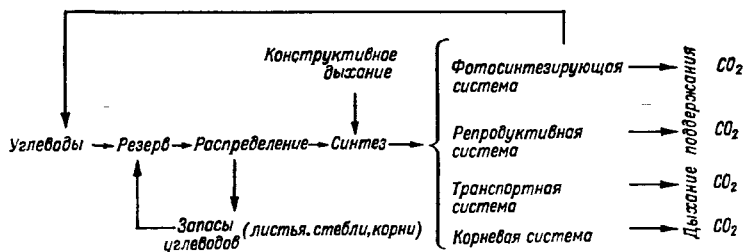


Рис. 21. Схема распределения углеводов на затраты дыхания [402].

вых структурных единиц (белков, липидов, клеточных стенок и т. д.). Эта часть дыхания называется конструктивным дыханием, или дыханием роста [328, 474]. Необходимость в таком разделении функции дыхания с очевидностью вытекает из упрощенной схемы использования CO_2 растениями (рис. 21).

Согласно этой схеме, углеводы, созданные в процессе фотосинтеза, накапливаются в резерв, откуда распределяются и используются для разных целей. Часть углеводов запасается в листьях,

Таблица 11

Значения $\Phi_{\text{макс}}$, R_L , c и $\bar{\Pi}$ для некоторых видов растений
(по работам [71, 216])

Растение	$\Phi_{\text{макс}}$	R_L	c	$\bar{\Pi}$
Сорго	55	1,6	0,03	—
Кукуруза	42—44	2—3	0,05—0,06	0,05—0,11
Подсолнечник				
световые листья	28—36	3—6	0,11—0,17	0,05—0,06
теневые листья	13	1	0,08	—
Пшеница, ячмень	24—33	1,2—2,9	0,05—0,12	0,04—0,06
Бобы русские	45	10	0,22	0,08
Горох	35	5	0,14	0,07
Топинамбур	30	4	0,13	0,05
Фасоль	10—24	1,0—1,8	0,06—0,14	0,04—0,1
Соя, люцерна	21—23	1,2—1,8	0,06—0,08	0,07—0,1
Капуста, сахарная свек- ла, шпинат, помидор	10—24	1,6—1,8	0,08—0,18	0,03—0,05
Береза, вяз, лещина, ясень, бук	6,6—24	1,0—2,9	0,09—0,15	0,04—0,08
Первоцвет, ландыш, лебеда, подорожник, щавель	6—16	0,6—1,8	0,07—0,15	0,01—0,05
Вечнозеленые деревья (Япония)				
световые листья	8,4—13,6	1,0—1,6	0,09—0,16	0,02—0,06
теневые листья	2,6—7,8	0,3—0,9	0,09—0,27	0,01—0,02
Травы тропических саванн	50—70	3,5—6,5	0,05—0,12	0,04—0,06
Бобовые тропических саванн	20—37	1,5—3,7	0,06—0,1	0,04—0,09

стеблях и корнях, часть расходуется в конструктивных синтетических процессах на рост органов растений. Кроме того, некоторая доля углеводов затрачивается на поддержание структур созданных систем.

Дополнительно различают еще так называемое бесполезное дыхание, которое связано с гидролизом АТФ [428, 429]. Однако в настоящее время в математических моделях не отделяют бесполезное дыхание от дыхания поддержания структур. В работе Мак Крии [380] на основании экспериментального материала показано, что интенсивность дыхания всего растения $\bar{R}_c$ за сутки равна

$$\bar{R}_c = c'_1 M + c'_2 \bar{\Phi}_c, \quad (2.67)$$

где c'_1 , c'_2 — соответственно коэффициенты затрат на дыхание, свя-

занное с поддержанием и ростом. Значение c'_1 для некоторых трав находится в пределах 0,014—0,020 $\text{CH}_2\text{O}/(\text{г} \cdot \text{сутки})$ [380, 428, 435]; а для ячменя $c'_1 \approx 0,03$ [436]. Значение c'_2 варьирует в пределах 0,02—0,45 в зависимости от вида растения и фазы его онтогенеза [335]. В моделях широко используется среднее значение $c'_2 = 0,25$, которое получено для клевера белого [380]. Для плевела получено значение 0,20 [435], для сорго — 0,28 [383]. Установлено, что коэффициент c'_1 зависит от температуры [383]. Следует отметить, что достоверность функции дыхания Мак Крии достаточно обоснована экспериментальными данными и расчетами, учитывающими энергетику цикла биохимических реакций, которые участвуют при дыхании [428, 429].

В работах Карри [295] и де Вита [497] формула Мак Крии уточнена:

$$\overline{R_c} = c'_2 \overline{\Phi_c} + [Dm_1 + Em_2] Q_{10}^{\frac{T-T_0}{T_0}} + Hm_3, \quad (2.68)$$

где m_1, m_2, m_3 — сухая фитомасса соответственно листьев, стеблей и корней, D, E, H — коэффициенты, характеризующие затраты на

дыхание отдельных органов растения, $Q_{10}^{\frac{T-T_0}{T_0}}$ — множитель, учитывающий температурную зависимость дыхания (T — средняя температура растения, $T_0 = 10^\circ\text{C}$).

В наших работах [216, 463] для функции дыхания листьев предложена формула

$$R_L = c_1 \Phi_{\text{макс}} + c_2 \Phi_L, \quad (2.69)$$

где c_1 и c_2 — коэффициенты затрат на дыхание, связанное с поддержанием структур и ростом. Эта формула также выведена исходя из предположения существования двухкомпонентного дыхания. Наша формула по сравнению с формулой (2.67) менее общая, описывающая только дыхание листьев. Отличие первого члена нашей формулы от соответствующего слагаемого в формуле (2.67) несущественно, если иметь в виду соотношения (2.70) и (2.71). Следует добавить, что коэффициент c в формуле (2.66) отличается от коэффициента c_1 в формуле (2.69). В первом случае c является интегральным коэффициентом, характеризующим затраты на дыхание без разделения его на компоненты.

Задача дальнейших разработок — установление зависимости функции дыхания от фазы онтогенеза растения, метеорологических факторов и минерального питания растений.

5.3. Связь параметров функций фотосинтеза и дыхания с удельной поверхностной плотностью листьев и содержанием в листьях азота и хлорофилла

Интенсивность фотосинтеза при световом насыщении и интенсивность дыхания листьев находятся в тесной зависимости с некоторыми морфологическими показателями листьев, такими, как: 1) удельная поверхностная плотность листьев (УПП), под которой подразумевается сухой вес единицы площади поверхности листа (г/дм^2); 2) удельное содержание азота в листьях (УСА мг/дм^2) — это вес азота в листьях, рассчитанный на единицу площади поверхности листа; 3) относительная площадь хлоропластов в листьях — суммарная площадь хлоропластов в расчете на единицу площади поверхности листа.

Значения этих показателей имеют генетическую обусловленность, но изменяются и в онтогенезе под воздействием факторов внешней среды [271].

Эксперименты, выполненные на растениях люцерны, овса, кукурузы, пшеницы и сои, показали, что максимальная интенсивность фотосинтеза разных генотипов одного и того же вида существенно различается [326, 404, 425]. Выявилось, что генотипы и сорта с более высокой максимальной интенсивностью фотосинтеза обладают и более высокой удельной поверхностной плотностью листьев [294, 299, 306, 359, 417, 425, 477]. При этом рассматривались средние значения УПП и не учитывались ее изменения в течение дня и вегетационного периода, которые могут дать дополнительную информацию о фотосинтезе и транспорте ассимилятов в растениях [291, 409].

Зависимость между $\Phi_{\text{макс}}$ и m_t линейная (рис. 22 а) и существенна (коэффициент корреляции составляет 0,89 [218, 349]). У разных форм малины аналогичная зависимость $\Phi_{\text{макс}}$ от m_t имеет меньший угол наклона прямой, что объясняется, вероятно, более низкой активностью карбоксилации у малины как эволюционно более примитивного вида [72].

Математически зависимость $\Phi_{\text{макс}}$ от m_t можно выразить формулой

$$\Phi_{\text{макс}} = \sigma_1 (m_t - m_{01}), \quad (2.70)$$

где σ_1 — интенсивность фотосинтеза при световом насыщении (плато световой кривой фотосинтеза, рассчитанное на единицу УПП; $\Phi_{\text{макс}} = \sigma_1$, если $m_t - m_{01} = 1$); σ_1 ($\text{мг CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$) — характеристика фотосинтетической активности листьев, выражающая количество CO_2 (мг), поглощаемое 1 г сухого вещества листа в час при насыщающей интенсивности ФАР и нормальной концентрации CO_2 ; m_{01} — минимальное значение удельной поверхностной плотности листа, при котором и ниже которого теоретически не может су-

ществовать функционирующий фотосинтетический аппарат листа,— это теоретическая пороговая для фотосинтеза удельная поверхностная плотность листа ($m_{01} = m_t$, если $\Phi_{\text{макс}} = 0$). У всех рассмотренных видов пороговая УПП была приблизительно одинаковой и находилась в диапазоне $m_{01} = 0,05 \div 0,08 \text{ г/дм}^2$.

На основании литературных данных [330, 431, 499, 500] нами [72, 218] построена аналогичная зависимость (рис. 22 б) для интенсивности дыхания (коэффициент корреляции 0,84). Эту зависимость можно выразить формулой

$$R_L = \sigma_2 (m_t - m_{02}), \quad (2.71)$$

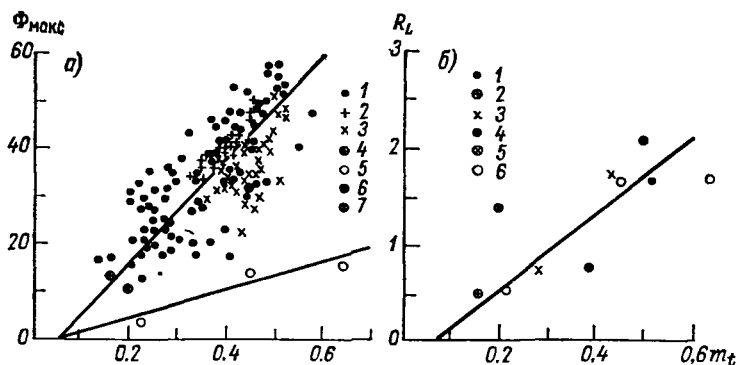


Рис. 22. Зависимость интенсивности фотосинтеза ($\text{мг CO}_2/(\text{дм}^2 \cdot \text{ч})$) при световом насыщении (а) и интенсивности темнового дыхания (б) от УПП листьев (г/дм^2) по литературным данным и нашим измерениям.

а: 1 — люцерна [425], 2 — соя [306], 3 — овес [294], 4 — плевел многоцветковый [431], 5 — малина, 6 — подсолнечник, 7 — фасоль [72]; б: 1 — люцерна [500], 2 — плевел [431], 3 — овсяница [499], 4 — золотарник [272], 5 — фасоль, 6 — малина [72].

где m_{02} — значение m_t при $R_L = 0$. Это пороговая для дыхания УПП листа. (Величину m_{02} можно трактовать как минимальное значение УПП, при котором еще можно говорить о жизнедеятельном листе.) σ_2 ($\text{мг} \cdot \text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$) — интенсивность дыхания, рассчитанная на единицу УПП листа. Это характеристика экономичности дыхания листьев, которая выражает интенсивность дыхания единицы сухой фитомассы листа.

В связи с приведенными параметрами σ_1 и σ_2 необходимо подчеркнуть следующее. Обычно плато световой кривой фотосинтеза $\Phi_{\text{макс}}$ выражается в $\text{мг} \cdot \text{CO}_2$ на единицу площади поверхности листа за единицу времени. Его величина может быть большей или меньшей в зависимости как от УПП, так и от фотосинтетической активности листа σ_1 .

Плато фотосинтеза, рассчитанное на единицу площади поверхности листа, может увеличиваться с повышением УПП, так как при этом в расчете на единицу площади поверхности листа увеличивается и количество клеток, ферментов карбоксилирования, хлорофилла, азота и других субстанций, имеющих значение при фотосинтезе. Но эти изменения связаны не с изменением фотосинтетической активности самой фотосинтезирующей ткани. Судить об изменении фотосинтетической активности листа можно только по плато фотосинтеза, рассчитанному на единицу сухого вещества листа σ_1 . Аналогичное рассуждение относится и к темновому дыханию. Снижение дыхания, если оно связано с уменьшением УПП, не означает изменения экономичности дыхания, оно связано со снижением затрат на сохранение меньшего количества живой материи в расчете на единицу площади поверхности листа. Экономичность дыхания повышается с уменьшением σ_2 , т. е. со снижением интенсивности дыхания на единицу сухой фитомассы листа.

На основании формул (2.70) и (2.71) можно получить выражение

$$R_L = \frac{\sigma_2}{\sigma_1} \Phi_{\text{макс}} + \sigma_2 (m_{01} - m_{02}), \quad (2.72)$$

которое, если σ_1 , σ_2 , m_{01} и m_{02} постоянны, сводится к уже известной функции $R_L = c\Phi_{\text{макс}} + \text{const}$.

В последние годы большое внимание уделялось изучению связи интенсивности фотосинтеза при световом насыщении с удельным содержанием азота в листьях разных сортов пшеницы и риса [356—358, 451]. Установлена тесная корреляция интенсивности фотосинтеза при световом насыщении с УСА (рис. 23). Эту корреляцию приближенно можно выражать отношением

$$\Phi_{\text{макс}} = \delta_1 m_N, \quad (2.73)$$

где m_N — УСА листа, δ_1 — интенсивность фотосинтеза при световом насыщении, рассчитанная на единицу УСА (δ_1 — показатель, аналогичный σ_1 и выражающий фотосинтетическую активность азота в листьях). Это количество CO_2 в миллиграммах, поглощенное листом, в расчете на 1 мг азота при насыщающей интенсивности ФАР. Судя по экспериментальным данным, фотосинтетическая активность азота уменьшается с повышением УСА (рис. 24).

Для листьев пшеницы и риса эта зависимость может быть представлена выражением

$$\delta_1 = \delta_{10} - \zeta (m_N - 10), \quad (2.74)$$

где δ_{10} — значения δ_1 при $m_N = 10 \text{ мг/дм}^2$, ζ — коэффициент снижения фотосинтетической активности азота при увеличении УСА. Величину ζ приближенно можно оценить равной 0,06.

Зависимость интенсивности дыхания от УСА мало исследована. По имеющимся данным [362], интенсивность дыхания листьев риса линейно зависит от УСА, причем интенсивность дыхания на единицу УСА приближенно равна $\delta_2 = 0,128 \text{ мг CO}_2/(\text{мг} \cdot \text{ч})$.

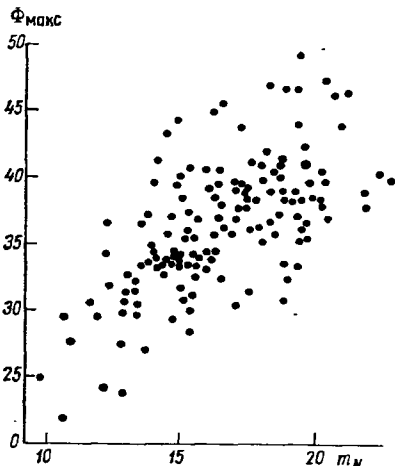


Рис. 23. Зависимость интенсивности фотосинтеза ($\text{мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$) при световом насыщении листьев риса от УСА ($\text{мг}/\text{дм}^2$).

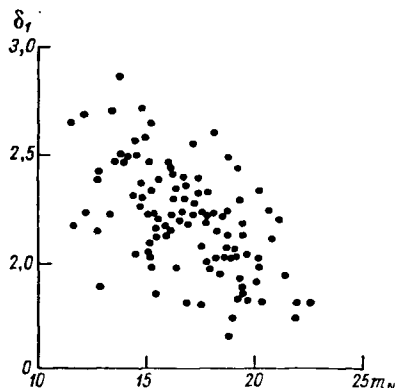


Рис. 24. Зависимость интенсивности фотосинтеза ($\text{мг CO}_2/(\text{мг} \cdot \text{ч})$) при световом насыщении листьев риса от УСА ($\text{мг}/\text{дм}^2$).

В последние годы большая ясность внесена и в вопрос о зависимости интенсивности фотосинтеза от содержания хлорофилла в листьях. Исследована зависимость интенсивности фотосинтеза при световом насыщении от ряда параметров, характеризующих содержание хлорофилла в листьях [353, 476]. Такими являются удельное содержание хлорофилла в листьях ($\text{мг}/\text{дм}^2$), количество хлорофилла в отдельных хлоропластах, число хлоропластов на единицу площади поверхности листа, относительная площадь хлоропластов. Последняя аналогична относительной площади листьев и равна суммарной площади проекции хлоропластов в расчете на единицу площади листа.

Из вышеприведенных параметров наиболее тесную корреляцию с интенсивностью фотосинтеза при световом насыщении имеет относительная площадь хлоропластов (рис. 25). Коэффициент корреляции листьев капусты полевой, капусты огородной и брюквы

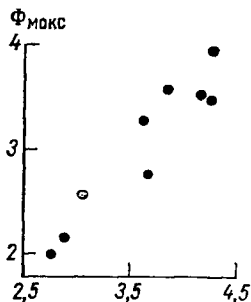


Рис. 25. Зависимость интенсивности фотосинтеза ($10^3 \text{ мкл O}_2/(\text{дм}^2 \cdot \text{ч})$) при световом насыщении листьев разных видов рода *Brassica* от относительной площади хлоропластов [353].

(*Brassica campestris*, *B. oleracea*, *B. napus*) достигает значения 0,938. Сравнительно тесная корреляция обнаружена в ряде случаев между $\Phi_{\text{макс}}$ и удельным содержанием хлорофилла (мг/дм²) в листьях. К сожалению, до сих пор отсутствуют данные, связывающие количественные параметры хлорофилла с интенсивностью дыхания. Поэтому вывод об отсутствии оптимальной относительной площади хлоропластов [353], сделанный на основании интенсивности фотосинтеза, к тому же при наличии насыщающей интенсивности ФАР, кажется преждевременным.

5.4. Оптимальная удельная поверхностная плотность листьев

Уже Любименко [104] обратил внимание на то, что толщина листа должна находиться в определенном соотношении с силой падающего света, т. е. она должна убывать при ослаблении света и возрастать при его усилении. Толщина листа у большинства видов пропорциональна УПП.

К настоящему времени накоплен довольно обширный материал, позволяющий убедиться в достоверности зависимости УПП от условий ФАР в месте произрастания [188, 255, 257].

Какова зависимость газообмена от УПП в разных условиях ФАР? Для выяснения этого исходим из выражения суточного газообмена листа

$$F_{Lc} = \int_0^{\tau} (\Phi_L - R_L) dt. \quad (2.75)$$

Вставив в него выражения (2.52) и учитывая отношения (2.70) и (2.71) при $m_{01} = m_{02} = 0$, получим

$$F_{Lc} = \int_0^{\tau} \left(\frac{\sigma_1 m_t \Pi}{\frac{\sigma_1 m_t}{a} + \Pi} - \sigma_2 m_t \right) dt. \quad (2.76)$$

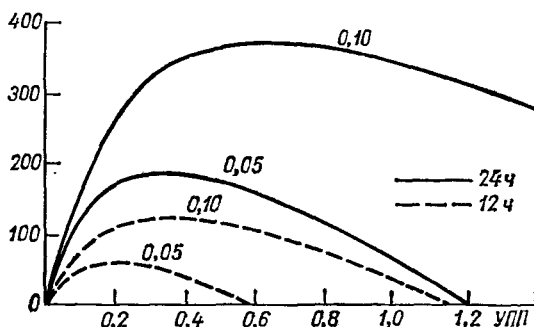
Поскольку фотосинтез происходит только в светлое время суток τ_0 , а дыхание — круглосуточно, с помощью теоремы о среднем значении интеграла получим

$$F_{Lc} = \frac{\sigma_1 m_t \Pi_9 \tau_0}{\frac{\sigma_1 m_t}{a} + \Pi_9} - 24 \sigma_2 m_t, \quad (2.77)$$

где Π_9 — эффективное значение поглощенной в течение дня ФАР, которое близко к среднему дневному значению Π . Аналогичное выражение можно написать с учетом удельного содержания азота в листьях. В этом случае вместо σ_1 и σ_2 следует записать δ_1 и δ_2 . Из формулы (2.77) следует, что в местах обитания растений с низ-

ким уровнем ФАР листья с высокой УПП не обладают максимальной интенсивностью газообмена. Более эффективны в этих условиях листья с меньшей УПП. При недостатке ФАР чрезмерно высокая УПП листа не только не повышает уровня газообмена, но даже снижает его вследствие увеличения затрат дыхания на производство и поддержание большего количества разных структурных единиц листа (фермент карбоксилирования [272], удельное содержание хлорофилла и азота) [353, 360]. В больших затратах на дыхание, не компенсируемых низким уровнем фотосинтеза, заключается, по-видимому, причина того, что всякое длительное ухудшение радиационных условий в онтогенезе, в частности уменьшение интенсив-

Рис. 26. Зависимость газообмена листьев ($\text{мг CO}_2/(\text{дм}^2 \cdot \text{день})$) от УПП листьев (г/дм^2) при средних значениях поглощенной листом ФАР 0,05 и 0,1 $\text{кал}/(\text{см}^2 \cdot \text{мин})$ и длине светового дня 12 и 24 ч.



ности солнечной радиации ниже тех значений, к которым наследственно-экологически адаптировано растение, приводит к недоразвитию оптического аппарата и к ухудшению роста и развития, к уменьшению УПП листьев, количества пигментов, числа хлоропластов в клетке и т. д. [258]. В условиях же высокого уровня ФАР листья с более высокой УПП используют ФАР эффективнее, чем листья с низкой УПП. Чрезмерно низкая УПП, малое количество ферментов и других структурных элементов в листе при высоком уровне ФАР не обеспечивают максимальной интенсивности фотосинтеза и максимального газообмена. Существует оптимальная удельная поверхностная плотность листьев — такое значение УПП, при котором газообмен листа максимален (рис. 26). При выводе формулы для оптимальной УПП исходим из условия $dF_{lc}/dm_t = 0$. Решив это уравнение относительно m_t , получим

$$m_{t\text{ опт}} = \frac{a\Pi_0 (\tau_0 - \sqrt{24\tau_0\sigma_2/\sigma_1})}{24\sigma_1 \sqrt{\tau_0\sigma_2/\sigma_1}}. \quad (2.78)$$

На основании этой формулы можно сделать следующие выводы: 1) в условиях высокой средней интенсивности ФАР (Π_0) оптимальная УПП листьев выше, чем в условиях низких интенсивностей ФАР; 2) оптимальная УПП зависит от коэффициента затрат $c = \sigma_2/\sigma_1$; с увеличением σ_1 и снижением σ_2 возрастает $m_{t\text{ опт}}$;

3) оптимальная УПП при прочих равных условиях наиболее высокая при длинном дне. Таким образом, оптимальная УПП зависит как от средней интенсивности ФАР, так и от дозы ФАР. В условиях короткого дня растения длинного дня могут сохранить оптимальность УПП только при повышенных средних интенсивностях ФАР. Такая закономерность выявляется и из экспериментального материала, обобщенного в книге Шульгина [257].

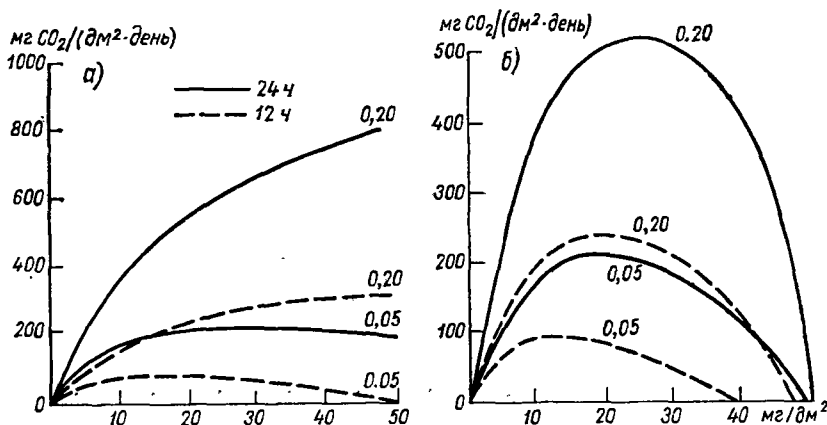


Рис. 27. Зависимость газообмена листьев растений от УСА при средних значениях поглощенной листом ФАР 0,05 и 0,20 кал/(см² · мин) и длине светового дня 12 и 24 ч.

a — неизменная активность азота δ_1 , *b* — снижение активности азота δ_1 при высоких значениях УСА.

Аналогичное выражение можно вывести для оптимального УСА:

$$m_{\text{Нопт}} = \frac{a\Pi_9 (\tau_0 - \sqrt{24\tau_0\delta_2/\delta_1})}{24\delta_1 \sqrt{\tau_0\delta_2/\delta_1}}. \quad (2.79)$$

Анализ этой формулы (рис. 27) показывает, что оптимальное УСА увеличивается с увеличением длины дня τ_0 и количества поглощенной листом ФАР. Если δ_1 постоянная, то газообмен увеличивается до высоких значений m_N (>30 мг/дм²). Но, согласно формулам (2.74) и (2.79) при снижении фотосинтетической активности азота δ_1 значения оптимального УСА понижаются (рис. 27). Таким образом, уменьшение активности азота ухудшает перспективы повышения урожайности путем разведения сортов с исключительно высоким УСА. Однако максимальные значения УСА в наилучших современных сортах ($m_N \approx 20$ мг/дм²) еще не достигают оптимального уровня, который, по нашим расчетам, находится в диапазоне $m_N = 20 \div 30$ мг/дм². Разумеется, эффективность листьев с высоким

УСА проявляется лишь при использовании высоких норм азотных удобрений.

Если физиологам удалось бы найти методы для избежания снижения активности азота при высоких значениях УСА, то максимальный газообмен и оптимальное УСА листьев значительно повысились бы (рис. 27).

При первоначальном низком значении УСА ($m_i < 0,2$ г/дм², $m_N < 10$ мг/дм²) повышение его сильно сказывается на увеличении газообмена листьев. Снижение газообмена проявляется при высоких значениях УПП и УСА ($m_i > 0,6$ г/дм², $m_N > 30$ мг/дм²). Поскольку зависимость газообмена от интенсивности ФАР более выражена, чем зависимость его от УПП и УСА (см. рис. 26), то создается впечатление, будто УПП не играет решающей роли в газообмене листьев. Однако следует иметь в виду, что от УПП зависит формирование размеров листовой поверхности в посевах, радиационный режим и в значительной степени газообмен посева в целом.

Таким образом, возможность варьирования УПП путем селекции открывала бы перспективы для создания высокопродуктивных посевов. К этому вопросу мы вернемся в гл. IV, § 5.

5.5. Оптимизация функций фотосинтеза и дыхания

В ходе адаптации к ФАР меняются в основном значения насыщающей интенсивности фотосинтеза и компенсационный пункт листьев по ярусам в фитоценозе. Поэтому рассмотрим, как происходят эти изменения при выполнении условия максимального для данных условий ФАР газообмена. Для этого введем в выражение газообмена РП (2.1) функции фотосинтеза и дыхания (2.52) и (2.66) и решим вариационную задачу.

Газообмен РП с относительной площадью листьев L_0 за промежуток времени (t_1, t_2) выражается формулой

$$F_c(L_0) = \int_{t_1}^{t_2} \int_0^{L_0} \left[\frac{\Phi_{\max}(L) \Pi(L, t)}{\Phi_{\max}(L)/a + \Pi(L, t)} - R(\Phi_{\max}, L) \right] dL dt. \quad (2.80)$$

Задача сводится к нахождению функции $\Phi_{\max} = \Phi_{\max}(L)$, которая для данного промежутка времени придала бы функционалу $F_c(L_0)$ максимальное значение. Следовательно, задача состоит в нахождении закономерности изменения насыщающей интенсивности фотосинтеза по ярусам, при которой газообмен РП имел бы максимум.

Известно, что если искать решение $\Phi_{\text{макс}}(L)$ такой вариационной задачи в классе непрерывных функций, то оно должно бы удовлетворять уравнению Эйлера

$$\frac{d}{d\Phi_{\text{макс}}} \left\{ \int_{t_1}^{t_2} \frac{\Phi_{\text{макс}}(L) \Pi(L, t)}{\Phi_{\text{макс}}(L)/a + \Pi(L, t)} dt - (t_2 - t_1) R(\Phi_{\text{макс}}, L) \right\} = 0. \quad (2.81)$$

При решении этой задачи возможны разные типы функции дыхания.

1. Функция дыхания и функция фотосинтеза не зависят друг от друга, т. е. $R = \text{const}$. Нетрудно заметить, что требуемый максимум наблюдается при $\Phi_{\text{макс}}(L) \rightarrow \infty$ и $R \rightarrow 0$. Однако это условие противоречит механизму фотосинтеза. Оно не соответствует и общепринятому мнению, впервые обоснованному Бауэром [20], согласно которому для ассимиляции необходима дополнительная энергия, освобождаемая различными соединениями веществ протоплазмы в процессе дыхания. Таким образом, R не может равняться нулю. Следовательно, решение вариационной задачи (2.81) возможно только при использовании функции дыхания, в которой учитывается взаимосвязь между фотосинтезом и дыханием.

2. Функция фотосинтеза и функция дыхания взаимосвязаны. При этом предполагается, что РП состоит только из листьев и что эта функция описывает приближенно как затраты дыхания на поддержание структур, так и затраты на конструктивное дыхание.

Рассмотрим, каким будет решение $\Phi_{\text{макс}}(L)$, т. е. как изменится высота плато световых кривых фотосинтеза по ярусам РП при условии, что газообмен РП в максимуме. При решении этой задачи делается предположение, что начальный наклон световых кривых — квантовый выход (a) — является постоянным по ярусам [220]. Тогда по уравнению (2.81) с применением теоремы о среднем значении интеграла получим

$$\frac{1}{c} \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \frac{a^2 \bar{\Pi}^2(L, t)}{[\Phi_{\text{макс}}(L) + a \bar{\Pi}(L, t)]^2} dt = \frac{1}{c} \frac{a^2 \bar{\Pi}^2(L)}{[\Phi_{\text{макс}}(L) + a \bar{\Pi}(L)]^2} = 1, \quad (2.82)$$

откуда после решения квадратичного уравнения получим

$$\Phi_{\text{макс}}(L) = a \bar{\Pi}(L) (1 - \sqrt{c}) / \sqrt{c}. \quad (2.83)$$

Радиацию $\bar{\Pi}(L) = \Pi(L, \bar{t})$, где $\bar{t}$ — определенный момент в интервале времени (t_1, t_2), назовем интенсивностью радиации приспособления (ИРП).

Можно поставить задачу найти значение $\Phi_{\text{макс}}$, которое при данных условиях ФАР и функции дыхания (2.66) обеспечивает максимальное значение газообмена листа. В этом случае $\Phi_{\text{макс}}$ можно рассматривать независимой от L , и задача сводится к решению

обычной экстремальной задачи. Решение будет выражаться также формулой (2.83).

Подставляя $\Phi_{\text{макс}}$ из выражения (2.83) в (2.52) и учитывая, что $R_L = c\Phi_{\text{макс}}$, получаем следующие формулы для функций фотосинтеза Φ_L и дыхания листьев [462]:

$$\Phi_L = \frac{a\Pi}{1 + \frac{\sqrt{c}}{1 - \sqrt{c}} \frac{\Pi}{\bar{\Pi}}}, \quad (2.84)$$

$$R_L = a(1 - \sqrt{c})\sqrt{c}\bar{\Pi}, \quad (2.85)$$

а газообмен листа рассчитываем как разность

$$F_L = \Phi_L - R_L. \quad (2.86)$$

Для компенсационного пункта Π_k получим из условия $\Phi_L = R_L$

$$\Pi_k = \frac{\bar{\Pi}(\sqrt{c} - c)}{1 - c}. \quad (2.87)$$

Все эти формулы будут относиться и к единичным слоям РП, если Π и $\bar{\Pi}$ заменить $\Pi(L)$ и $\bar{\Pi}(L)$. При $\Pi = \bar{\Pi}$, т. е. когда радиация приспособления мало отличается от поглощенной листом радиации или адаптация возникает практически мгновенно после изменения ФАР, фотосинтез и газообмен листа выражаются формулами:

$$\Phi_L = a(1 - \sqrt{c})\Pi, \quad (2.88)$$

$$F_L = a\Pi(1 - \sqrt{c})^2. \quad (2.89)$$

Сравнивая нашу формулу (2.84) с формулой (2.52), видим, что из последней можно получить (2.84), если $\Phi_{\text{макс}}$ задать формулой (2.83). Следовательно, значение $\Phi_{\text{макс}}$ в формуле (2.52) имеет биологический смысл — оно связано с адаптивными признаками вида, с радиацией приспособления и коэффициентом затрат. Отметим, что изменение интенсивности дыхания, связанное с ИРП, не следует рассматривать как его световую зависимость. Формула (2.85) показывает, что растениям с различной ИРП и с различным уровнем насыщающей интенсивности фотосинтеза соответствует разный уровень дыхания. ИРП в формуле дыхания (2.85) следует интерпретировать как величину, определяющую оптимальный уровень дыхания растения, адаптированного к определенному уровню ФАР.

Подставив функцию дыхания (2.69) и фотосинтеза (2.52) в выражение (2.81) и решив вариационную задачу аналогичным образом, получим для слоя РП с единичной площадью листьев формулу

$$\Phi_{\text{макс } s}(L) = \frac{a\bar{\Pi}(L) [1 - c_2 - \sqrt{(1 - c_2)c_1}]}{\sqrt{(1 - c_2)c_1}}. \quad (2.90)$$

Как и в предыдущем случае, из формул (2.90) и (2.52) можно получить также формулы для газообмена, компенсационного пункта и КПД для слоя РП с единичной листовой поверхностью. Если $c_2 = 0$, то из этих формул получим (2.84) и (2.85). Тогда коэффициент c_1 будет содержать в себе

все затраты энергии.

Наши формулы (2.84) и (2.85) хорошо описывают световую кривую газообмена верхних листьев кукурузы, если $\bar{P} = 0,09$ кал/(см²·мин) и $c = 0,05$ (рис. 28).

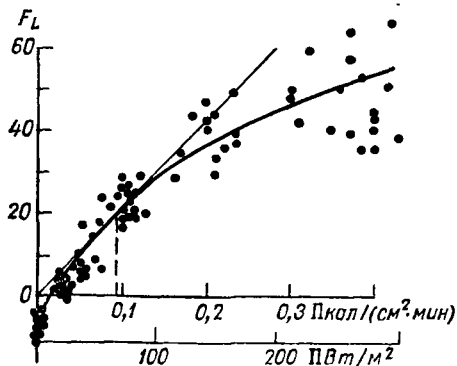


Рис. 28. Световая кривая газообмена листьев кукурузы, рассчитанная по формулам (2.84) и (2.85). Точки — данные Лайска, Оя и Рахи.

5.6. Коэффициент затрат и газообмен

Коэффициент затрат показывает, какую долю от интенсивности фотосинтеза при световом насыщении составляет интенсивность дыхания. В функции дыхания типа (2.69) имеется два коэффициента затрат. Первый из них — c_1 — показывает, какую долю от значения максимальной интенсивности фотосинтеза составляют затраты дыхания на сохранение и поддержание структур растения, второй — c_2 — определяет долю затрат дыхания на создание новой биомассы. Интересно отметить, что коэффициент затрат c , который первоначально встречался только в функции дыхания, входит и в оптимизированную функцию фотосинтеза листа (2.84).

Из формулы (2.72) $c = \sigma_2/\sigma_1$. Следовательно, функция фотосинтеза (2.83) включает параметр σ_2 , который характеризует экономичность дыхания листьев, а функция дыхания листьев (2.85) включает параметр σ_1 , характеризующий фотосинтетическую активность листьев. Сущность этого факта заключается в том, что при максимальном газообмене функции фотосинтеза и дыхания должны быть взаимосвязаны. Уровень экономичности дыхания должен находиться в соответствии с эффективностью работы фотосинтетического аппарата. При энергетической несогласованности функций фотосинтеза и дыхания эффективность любой из них не реализуется в высоком газообмене.

Из формулы (2.84) можно сделать вывод, что интенсивность фотосинтеза растений определяется: а) интенсивностью поглощенной ФАР, б) интенсивностью ИРП, в) коэффициентом затрат c ,

г) начальным наклоном световой кривой фотосинтеза a . С увеличением c интенсивность фотосинтеза и интенсивность газообмена падают. Если c приближается к единице, то интенсивность фотосинтеза и дыхания близка к нулю. С уменьшением c интенсивность газообмена повышается. Зависимость газообмена от плотности потока ФАР при разных значениях коэффициентов затрат c и постоянной ИРП может быть представлена в виде «световой поверхности» (рис. 29). Кривые пересечения «световой поверхности» с вертикальной и горизонтальной поверхностями представляют собой соответственно зависимость интенсивности дыхания и зависимость компенсационного пункта от коэффициента затрат c . С приближением коэффициента затрат к нулю интенсивность дыхания $R_L \rightarrow 0$ и газообмен приобретает максимально возможное значение $F_L \doteq a\P$, а световые кривые фотосинтеза будут близки к прямым линиям. При $c \rightarrow 1$ $\Phi_L = R_L = 0$, а газообмен приближается к нулю. Зависимость интенсивности дыхания от коэффициента затрат представляет собой кривую с максимумом при $c = 0,25$ [207].

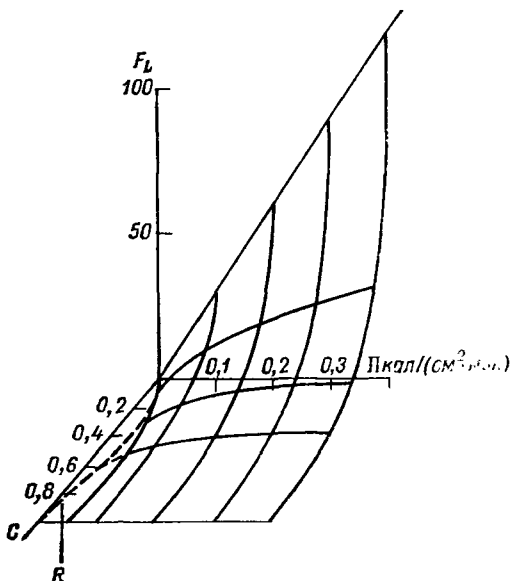


Рис. 29. Зависимость интенсивности газообмена от поглощенной ФАР и коэффициента затрат c при $\bar{P} = 0,1$ кал/(см²·мин), $a = 300$ [216].

Как предполагается в работе [199], в ходе прогрессивной эволюции с повышением общего уровня организации возрастает и энерговооруженность растений, совершенствуются функции растений, в том числе фотосинтез и дыхание. Исходя из этого можно предположить, что виды, характеризующиеся низкими значениями коэффициента затрат, более эволюционированы по сравнению с энергетически менее эффективными видами, у которых коэффициент затрат выше. Судя по табл. 11, минимальные значения c , встречающиеся у дикорастущих видов, находятся в пределах 0,07—0,10. Понижение коэффициента затрат сопровождается значительным повышением газообмена и плато световых кривых фотосинтеза. Особенно низки значения c у растений C_4 -типа. Например, у сорго значение c близко к теоретически минимальному — 0,03. У большинства видов коэффициент затрат при температуре 20°C варьирует

в пределах от 0,1—0,3 (табл. 11). При изменении c в этих пределах интенсивность дыхания почти постоянна, но интенсивность фотосинтеза меняется 2—3 раза [199].

5.7. Радиация приспособления и газообмен

Полученные в предыдущем разделе формулы содержат величину $\bar{\Pi}$, которую можно называть радиацией приспособления, или интенсивностью радиации приспособления — ИРП, по английски «irradiation density of adaptation (IDA)» [462]. Оказывается, что ИРП — это не математическая фикция, а реально существующее понятие, характеризующее светолюбовность данного вида растения или листа растения. ИРП — это значение ФАР, при котором КПД газообмена листьев максимален (рис. 30). Чтобы убедиться в этом, напишем выражение КПД с использованием формул (2.84) и (2.85):

$$\eta_{LF} = \frac{\varepsilon (\Phi_L - R_L)}{\Pi} = \frac{a\varepsilon\bar{\Pi} (1 - \sqrt{c}) [1 - c + (c - \sqrt{c})] \bar{\Pi}/\Pi}{(1 - \sqrt{c}) \bar{\Pi} + \sqrt{c} \Pi}, \quad (2.91)$$

где ε — коэффициент перехода от единиц газообмена к энергетическим единицам. Анализ этого выражения показывает, что $\eta_{LF} \leq 0$ при плотностях потока ФАР, меньших компенсационного пункта или равных ему, т. е. при $\Phi_L \leq R_L$. КПД максимален при $\Pi = \bar{\Pi}$ и становится снова равным нулю при $\Pi \rightarrow \infty$.

Плотность потока ФАР, при которой КПД имеет максимум, — это радиация приспособления (ИРП). ИРП можно определить по световой кривой газообмена, если провести касательную от начала координат к световой кривой. Абсцисса точки касания прямой со световой кривой — это и есть ИРП (рис. 30).

Выражение для максимального КПД получим из формулы (2.91) при условии $\Pi = \bar{\Pi}$. Тогда

$$\eta_{L \max} = \frac{\varepsilon F_{L \max}}{\bar{\Pi}} = \varepsilon \operatorname{tg} \beta = a\varepsilon (1 - \sqrt{c})^2, \quad (2.92)$$

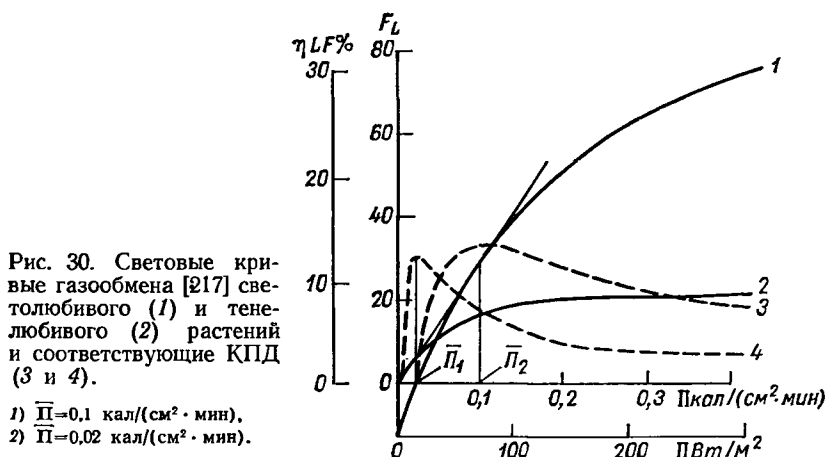
где β — угол между касательной и осью абсцисс, $F_{L \max}$ — интенсивность газообмена при $\Pi = \bar{\Pi}$. Это выражение позволяет определить также коэффициент затрат при помощи параметров световой кривой газообмена

$$c = \left(1 - \sqrt{\frac{\operatorname{tg} \beta}{a}}\right)^2. \quad (2.93)$$

Таким образом, световая кривая газообмена содержит важную экологическую информацию о светолюбовности и экономичности видов.

Введение нового понятия — ИРП — оправдывает себя, поскольку оно экологически обоснованно и сравнительно легко определяется. Недостаток широко используемого понятия «насыщающая интенсивность ФАР», или «плато световой кривой фотосинтеза», заключается в трудностях его определения, особенно у растений, значения фотосинтеза у которых часто не достигают плато (кукуруза, сорго и т. п.). Кроме того, $\Phi_{\text{макс}}$ не является однозначной характеристикой светолюбивости, так как зависит также от экономичности дыхания вида.

ИРП меняется (табл. 11) в пределах 0,01—0,1 кал/(см²·мин). У сельскохозяйственных культур ИРП выше, чем у дикорастущих



видов. Сельскохозяйственные культуры с высокой продуктивностью, такие, как кукуруза, фасоль, ячмень, пшеница, подсолнечник и др. имеют значения ИРП, достигающие 0,05—0,1 кал/(см²·мин) для верхних ярусов листьев. ИРП дикорастущих видов несколько ниже (табл. 11).

Каково соотношение ИРП видов с режимом ФАР в месте произрастания? Другими словами, к каким значениям ФАР приспособилось растение в ходе исторической адаптации? При анализе этого вопроса прежде всего необходимо учитывать временную зависимость адаптации. Согласно работам Проссера (цит. по [251]), различают несколько адаптивных реакций: а) немедленный, срочный ответ — в течение минут; б) регуляторные процессы, стабилизирующие состояние организма — в течение нескольких часов; в) компенсация против относительно длительных изменений среды (акклиматизация) — в течение дней и недель.

Таким образом, можно различать две более общие приспособительные реакции у организмов: стабильные и лабильные. Стабильные реакции связывают растительные организмы с условиями

выращивания, характеризуют место или ярус произрастания. Лабильные реакции обеспечивают изменение жизнедеятельности в более короткие, промежутки времени, не вызывая радикальных преобразований организма в целом [87].

Из экспериментальных данных Людвиг и Сазки (цит. по [373]) вытекает, что фотосинтез растений хлопчатника после изменения

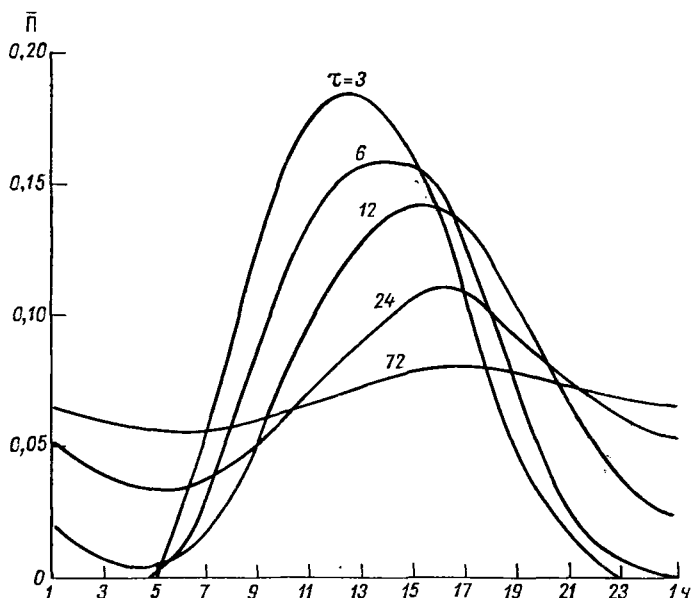


Рис. 31. Изменение ИРП (кал/(см²·мин)) в течение дня в зависимости от «световой памяти» листа при $\varphi=50^\circ$, $c=0,1$ [217].

световых условий выращивания стабилизируется в течение 1—3 суток. Адаптация растений клевера белого к ФАР происходит примерно в течение 24 ч [385].

Следовательно, в расчетах газообмена можно принять ИРП равной климатологически среднему суточному значению поглощенной листьями ФАР. Такая ИРП определяет не только суммарный за день фотосинтез, но и суммарное дыхание за сутки. К такому же выводу можно прийти на основании результатов расчета (рис. 31) при помощи формулы Нильсона [130]

$$\bar{\Pi}(t) = a \int_0^{\infty} [\exp(-a\tau)] \Pi(t-\tau) d\tau, \quad (2.94)$$

где t — среднее местное время, τ — время, предшествующее данному моменту, $\Pi(t-\tau)$ — поглощенная листом ФАР в момент $t-\tau$

в прошлом, α — временная постоянная затухания световой памяти листа.

Рассмотрение кривых ИРП (рис. 31) показывает, что при небольшой «световой памяти» листа, равной 3 ч, $\bar{\Pi}(t)$ с небольшим фазовым сдвигом следует за кривой дневного хода поглощенной листом ФАР. С увеличением «памяти» листа фазовый сдвиг $\bar{\Pi}(t)$ относительно $\Pi(t)$ возрастает и ее суточная амплитуда уменьшается. При $\tau = 72$ ч ИРП меняется в течение суток незначительно и приближается к среднему суточному значению поглощенной листом ФАР $\bar{\Pi}(t)$. Если τ еще больше, т. е. если лист имеет неограниченную «световую память», то ИРП равняется среднему суточному значению ФАР за вегетационный период. ИРП вида, вероятно, сложилась в процессе исторической адаптации (или селекции) к существующим условиям ФАР в месте происхождения данного вида. Поэтому средняя ИРП вида отражает средний режим ФАР, в котором формировался данный вид. Если растение попадет в средние условия ФАР, близкие к его ИРП, то оно будет иметь максимальный КПД. Если же условия ФАР в месте произрастания растения отличаются от его ИРП, то его КПД понижается, если не произойдет адаптации к новым условиям.

Каждый вид имеет определенную возможность варьирования ИРП своих листьев в соответствии со средними условиями ФАР в ярусе произрастания. Можно предполагать [206], что

$$\bar{\Pi}(L) = \frac{\bar{Q}}{\sin \bar{h}_\odot} \exp(-\bar{G}_L L / \sin \bar{h}_\odot), \quad (2.95)$$

где $\bar{Q}$ — средняя за сутки плотность потока падающей на РП ФАР, $\bar{G}_L$ — эффективное значение функции ориентации листьев, $\bar{h}_\odot$ — эффективная высота Солнца. Тогда из формулы (2.95) нетрудно видеть, что высота плато световых кривых фотосинтеза и газообмена листьев растения понижается с увеличением глубины L в РП.

Световые кривые газообмена листьев разных ярусов, рассчитанные по формулам (2.84), (2.85) с учетом (2.95), хорошо согласуются с экспериментальными данными (рис. 32).

Если предположить, что приспособление произойдет менее чем за день, например, в течение часа, то за ИРП растений можно принять плотность потока поглощенной листьями ФАР в отдельные часы. В этом случае можем убедиться в справедливости вывода о том, что световые кривые фотосинтеза изменяются в течение безоблачного дня: с утра до полудня с увеличением интенсивности ФАР плато повышается и с полудня до вечера с понижением интенсивности ФАР оно снова понижается [206]. Такой же результат получен экспериментальным путем в работе Чморя [241] для посева кукурузы.

Дневной ход световых кривых фотосинтеза возникает, по-видимому, в соответствии со средними условиями ФАР в месте происхождения вида или разведения сорта. Следует ожидать, что амплитуда изменения высоты плато световых кривых фотосинтеза в течение дня тем меньше, чем больше листья затенены в фитоценозе.

Приведенные результаты качественно могут быть объяснены в свете концепции максимальной продуктивности. В нижних ярусах растительного сообщества, а в утренние и вечерние часы также в верхних ярусах интенсивность ФАР недостаточна для того, чтобы

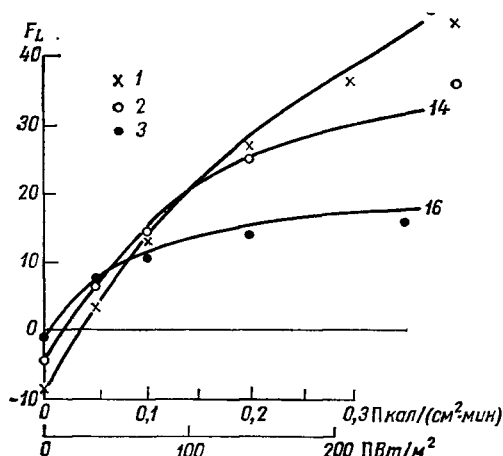


Рис. 32. Средние световые кривые газообмена 8, 14 и 16-го листьев (сверху) гибридной брюквы.

Кривые — измерения Лайска, Оя и Рахи.

Расчетные данные: 1) $\bar{P}=0,12$, $a=330$, $c_1=0,06$, $c_2=0,2$, 2) $\bar{P}=0,09$, $a=350$, $c_1=0,06$, $c_2=0,2$, 3) $\bar{P}=0,03$, $a=400$, $c_1=0,06$, $c_2=0,2$.

листья могли фотосинтезировать с интенсивностью, соответствующей чрезмерно высокому плато. В условиях слабой интенсивности ФАР высокое плато фотосинтеза листьев растений не соответствует требованию максимальной продуктивности фотосинтеза, так как такие растения обладают высокой интенсивностью дыхания. Существует оптимальная высота плато и оптимальная интенсивность дыхания в каждом ярусе [462], которые при существующих условиях ФАР обеспечивают максимальный газообмен растительного покрова. Такого рода регулировка, вероятно, может осуществляться на основе взаимозависимости обменных процессов и структурной организации фотосинтетического аппарата растений (оптимальное сочетание сопротивлений устьиц, мезофилла и карбоксилирования, разная толщина листьев в разных ярусах и т. д.).

Можно предполагать, что в природе существуют популяции данного вида, находящиеся вблизи оптимальных условий, а также популяции, в большей или меньшей степени удаленные из оптимального режима. Такая ситуация диктует при теоретических расчетах раздельное рассмотрение фитоценозов, состоящих из растений, которые растут в близких к своей ИРП условиях, и фитоценозов,

которые состоят из растений, не адаптированных к существующим условиям ФАР (средняя ИРП отличается от среднего режима ФАР в месте произрастания).

5.8. Связь радиации приспособления с анатомическими признаками листьев

Различия средних условий ФАР на земном шаре в летние месяцы невелики по сравнению с теми различиями в интенсивности ФАР (иногда стократными), которые наблюдаются внутри многоярусного фитоценоза. Контраст режима ФАР в верхних, средних и нижних ярусах значительно сказывается в светолюбивости видов, населяющих отдельные ярусы. Средняя интенсивность радиации приспособления у светолюбивых растений значительно выше, чем у тенелюбивых (табл. 11).

Какие морфологические структуры обеспечивают приспособление растений к ФАР? Разумеется, при этом существенное значение имеет анатомическое строение пути диффузии CO_2 в листе. Этот путь начинается с устьиц, через которые происходит газообмен большинства видов высших растений, продолжается в мезофилле и кончается в хлоропластах, где происходит фотосинтез. Размеры и количество устьиц, суммарная относительная поверхность клеток мезофилла, пространственное распределение хлоропластов в мезофилльных клетках, среднее расстояние от поверхности клеток до хлоропластов и т. д.— это анатомические признаки, которые определяют суммарное сопротивление диффузии CO_2 в листе.

Для нахождения связи радиации приспособления с суммарным сопротивлением диффузии CO_2 из формул (2.50), (2.58) и (2.84) приходим к соотношению

$$\bar{\Pi} = \frac{c_0 \sqrt{c}}{(1 - \sqrt{c}) a \sum r}. \quad (2.96)$$

Это является весьма общим соотношением, не включающим зависимости $\sum r$ и c от условий внешней среды. Оно отражает лишь тенденцию, показывающую, что растения с более низким суммарным сопротивлением диффузии CO_2 обладают более высокой радиацией приспособления.

Если иметь в виду, что $\bar{\Pi}$ понижается от верхних ярусов к нижним, то, согласно соотношению (2.96), следует ожидать, что это сопряжено с увеличением суммарного сопротивления диффузии CO_2 и с соответствующими изменениями в анатомическом строении листьев по ярусам.

Так как распределением ФАР в РП зависит от ориентации листьев, то следует ожидать, что и изменения ИРП и суммарного

сопротивления диффузии CO_2 в РП с глубиной зависят от ориентации листьев в РП. Наиболее быстро убывает ФАР в РП с горизонтальными листьями. Поэтому в таких фитоценозах можно ожидать и наиболее быстрого убывания суммарного сопротивления диффузии CO_2 листьев с глубиной РП.

Другим существенным адаптивным признаком листьев растений является удельная поверхностная плотность листьев УПП. При помощи формул (2.83), (2.70) и (2.71) можно вывести выражение, которое приводит ИРП листа в соответствие с его УПП:

$$m_t = \frac{a}{\sigma_1} \frac{1 - \sqrt{\frac{\sigma_2}{\sigma_1}}}{\sqrt{\frac{\sigma_2}{\sigma_1}}} \bar{\Pi}. \quad (2.97)$$

При этом предполагается, что $m_{01} \approx m_{02} \approx 0$. Формально эта формула сходна с формулой (2.78). (Здесь нет необходимости включать τ_0 , если принять, что происходит приспособление к средней суточной интенсивности поглощенной ФАР.) Но интерпретация этих формул несколько различна. Имея в виду концепцию Шульгина [257], УПП листа, вероятно, сложилась в процессе исторической адаптации (или селекции) к существующим условиям ФАР в месте происхождения данного вида. Поэтому можно допустить, что УПП листьев является оптимальной только в условиях, близких к условиям формирования данного вида (или разведения данного сорта). В оптимальных условиях находятся листья, у которых в среднем за день $\bar{\Pi} = \Pi_0$. В этом случае $m_t = m_{t \text{ опт}}$. Листья, у которых $\bar{\Pi} > \Pi_0$ и $m_t > m_{t \text{ опт}}$ или $\bar{\Pi} < \Pi_0$ и $m_t < m_{t \text{ опт}}$, не находятся в оптимальных условиях. Первые из них имеют слишком большие затраты на дыхание, вторые — низкое плато фотосинтеза, не позволяющее эффективно использовать высокие плотности потока ФАР.

Согласно формуле (2.97), листья растений с более высокой ИРП имеют в среднем более высокую УПП — они находятся в оптимальном режиме при высоких интенсивностях ФАР. Однако нельзя говорить о строгой обратной зависимости: листья с более высокой УПП не всегда имеют более высокую ИРП. Дело в том, что УПП листьев, как правило, увеличивается до определенного значения с повышением уровня ФАР в месте произрастания, но ИРП, вероятно, не изменяется в такой степени. Это естественно, так как ИРП определяется также минимальным суммарным диффузионным сопротивлением листа, изменения которого в онтогенезе ограничены. Такое положение вытекает также из опытов Холмгрена [330]. При выращивании золотарника обыкновенного (*Solidago virgaurea*) теневого типа (из места произрастания с низким уровнем ФАР) в условиях высокого уровня ФАР УПП листьев его увеличивается, но диффузионное сопротивление листьев и мак-

симальный уровень фотосинтеза остаются неизменными. Значительное уменьшение диффузионного сопротивления, по-видимому, не осуществимо в онтогенезе. У золотарника светового типа ухудшение условий ФАР сопровождалось понижением как удельной поверхностной плотности листьев, так и сопротивления диффузии. Аналогичная тенденция к изменению удельной плотности и диффузионного сопротивления наблюдалась, по нашим измерениям [72], у подсолнечника, выращенного в условиях, где плотность потока ФАР составляла около 25% ее значения на открытом месте. Следовательно, при ухудшении условий ФАР в онтогенезе листья светового типа в определенных пределах продолжают обладать способностью к максимальной продуктивности. Является такая способность онтогенетической адаптацией или, как предполагает Шульгин [257], своеобразной рекапитуляцией, выражающейся в проявлении свойств более «древнего» порядка — при рассмотрении связи УПП и ИРП это не имеет в данном случае принципиального значения.

Признавая существование относительной целесообразности в природе, естественно ожидать, что адаптивные показатели анатомических структур, ответственные за диффузию CO_2 в лист, тесно связаны с другим анатомическим показателем — УПП листьев. Если развитие листа растения в ходе исторической адаптации шло в направлении достижения в данных условиях среды максимальной продуктивности, то естественно предполагать, что в этом же направлении шло одновременно развитие как путей диффузии CO_2 , так и всех структурных элементов листа, определяющих УПП листа [72]. Следовательно, можно предполагать существование оптимального сочетания УПП с суммарным диффузионным сопротивлением листа в условиях, близких к условиям формирования вида.

На основании выражений (2.70) и (2.58) можно написать

$$\sigma_1(m_t - m_{01}) = \frac{c_0}{r_a + r_s + r_m + r_c} \quad (2.98)$$

Это является формальным соотношением. Однако оно показывает, что листья генотипов, обладающие большей УПП, имеют меньшие значения суммарного диффузионного сопротивления.

Сохранение оптимального сочетания удельной плотности листьев с суммарным диффузионным сопротивлением листа достигнуто и путем селекции. Об этом свидетельствуют экспериментальные данные [294, 306, 425], позволяющие действительно построить зависимость (рис. 33) типа (2.98).

Резюмируя, можно сказать, что радиация приспособления — это величина, показывающая, к какому режиму ФАР приспособлен данный вид. При этом для видов растений с различными значениями средней ИРП характерны определенные различия адаптивного

характера в анатомической структуре и различный энергетический уровень процесса газообмена.

По всей вероятности, при накоплении достаточного количества данных о ИРП, УПП и диффузионных сопротивлениях листьев откроется возможность для создания экологической очереди видов по светолюбовности, связанной с анатомическими признаками листьев, а тем самым для связи морфологических эволюционных

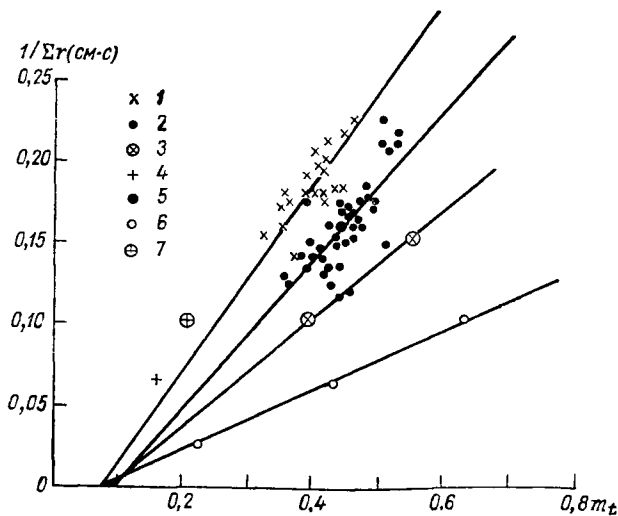


Рис. 33. Зависимость суммарной проводимости листьев для CO_2 от удельной плотности (г/дм^2) листьев [72].

1 — соя, 2 — овес, 3 — золотарник, 4 — плевел, 5 — подсолнечник, 6 — малина, 7 — фасоль; коэффициент корреляции равен 0,75 (соя) и 0,70 (овес).

признаков с количественными энергетическими показателями продуктивности.

5.9. Математическое моделирование фотосинтеза и газообмена целого фитоценоза

Математическое моделирование фотосинтеза и газообмена РП стало возможно благодаря фундаментальным работам физиологов (Бойзен-Йенсен [279], Иванов [68, 69], Ничипорович [132]), в которых выяснены общие принципы энергетики жизнедеятельности растений и РП как целостной системы. При математическом моделировании газообмена РП последний рассматривается состоящим из отдельных горизонтальных однородных слоев листьев. В первых моделях предполагается, что во всех слоях листа обладают одинаковыми функциями фотосинтеза и интенсивность дыхания постоянна для единицы площади листа [298, 390, 391, 438].

Суммарный газообмен РП определяется интегрированием функ-

ции газообмена отдельных листьев по глубине L (с учетом профиля ФАР в РП):

$$F(L_0) = \int_0^{L_0} (\Phi_L - R_L) dL. \quad (2.99)$$

Делается допущение, что профиль суммарной ФАР в РП описывается такой же формулой, какой описывается профиль прямой ФАР:

$$Q(L) = Q \exp(-KL), \quad (2.100)$$

где K — коэффициент экстинкции, зависящий от ориентации листьев.

Профиль ФАР, поглощенной в РП, рассчитывается по формуле

$$\Pi(L) = QK \exp(-KL). \quad (2.101)$$

Подставляя формулы (2.101) и (2.50) в (2.99), для газообмена всего РП в данный момент времени получаем выражение

$$F(L_0) = \frac{a}{Kb} \ln \frac{1 + bKQ}{1 + bKQ \exp(-KL_0)} - R_L L_0. \quad (2.102)$$

Формула (2.102) уточнена в работе Сазки [438] введением коэффициента пропускания листьев τ_L :

$$F(L_0) = \frac{a}{Kb} \ln \frac{1 - \tau_L + KbQ}{1 - \tau_L + KbQ \exp(-KL_0)} - R_L L_0. \quad (2.103)$$

Следует отметить, что в формуле (2.103) более обоснованно использовать вместо коэффициента пропускания τ_L сумму коэффициента пропускания и отражения листьев [204, 399]. В последнем случае будет учтено поглощение ФАР листьями.

Создание первых моделей газообмена РП явилось принципиально новым этапом в изучении фотосинтеза. Модели позволяют детально выяснить закономерности газообмена РП как целостной системы, которые отличаются от закономерностей, наблюдаемых на уровне отдельных листьев.

Дальнейшая разработка вопроса моделирования газообмена была направлена к детализации модели японской школы. В последующем изложении рассмотрим только основные моменты в детализации моделей газообмена РП. Ограничимся рассмотрением газообмена РП при оптимальных условиях температуры, увлажнения и минерального питания, т. е. когда основным воздействующим фактором является ФАР.

Естественно, что первые модели несколько схематичны. Главным недостатком их является игнорирование изменения световых кривых газообмена и интенсивности дыхания по ярусам в РП, выражающего адаптацию функций фотосинтеза и дыхания растений

к условиям ФАР. Но изменение плато световых кривых фотосинтеза и интенсивности дыхания сильно сказывается на газообмене РП, даже больше, чем различия в ориентации листьев. Предпринятые попытки учесть изменение функции фотосинтеза и дыхания по ярусам в РП основаны на эмпирической обработке экспериментальных данных [176, 177, 333, 384, 465, 496]. Например, в работе Хори и Удагавы [333] экспериментально исследована зависимость плато световой кривой фотосинтеза листьев подсолнечника $\Phi_{\text{макс}}$ от глубины L в РП. Оказывается, что профили $\Phi_{\text{макс}}(L)$ нелинейны и меняются в течение вегетационного периода. При моделировании газообмена РП в целом авторы воспользовались функцией фотосинтеза типа (2.50), причем $\Phi_{\text{макс}}(L)$ аппроксимировалась формулой [333]

$$\Phi_{\text{макс}}(L) = -\gamma_a(L - L_M)^2 + \Phi_M(L_M), \quad (2.104)$$

где $\Phi_M(L_M)$ — максимальное значение $\Phi_{\text{макс}}$ в РП, L_M — глубина в РП, на которой наблюдается $\Phi_M(L_M)$, γ_a — коэффициент, зависящий от возраста листьев.

При решении данной проблемы мы исходили из концепции максимальной продуктивности [206, 216, 220, 462]. Решением вариационной задачи находились оптимальные значения плато световой кривой фотосинтеза и интенсивности дыхания в РП в зависимости от L . Последние даны формулами (2.83) и (2.84). Рассматривались три основных варианта РП, различающихся по адаптированности к режиму ФАР: 1) для всех листьев характерна постоянная ИРП; 2) листья адаптированы к среднему суточному режиму ФАР по ярусам, причем ИРП убывает согласно профилю ФАР в РП; 3) все листья мгновенно приспосабливаются к режиму ФАР. В этом случае ИРП всегда равна поглощенной листом ФАР.

Рассматриваемые модели отличаются по учету дыхания. В модели де Вита и в некоторых других моделях дыхание считается пропорциональным интенсивности фотосинтеза [390, 496]. В нашей модели [220, 462] и в модели Хори и Удагавы [333] для учета взаимосвязи фотосинтеза и дыхания вводятся так называемые коэффициенты затрат на дыхание, рассчитываемые по формулам (2.66) и (2.69).

Наиболее детально, с использованием формулы Мак Крии (2.68), учитывается дыхание в модели Карри и Чена [295, 296]. При расчете урожая ячменя дыхание листьев учитывалось нами с помощью формулы (2.66), а дыхание других органов растения считалось пропорциональным их сухой фитомассе [218].

Газообмен РП в целом определяется численным интегрированием выражения (2.99). Выражение газообмена в некоторых случаях интегрируется аналитически, в частности если ФАР ослабляется по экспоненциальному закону и если световые кривые фотосинтеза не меняются по глубине L в РП.

Поскольку функция фотосинтеза нелинейно зависит от интенсивности ФАР, в работе де Вита был проведен расчет газообмена отдельно для листьев, находящихся в ярких пятнах, и для листьев, расположенных в затененных областях [496]. Такая же методика определения газообмена РП в целом использовалась в некоторых других работах [176, 177, 310, 333]. Рассмотрим этот вопрос на примере работы Росса и Бихеле [176].

Прежде всего определяется доля площади ярких пятен на глубине L :

$$\alpha_S(L) = \exp[-LG_L(\mathbf{r}_\odot) \operatorname{cosec} h_\odot], \quad (2.105)$$

причем $G_L(\mathbf{r}_\odot)$ задается формулой (2.16). Доля затененных пятен будет $1 - \alpha_S(L)$. Фотосинтез листьев $\Phi_S^\odot$, находящихся на глубине L в слое единичной толщины и расположенных в ярком пятне единичной площади, равен

$$\Phi_S^\odot = \frac{1}{2\pi} \int_{2\pi} g_L(\mathbf{r}_L) \Phi_L^\odot(\mathbf{r}_L) d\Omega, \quad (2.106)$$

где, согласно (2.54),

$$\Phi_L^\odot = \frac{1}{\frac{1}{\Phi_p} + \frac{1}{a_1 c_0} + \frac{1}{a \Pi_\odot}},$$

а $g_L(\mathbf{r}_L)$ определяется формулой (2.6).

Аналогично для затененных областей

$$\Phi_S^n = \frac{1}{2\pi} \int_{2\pi} g_L(\mathbf{r}_L) \Phi_L^n(\mathbf{r}_L) d\Omega, \quad (2.107)$$

где Φ_L^n определяется по (2.54).

Фотосинтез единичного слоя будет

$$\Phi_S(L) = \alpha_S \Phi_S^\odot + (1 - \alpha_S) \Phi_S^n. \quad (2.108)$$

Таким образом, влияние ориентации листьев на газообмен РП выражается через функции $g_L(\mathbf{r}_L)$ и $G_L(\mathbf{r}_\odot)$, задаваемые формулами (2.6) и (2.16).

В работе Карри и Чена [296] в функцию фотосинтеза включена формула Монтиса [397], описывающая пропускание ФАР в РП. Фотосинтез фитоненноза в целом дается формулой

$$\Phi(L_0) = \left\{ \left[\sum_{i=0}^{n-1} \frac{\Phi_{\max}}{c_0} + \frac{a}{Q(1-s) [s + (1-s)\tau_L]^i} \right]^{-1} + \left[\frac{\Phi_{\max}}{c_0} + \frac{a}{Q(1-s) [s + (1-s)\tau_L]^n} \right]^{-1} n_1 \right\} f(T), \quad (2.109)$$

где $L_0 = n + n_1$ (n — число рассматриваемых единичных слоев РП, n_1 — величина остаточного слоя), s — доля падающей ФАР, пропускаемая слоем без взаимодействия с фитоэлементами (в случае кукурузы $s = 0,5$), $f(T)$ — функция, характеризующая влияние температуры на фотосинтез. В работе Карри и Чена [296] функция дыхания Мак Крии модифицирована:

$$R_c = c'_1 M + c'_2 \frac{dM}{dt}, \quad (2.110)$$

где c'_1 — коэффициент затрат дыхания на поддержание структур ($\text{г CH}_2\text{O}/(\text{г} \cdot \text{ч})$), c'_2 — коэффициент затрат на конструктивное дыхание ($\text{г CH}_2\text{O}/\text{г}$), dM/dt — прирост сухой фитомассы ($\text{г}/\text{ч}$).

Поскольку

$$\frac{dM}{dt} = \Phi_c(L_0) - R_c(L_0), \quad (2.111)$$

то подставлением (2.110) в (2.111) получаем

$$\frac{dM}{dt} = \Phi_c(L_0) - [c'_1 M + c'_2 \frac{dM}{dt}] \quad (2.112)$$

или

$$\frac{dM}{dt} = \frac{1}{1 + c'_2} \Phi_c(L_0) - \frac{c'_1}{1 + c'_2} M. \quad (2.113)$$

Рассматривая коэффициенты затрат отдельно для листьев и остальных органов, а также изменение этих коэффициентов в связи со старением органов и учитывая (2.68) и (2.113), получаем

$$\begin{aligned} \frac{dM}{dt} = \frac{1}{1 + c'_2} \Phi_c(L_0) - \left[\frac{c'_1 f(c'_1)}{1 + c'_2} m_1 + \right. \\ \left. + \frac{c'_{1s} f(c'_{1s})}{1 + c'_2} (m_2 + m_3 + m_4) \right] Q_{10}^{\frac{T-10}{10}}, \end{aligned} \quad (2.114)$$

где $f(c'_1)$ — функция, учитывающая изменения коэффициента затрат на дыхание листьев в онтогенезе, $f(c'_{1s})$ — функция, учитывающая изменение коэффициента затрат на дыхание стеблей, корней и репродуктивных органов.

В работах Будыко и Гандина [35—37] предложена математическая модель газообмена РП, которая, кроме функции фотосинтеза, включает уравнение турбулентного обмена CO_2 в РП

$$F_a = -\rho k \frac{dc_0}{dz}, \quad (2.115)$$

где F_a — поток CO_2 , ρ — плотность воздуха, k — коэффициент тур-

булентности, dc_0/dz — вертикальный градиент объемной концентрации CO_2 .

Параллельно с математическим моделированием газообмена РП, которое основывается на переходе от фотосинтеза и дыхания отдельных листьев к газообмену горизонтально однородного РП, получили развитие так называемые аэродинамические методы, основывающиеся на определении вертикальных потоков углекислого газа и профиля CO_2 в системе почва—растение—приземной слой воздуха [30, 45, 46, 226, 340, 341, 342, 370, 371, 395, 466, 467]. В основе этого метода лежит уравнение баланса потоков углекислого газа в системе почва—растение—атмосферный воздух [46]

$$F_a = F_{\pi} + R_{\pi} - \Phi(L_0), \quad (2.116)$$

где F_a — поток CO_2 в атмосфере, F_{π} — поток CO_2 из почвы, R_{π} — дыхание надземных органов растений, $\Phi(L_0)$ — CO_2 , поглощенный в РП в процессе фотосинтеза.

Отсюда видно, что для нахождения газообмена РП $F(L_0) = \Phi(L_0) - R_{\pi}$ необходимо определить атмосферный и почвенный потоки CO_2 . С другой стороны, вертикальный поток CO_2 в приземном слое воздуха, как и потоки любой субстанции, определяется уравнением (2.115). Определение атмосферного потока CO_2 предполагает установление профилей концентрации CO_2 и коэффициента турбулентности $k(z)$ в РП. Для определения коэффициента турбулентности чаще всего используют метод теплового баланса, который дает следующую формулу для расчета $k(z)$ (см., например, [159, 226]):

$$k(z) = \frac{R(z) - B}{\rho_p \left(\frac{dT}{dz} + 1,56 \frac{de}{dz} \right)}, \quad (2.117)$$

где $R(z)$ — радиационный баланс на уровне z в РП, B — тепловой поток в почву, dT/dz и de/dz — производные от температуры и абсолютной влажности воздуха по высоте на том же уровне, ρ — плотность воздуха, c_p — удельная теплоемкость воздуха при постоянном давлении.

Почвенный поток CO_2 определяется специальными измерениями [45]. Перспективным является также определение $k(z)$ по пульсации вертикальной компоненты скорости ветра [342, 466], для измерения которой используются термоанемометры.

В работе Будаговского и Карпушкина была поставлена несколько иная задача, которая заключается в определении газообмена отдельных слоев РП [30]. Для решения этой задачи экспериментально определялись профили концентрации CO_2 в РП. На основании dc_0/dz и профиля $k(z)$ вычисляли осредненный вертикальный поток CO_2 в РП $F_a(z/z_0)$ в зависимости от безразмерной

высоты z/z_0 (z_0 — высота посева, рис. 34). Очевидно, что величина $\frac{dF_a}{dz} \delta z$ должна быть равна интенсивности газообмена любого слоя РП толщиной δz (рис. 34). На уровне, где $dF_a/dz = 0$, должен находиться компенсационный пункт. В данном случае (рис. 34) он находится на высоте $z/z_0 = 0,27$. Интересно отметить, что при этом поток $F_a \leq 0$ уже начиная с $z/z_0 = 0,46$ (если поток

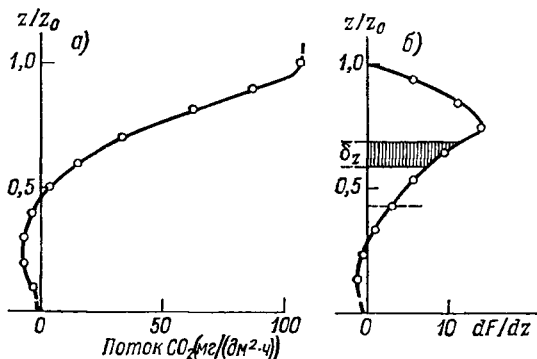


Рис. 34. Вертикальное распределение потока CO_2 (а) и его изменение в посеве (б) по высоте [30].

CO_2 , идущий сверху, считать положительным). Значит, положительный газообмен в слое между высотами $z/z_0 = 0,46$ и $0,27$ обусловлен притоком CO_2 , возникающего в результате дыхания почвы и фитомассы, расположенной ниже уровня $z/z_0 = 0,27$.

Достоинство аэродинамического метода определения газообмена состоит в том, что он является не только методом измерения газообмена РП, не нарушающим естественного хода этого процесса, но и методом его анализа. Этот метод дает хорошие результаты в условиях безоблачной погоды и при небольших скоростях ветра [30, 226]. При больших скоростях ветра концентрации CO_2 выравниваются, в результате чего точность метода снижается.

Предполагается, что путем комбинации аэродинамического метода с моделью ослабления ФАР в РП можно разработать более совершенную модель газообмена РП [226].

Для моделирования суточного газообмена $F_c(L_0)$ газообмен посева в данный момент интегрируется по времени:

$$F_c(L_0) = \int_0^{t_0} F(L_0, t) dt. \quad (2.118)$$

При этом необходимо задать функцию дневного хода падающей ФАР или провести расчеты на основании измеренных данных ФАР.

Например, в наших работах [216, 218] используется формула Берлянд (1.4) с включением коэффициентов перехода на ФАР.

Использование моделей для расчета газообмена РП оправдывает себя в условиях, где водный режим и минеральное питание растений оптимальны. Об этом свидетельствуют сравнительные данные, приведенные в ряде работ [216, 310, 333, 446].

5.10. Необходимые предпосылки для математического моделирования структур и продуктивности естественных фитоценозов

Основой формирования растительного сообщества является продукционный процесс растений. В настоящее время мы не располагаем достаточно полной моделью продукционного процесса естественных фитоценозов. Для создания такой модели необходимы соответствующие предпосылки.

Ввиду сложности задачи на первом этапе целесообразно создать модель фитоценоза, состоящего только из двух видовых популяций. Однако даже в упрощенном варианте при расчете прироста биомассы отдельных видовых популяций по органам приходится решать систему уравнений роста. Решения системы уравнений роста для каждого момента времени являются начальными условиями для расчета прироста на следующем шаге решения этой системы, а также служат исходными данными при расчете показателей среды. При этом в гидрометеорологическом блоке следует иметь в виду, что среда для той или иной видовой популяции в значительной степени создается и трансформируется соседними видовыми популяциями.

В первую очередь следует учитывать закономерности изменения и распределения таких ресурсов среды, которые лимитированы и на усвоение которых возникает конкуренция. Таковыми являются радиация, вода и элементы минерального питания. Наибольшие контрасты в пределах фитоценоза (иногда стократные) наблюдаются в количестве ФАР. Элементарная модель распределения ФАР между видовыми популяциями в фитоценозе, состоящем из двух видов, с учетом взаимного затенения их листьев создана автором [212]. Однако эта модель не учитывает изменения плотностных соотношений видовых популяций в горизонтальном направлении, а учитывает лишь различия в росте листовой поверхности по вертикали.

Построение модели сложного сообщества предполагает изучение распределения ассимилирующей площади и фитомассы модельных растений (деревьев, кустов и т. д.), с тем чтобы на базе полученных результатов и определений плотностных соотношений реконструировать расчетным путем распределение факторов внешней

среды, в частности режима радиации, в каждой точке фитоценоза. Попытки описать радиационный режим горизонтально и вертикально неоднородного лесного фитоценоза посредством полусферических фотографий, картографирования участка и изучения модельных деревьев предприняты в Институте астрофизики и физики атмосферы АН ЭССР. Результаты являются весьма обнадеживающими [131].

При детализации фотосинтетического блока модели необходимо учитывать следующее: удастся или не удастся видовой популяции в том или ином фитоценозе совершить все этапы роста и развития — это зависит от того, насколько условия внешней среды соответствуют ее индивидуальным потребностям. При моделировании фотосинтетического блока особое значение приобретает вопрос об определении и учете индивидуальных оптимумов основных параметров фотосинтеза и дыхания отдельных видов, их адаптивных диапазонов по всем основным факторам внешней среды [52].

Возникает необходимость в составлении экологических очередей растений по интенсивности фотосинтеза, дыхания, радиации приспособления и по другим экологическим параметрам. Как видно из табл. 12, высокой фотосинтетической активностью отличаются растения с C_4 -циклом, такие, как сорго, кукуруза, сахарный тростник, а также некоторые тропические травы. Различия существенны и в температурном оптимуме фотосинтеза [402].

Особенно большие трудности возникают при моделировании ростового блока, в частности функций роста. У многолетних рас-

Таблица 12

Максимальная интенсивность фотосинтеза при насыщающей интенсивности радиации [441] и радиация приспособления [216] при оптимальном температурном и водном режимах и нормальной концентрации CO_2

Растения	Максимальная интенсивность фотосинтеза ($mg\ CO_2/(dm^2 \cdot ч)$)	Радиация приспособления (кал/($cm^2 \cdot мин$))
Травянистые:		
культурные растения с циклом		
Кальвина	20—35	0,025—0,05
растения с C_4 -циклом	30—70	0,05—0,10
травы светолюбивые	15—60	0,025—0,08
травы тенелюбивые	4—16	0,01—0,025
суккуленты	4—12	0,01—0,02
Древесные:		
широколиственные	10—25	0,02—0,04
вечнозеленые	10—16	0,01—0,03
вересковые и жестколиственные		
полупустынные кустарники	4—12	0,01—0,02
хвойные	4—12	0,01—0,02

тений наблюдаются большие фазовые сдвиги между созданием ассимилятов и их использованием. Учет этого обстоятельства при моделировании функций роста предполагает дополнительное исследование механизма этого явления. Чаще всего функции роста варьируют в результате фотоморфогенетических процессов.

Значительные трудности представляет моделирование функции роста корней, так как имеется большое разнообразие в биомассе корней и в определяющих ее факторах. У сельскохозяйственных культур доля корней в общей биомассе составляет лишь 15—25% [123, 229, 269] в арктических тундрах, в степных и луговых сообществах — около 70—90% [162, 224], в дубраве — около 30—40% [229]. Отношение подземной биомассы к надземной больше при низком водном потенциале почвы [118, 389], при низком уровне минерального питания [402], в условиях интенсивного потребления надземной биомассы животными [402]. Большое разнообразие в биомассе корневой системы заставляет при моделировании их ростовых функций изыскивать упрощенный подход. Одна из возможностей заключается в оптимизации отношения надземной биомассы к подземной для разных условий согласно концепции максимальной продуктивности. Относительно водного режима такая попытка сделана Молдау [389].

Включение функции размножения и воздействующих на нее внешних и внутренних факторов в комплексную модель продуктивности фотосинтеза предполагает создание соответствующих частных моделей.

6. Математическое моделирование ростового блока

6.1. Эмпирические и полуэмпирические уравнения роста

Попытки описать рост отдельных органов растения, целого растения или всего РП при помощи математических формул предприняты многими исследователями. Однако не всегда ясно, что понимается под ростом — либо изменение геометрических размеров исследуемого объекта, либо изменение его сухой фитомассы. Эти величины, как отмечает Росс, отнюдь не идентичны [171]. При неизменных геометрических размерах объекта может иметь место изменение его сухой фитомассы, т. е. может происходить его количественный рост.

При исследованиях продуктивности РП наиболее обоснованно использовать в качестве характеристики количественного роста сухую фитомассу M объекта как функцию времени t . Для описания

роста сухой фитомассы растения в 20-е годы Блэкманом и Фишером (цит. по [478]) была предложена формула

$$w = \frac{1}{M} \frac{dM}{dt}, \quad (2.119)$$

где w — скорость относительного роста (Relative growth rate—RGR). Интегрирование формулы (2.119) дает экспоненциальный закон роста в виде

$$M = M_0 \exp(wt), \quad (2.120)$$

где M_0 — количество сухой фитомассы в момент $t = 0$.

Согласно формуле Блэкмана, прирост фитомассы dM/dt в начальный момент равен wM_0 , в дальнейшем он увеличивается бесконечно в соответствии с формулой

$$\frac{dM}{dt} = wM_0 \exp(wt). \quad (2.121)$$

Таким образом, формула Блэкмана описывает рост только в начальный период вегетации. Кроме того, значения w при равной dM/dt будет меньше у тех видов, у которых нефотосинтезирующих органов больше.

Грегори (цит. по [478]) предложил рассчитывать прирост на единицу листовой поверхности по формуле

$$E = \frac{1}{L_0} \frac{dM}{dt}, \quad (2.122)$$

где L_0 — суммарная площадь листьев. Эта величина была им названа нетто-ассимиляцией (Net assimilation rate—NAR).

Очевидно, что w и E связаны между собой выражением

$$w = \frac{EL_0}{M}. \quad (2.123)$$

Грегори (цит. по [478]) в 1926 г. показал, что если рост экспоненциален, то

$$E = \frac{(M_2 - M_1) (\ln L_{02} - \ln L_{01})}{(t_2 - t_1) (L_{02} - L_{01})}, \quad (2.124)$$

где L_{01} и L_{02} — суммарная площадь листьев в моменты t_1 и t_2 , а M_2 и M_1 — соответствующая сухая фитомасса растения. Это уравнение дает хорошие результаты для расчета E при линейной зависимости между L_0 и M в интервале $t_2 - t_1$ [487]. В таком случае можно записать

$$E = \frac{M_2 - M_1}{\frac{L_{01} + L_{02}}{2} (t_2 - t_1)}. \quad (2.125)$$

Эта величина и названа Ничипоровичем [132] чистой продуктивностью.

Чистая продуктивность является характеристикой фотосинтетической активности листовой поверхности. Однако эта величина — не однозначный показатель фотосинтетической активности растения по ряду причин: 1) она меняется при постоянном уровне фотосинтеза в зависимости от дыхания; 2) она меняется также тогда, когда фотосинтез и дыхание на единицу поверхности растения стабильны, а изменяется лишь отношение сухой фитомассы растения к его листовой поверхности; 3) при густом РП общая площадь листьев не характеризует фактической ассимилирующей листовой поверхности; 4) если фотосинтезируют и стебли растений, то чистая продуктивность, рассчитанная как прирост сухой фитомассы всего растения на единицу листовой поверхности, будет завышена.

Эмпирические уравнения роста предложены и в ряде других работ, обзор которых дан в исследовании Росса [171]. Значение этих уравнений в основном заключается в возможности аппроксимировать рост фитомассы растений математическим выражением. Но они не позволяют раскрыть и проанализировать сущность роста растения.

6.2. Уравнение Иванова

Принципиально новое балансовое уравнение, связывающее фотосинтез и дыхание с накоплением общей сухой фитомассы, предложено Ивановым¹ [68, 69]:

$$M + m = fPT - aP_1T_1, \quad (2.126)$$

где M — сухой вес всего растения за учитываемый период, m — вес опавших за это время частей, f — интенсивность фотосинтеза, P — рабочая поверхность или масса, T — рабочее время, a — интенсивность дыхания, P_1 — дышащая масса, T_1 — время дыхания.

Уравнение Иванова показывает, что урожай определяется балансом фотосинтеза и дыхания, т. е. газообменом. Кроме того, это уравнение учитывает роль ассимилирующей поверхности и продолжительности ее работы в накоплении урожая. Таким образом, уравнение Иванова явилось основой возникновения нового этапа в количественном описании роста растений.

6.3. Уравнение Давидсона и Филипа

Физиологически обоснованное уравнение роста предложено Давидсоном и Филипом

$$\frac{dM}{dt} = \varepsilon (\bar{\Phi} - \bar{R}), \quad (2.127)$$

¹ В уравнении Иванова сохранены обозначения автора, которые отличаются от используемых в данной книге обозначений.

где ε — коэффициент пропорциональности, $\bar{\Phi}$ — суммарный фотосинтез растения, $\bar{R}$ — суммарное дыхание растения.

Это уравнение в принципе мало отличается от уравнения Иванова, но оно представлено математически в более общем виде. Уравнение Давидсона и Филипа модифицировано в работе Будоговского, Ничипоровича и Росса [31]. Эти авторы выражают величину M в единицах массы и величины $\bar{F} = \bar{\Phi} - \bar{R}$ — в единицах массы усвоенного количества CO_2 в единицу времени на единицу площади посева. В работе [31] дается уравнение для роста относительной площади листьев в РП

$$\frac{dL}{dt} = \bar{\varepsilon} F(L_0), \quad (2.128)$$

причем

$$\bar{\varepsilon} = \varepsilon_1 \varepsilon_2 \varepsilon_3 / m_t,$$

где ε_1 — коэффициент перехода от массы усвоенной двуокиси углерода к сухой фитомассе, ε_2 — доля сухой фитомассы надземных органов от всей сухой фитомассы растения, ε_3 — доля фитомассы листьев от всей надземной фитомассы, m_t — УПП листьев. Если первичными продуктами фотосинтеза являются углеводы, то $\varepsilon_1 = 0,67$ (г сухой массы/г CO_2) (при более точном расчете следовало бы осуществить переход от разности в интенсивности фотосинтеза и дыхания к сухой фитомассе с помощью различных коэффициентов перехода для фотосинтеза и дыхания [23]).

6.4. Уравнение Росса

Существенный шаг вперед в дальнейшем развитии математического описания роста сделан Россом [169, 171]. Им предложена система дифференциальных уравнений для описания роста по органам растения:

$$\frac{dm_j}{dt} = \varepsilon_\Phi \sum_{i=1}^4 A_{ij} \bar{\Phi}_{ci} - \varepsilon_R \bar{R}_{cj} - V_j + M \sum_{i=1}^4 B_{ij}, \quad (2.129)$$

где i и j обозначают органы растения: $i = 1$ — листья, $i = 2$ — стебли, стволы, $i = 3$ — корни, $i = 4$ — репродуктивные органы; m_j — сухой вес органа j , ε_Φ — коэффициент эффективности фотосинтеза (г сухой массы/г CO_2), ε_R — коэффициент эффективности дыхания, $\bar{\Phi}_{ci}$ — суммарный фотосинтез органа за день, $\bar{R}_{cj}$ — суммарное дыхание органа j за сутки, V_j — потери сухой фитомассы за день вследствие опада, $M = \sum_{j=1}^4 m_j$ — суммарный сухой вес рас-

тения, A_{ij} — доля созданных за сутки в i -том органе растения «свежих» ассимилятов, оттекаемых в течение суток в j -тый орган, B_{ij} — обмен «старых» ассимилятов в граммах за сутки между i -тым и j -тым органами, отнесенный к 1 г сухой фитомассы целого растения; A_{ij} и B_{ij} представляются в виде «ростовых матриц». В упрощенном случае, когда основными фотосинтезирующими органами являются листья, вместо ростовых матриц для периода вегетативного роста рассматриваются функции роста — A_j , а для периода репродуктивного роста — так называемые функции притока-оттока B_j . Уравнение роста для j -того органа тогда записывается в виде

$$\frac{\Delta m_j}{\Delta t} = A_j \frac{\Delta M}{\Delta t} + MB_j. \quad (2.130)$$

В период вегетативного роста $B_j \sim 0$, и из (2.129) получаем

$$\frac{\Delta m_j}{\Delta t} = A_j \frac{\Delta M}{\Delta t}, \text{ или } \frac{\Delta m_j}{\Delta M} = A_j. \quad (2.131)$$

Отсюда становится ясным смысл функции A_j : она определяет, какая доля от прироста всего растения $\Delta M/\Delta t$ в данный момент времени приходится на прирост j -того органа. Функция роста в работе Монси и Мурата [392] называется отношением распределения ассимилятов (distribution ratio).

В течение онтогенеза развитие отдельных органов происходит по-разному, поэтому $A_j(t)$ изменяется во времени. Кроме того, $A_j(t)$ зависит от погодных условий, которые, воздействуя на $A_j(t)$, могут оказывать влияние на весь облик растения [392].

В период только репродуктивного роста $\Delta M/\Delta t \sim 0$ и из (2.130) получаем

$$\frac{\Delta m_j}{\Delta t} = MB_j, \quad (2.132)$$

откуда вытекает, что функция B_j определяет, какая доля от всей фитомассы перемещается в виде «старых», запасенных ассимилятов из других органов в j -тый орган. Если $B_j > 0$, то происходит приток ассимилятов в j -тый орган, если же $B_j < 0$, то наоборот, ассимиляты оттекают из j -того органа в другие. Таким образом, функции A_j и B_j отдельных органов растения характеризуют внутреннюю закономерности роста, раскрывают характер общего прироста по отдельным органам.

В некоторых работах [216, 218, 349] уравнение Росса несколько модифицировано. Включением в (2.130) вместо $\Delta M/\Delta t$ суточного газообмена посева в [349] получено уравнение

$$\frac{\Delta m_j}{\Delta t} = \epsilon_1 A_j(t) \left[\int_0^{t+1} \int_0^{L_0(t)} (\Phi_1 - R_1) dL d\tau - \sum_{i=2}^n \bar{R}_{c,i} \right] + MB_j, \quad (2.133)$$

где $\sum_{i=2}^n \bar{R}_j$ — суммарное за сутки дыхание всех органов, кроме листьев, t — время в сутках.

В этом уравнении значения прироста $\Delta m_j / \Delta t$ являются функциями относительной площади листьев посева $L_0(t)$. Следовательно, для определения прироста фитомассы отдельных органов растений в посевах прежде всего необходимо найти относительную площадь листьев посева в любой момент вегетационного периода. Относительная площадь листьев определяется по ее начальному значению и отдельным приростам. Прирост площади листьев посева определяется путем подстановки величины УПП листьев в уравнение (2.133)

$$\frac{\Delta L}{\Delta t} = \frac{\varepsilon_1 A_1(t)}{m_1(t)} \left[\int_t^{t+1} \int_0^{L_0(t)} (\Phi_1 - R_1) dL d\tau - \sum_{i=2}^n \bar{R}_{c_j} \right] - v_1(t), \quad (2.134)$$

где $v_1(t)$ — скорость уменьшения площади зеленых листьев, которая в некоторых случаях считается пропорциональной площади действующей листовой поверхности [44].

Уравнения (2.133) и (2.134) дают возможность вычислить сухую фитомассу отдельных органов растений в посевах в любой момент вегетационного периода, если известно изменение во времени величин Φ_1 , R_j , A_j , B_j , v_1 .

Из уравнений (2.134) видно, что одно и то же количество ассимилятов или прироста сухой фитомассы листьев может быть использовано по-разному — либо для образования листьев с малой УПП и с большими размерами листовой поверхности, либо для создания листьев, имеющих высокую УПП, но составляющих меньшую площадь в посевах. В результате, несмотря на одинаковую общую сухую массу листьев на единицу площади посева, радиационный режим и газообмен могут быть различными. При этом изменение УПП листьев заметно не сказывается на коэффициенте поглощения ФАР отдельными листьями. Влияние УПП листьев на прирост фитомассы посева проявляется и в другом аспекте [218]. Согласно формулам (2.70) и (2.71), от УПП листьев зависят функции фотосинтеза и дыхания листьев. Эти зависимости обязательно следует включить в уравнение роста листовой поверхности (2.134).

В работе Сиротенко [190] рост как многошаговый процесс оптимизируется методом динамического программирования согласно принципу максимальной продуктивности. При этом используется подход, встречающийся также в модели Пэлтриджа [421, 422]. На каждом шаге по времени приращение получает тот слой РП и корневая система того слоя почвы, которые обеспечили бы максимально возможный прирост массы свежих ассимилятов при условиях среды, имеющих место на предшествующем шаге (за прошлые сутки).

6.5. Функции роста

Для математического моделирования роста растений необходимо знать функции роста исследуемого вида, сорта или исследуемой культуры. Функции роста определяются по приростам $\Delta m_j / \Delta t$, $\Delta M / \Delta t$ и M , а A_j и B_j находят из соотношений (2.131) и (2.132):

$$A_j(t) = \frac{\Delta m_j}{\Delta M}; \quad B_j(t) = \frac{\Delta m_j}{\Delta t} \frac{1}{M}.$$

Прирост сухой фитомассы значительно зависит от метеорологических условий. Хотя и функции роста в некоторой степени зависят от факторов внешней среды, в частности в первых фазах развития [122], они прежде всего свойственны данному генотипу, характеризуют вид или сорт. Поэтому иногда их оправданно называют «паспортными» данными вида или сорта.

Ростовые функции экспериментально определены В. Россом [165] и Мяги и Россом [123] для посева кукурузы, ячменя, подсолнечника и гибридной брюквы. Они показывают, как происходит рост отдельных органов растения, когда начинается и когда кончается рост того или иного органа, когда относительный прирост органа является максимальным и т. д.

Ячмень сорта Домен, например, характеризуется функцией вегетативного роста листьев (рис. 35), которая в начале вегетационного периода сравнительно быстро достигает максимума, а затем в течение 20 дней снижается до нуля — рост листьев прекращается. Часть «старых» ассимилятов из листьев оттекает в колосья, которые характеризуются функциями B_1 и B_3 (рис. 35). В то время как рост листьев прекращается, рост стеблей максимален, начинается также быстрое повышение функции роста колосьев.

Построенные по данным Камеля [350] функции роста ячменя сорта Гейне 4804 (рис. 35) несколько отличаются от функций роста сорта Домен, в частности по продолжительности роста колосьев. Данные Камеля позволяют также заключить, что функции роста отдельных органов мало зависят от нормы высева. Они существенно изменяются в условиях ослабленного света при светкультуре, причем деформация их зависит от степени снижения освещенности.

Рассмотрение функций роста отдельных органов кукурузы сорта Вир 338 в условиях Таджикистана [165] при орошении показывает (рис. 36), что в начале вегетационного периода функции роста листьев кукурузы ниже, чем функции роста листьев ячменя, но прирост листьев кукурузы по сравнению с листьями ячменя продолжается дольше. Несмотря на орошение, функции роста корней кукурузы превышают функции роста листьев. Функция роста початков более выпрямлена по сравнению с функцией роста колосьев у ячменя.

Функции роста кукурузы Буковинский 3 в условиях Эстонии существенно отличаются от функций роста сорта ВИР 338 в Таджикистане. Кукуруза является исключительно тепло- и светолюбивым растением, относящимся к группе короткодневных или нейтральных растений. Для сортов кукурузы южного происхождения режим ФАР и низкие температуры в северных районах не являются оптимальными. Посевы загущаются, а наступление заморозков уже в начале сентября препятствует созреванию початков.

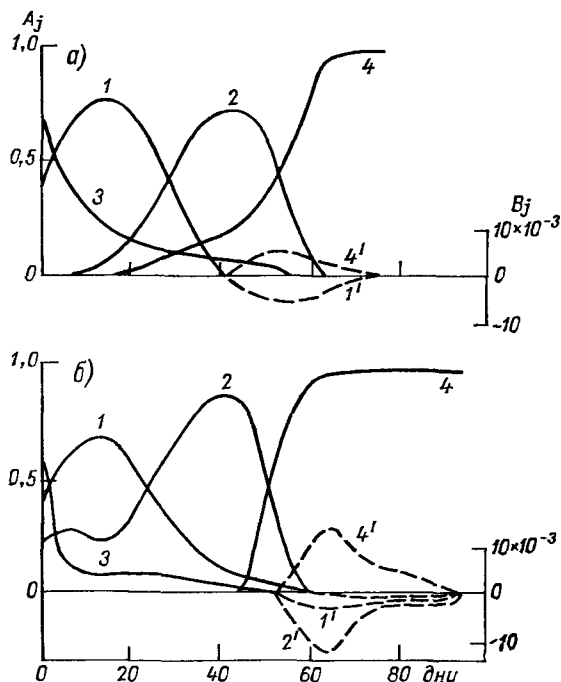


Рис. 35. Функции роста отдельных органов картофеля.

а — сорт Домен [123], б — сорт Гейне 4804 [218], A_j — функции роста j -того органа, B_j — функции, характеризующие перераспределение ассимилятов по органам, $j=1$ — листья, $j=2$ — стебли, $j=3$ — корни, $j=4$ — репродуктивные органы, $j=1', 2', 3', 4'$ — кривые B_j .

Функции роста подсолнечника (рис. 37) в общем сходны с функциями роста кукурузы. Основным различием является то, что период роста листьев подсолнечника короче и рост репродуктивных органов начинается на 20—25 дней раньше, чем у кукурузы.

Функции роста корнеплодных культур существенно отличаются от функций роста зерновых. У гибридной брюквы в первые 40 дней роста 75% синтезированных продуктов остается в листьях. В течение следующих 35—40 дней основная масса ассимилятов направляется в корнеплод, но потребление ассимилятов листьями продолжается до конца вегетационного периода (рис. 37). Роль функций роста остальных органов — черешков и головок — является второстепенной.

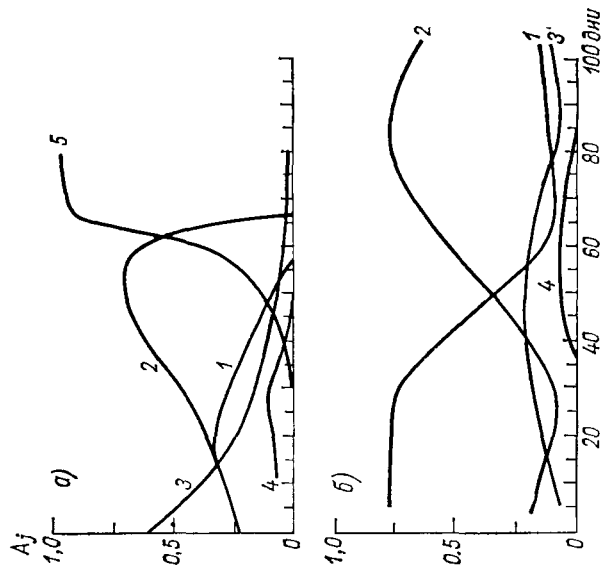


Рис. 37. Функции роста подсолнечника и гибридной бромелеей.

а — подсолнечник: 1 — листья, 2 — стебель, 3 — корни, 4 — черешки, 5 — корзинки, 6 — гибридная бромелеей. 1 — листья, 2 — корзинки, 3 — черешки, 4 — головка.

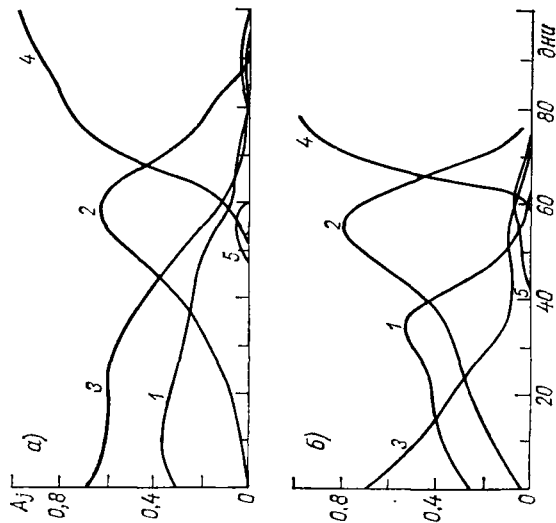


Рис. 36. Функции роста кукурузы.

а — ВИР 338 (Таджикистан), б — Буковинский 3 (Эстония), 1 — листья, 2 — стебель, 3 — корни, 4 — початки, 5 — метелки.

Функции роста одного и того же сорта в отдельные годы могут быть в большей или меньшей степени смещены относительно друг друга в зависимости от температуры и других факторов. Поэтому иногда целесообразно заменить ось времени нарастающей суммой эффективных температур [44] или так называемыми тепловыми единицами [296]. Нарастание эффективных температур лучше увязывается с фазами развития и изменениями функций роста. При сопоставлении функций роста растений в некоторых случаях оправдано их представление в шкале относительного времени [44]. При этом в качестве единицы времени используется продолжительность вегетационного периода или его отдельных подпериодов.

Использованная в описанных работах зависимость функций роста от температуры воздуха представляет собой чисто эмпирическую связь, отражающую известный факт снижения скорости роста и развития при низких температурах. Применение эмпирического подхода требует экспериментального установления зависимости функций роста от метеорологических факторов для данной культуры или данного сорта. Это кропотливая, но неизбежная работа, которую придется провести в различных почвенно-климатических условиях. Одновременно все же следует попытаться найти более общие и менее трудоемкие подходы.

Первая попытка создать теоретическую модель, которая описывала бы зависимость функций роста отдельных органов растения от условий среды, предпринята Молдау [118]. При этом автор исходит из концепции максимальной продуктивности [206, 216, 220], которая оправдала себя при обосновании адаптации растений к ФАР [216] и водному режиму [117, 160, 389]. Полученные Молдау результаты свидетельствуют о том, что в зависимости от условий среды максимальная продуктивность растений может быть обеспечена различными функциями роста. Предложенная Молдау математическая модель качественно правильно описывает некоторые наблюдаемые в природе тенденции, прежде всего тенденцию к увеличению доли корней в биомассе растения при дефиците воды и тенденцию к ускоренному развитию в стрессовых условиях. Выяснилось также, что функция роста корней может быть уменьшена, если растение вырабатывает более тонкие корни и более толстые листья. Полученные результаты являются косвенным подтверждением правильности концепции максимальной продуктивности. Однако использовать математическую модель Молдау для расчета функций роста можно будет только тогда, когда будут учтены меняющиеся условия среды.

Урожай весьма чувствителен к изменению функций роста растений. Поэтому изучение последних у отдельных культур и сортов как экспериментальными, так и теоретическими методами в разных географических зонах и в разных агрометеорологических условиях является одной из важнейших предпосылок выяснения и обеспече-

ния оптимального соответствия условий внешней среды потребностям отдельных культур и сортов. Изучение функций роста является и необходимой предпосылкой широкого использования метода математического моделирования при решении вопроса оптимизации фотосинтетической деятельности и программирования урожая посевов сельскохозяйственных культур.

6.6. Начальный период роста

Исключительно важными в формировании конечного урожая растения являются периоды роста от сева до появления всходов и от всходов до начала самостоятельного существования растения, когда кончается запасенное в зерне вещество. У ячменя это происходит примерно на 9—10-й день после появления всходов, когда 2-й лист закончил свой рост, а 3-й появился из листового влагалища последнего [122]. До этого рост происходит за счет притока органических веществ, запасенных в семенах. В результате дыхания и роста органов растения масса семян быстро убывает. На основании количественных показателей этого периода следует определить начальные условия для использования уравнения роста. Такими показателями являются сухая фитомасса растения и площадь листьев в начале самостоятельного существования растения.

Один из возможных путей определения начальных условий использован в наших работах [218, 349]. Прежде всего необходимо связать начальную сухую массу проростков на 1 м² посева с количеством всхожих семян на 1 м². Для этого напишем соотношение

$$G_0 = NG_0^*, \quad (2.135)$$

где G_0 — начальная масса проростков на 1 м², N — количество всхожих растений на 1 м², G_0^* — сухая масса одного растения.

Приближенный переход к начальной площади листьев на 1 м² посева осуществляется отношением

$$L_0 = G_0 A / m_t, \quad (2.136)$$

где L_0 — площадь листьев в начале самостоятельного существования растения, A — доля сухой фитомассы листьев от всей фитомассы проростка, m_t — УПП листьев проростка.

Значение УПП в начальный период роста, вероятно, несколько ниже, чем у сформировавшихся листьев. Определение A не представляет принципиальных трудностей.

Отсутствие детальных количественных исследований начального периода роста проростков разных культур является серьезным препятствием широкому использованию уравнений для количественного анализа роста растений.

6.7. Модель роста растений по де Виту

В 1965 г. де Вит [496] предложил математическую модель расчета газообмена фитоценозов, в которой учитываются геометрическая структура РП, режим ФАР, температура и концентрация CO_2 в воздухе.

Позднее вышли работы де Вита и его сотрудников [497, 498], в которых предложена программа расчета роста растений в посевах при помощи ЭВМ (ELCROS).

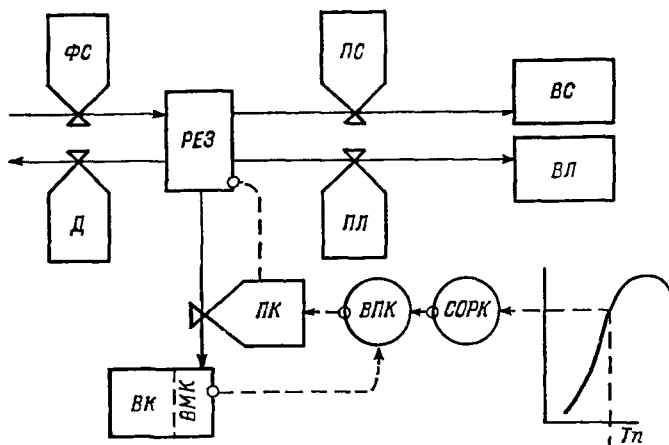


Рис. 38. Схема центральной части программы ELCROS [497].

В основе предложенной программы лежит концепция, согласно которой в процессе фотосинтеза (ФС) создаются резервы углеводов (РЕЗ) (рис. 38). Резервы используются для дыхания (Д), прироста корней (ПК), листьев (ПЛ) и стеблей (ПС).

В процессе роста резервы превращаются в структурный вес корней (ВК), листьев (ВЛ) и стеблей (ВС). Последние не могут быть использованы как резервы.

Возможный прирост корней (ВПК), согласно этой схеме, рассчитывается умножением скорости относительного роста корней (СОРК) на вес корней, которые являются достаточно молодыми и способными для роста (ВМК). При этом СОРК определяется по графику, который характеризует зависимость СОРК данной культуры от температуры почвы [497].

Программа ELCROS позволяет учитывать разные физиологические аспекты при расчете роста остальных органов. В первую очередь рассчитывается прирост сухой фитомассы структурных тканей как разность созданной сухой массы и затраченных резервов.

При этом рост тканей определяется потоком резервов в растущие части растения. Величина этого потока зависит от способного к росту количества ткани, от скорости относительного роста и от доступности необходимых для роста субстратов. Рост экспоненциален, если растения обеспечены необходимыми субстратами роста.

Количество тканей у листьев, способных к росту, оценивается по кривым роста в длину, сухой массы или площади отдельных листьев. Например, у кукурузы только 3—4 самых последних листа растут. При температуре около 20°C в среднем через каждые 2, 3 дня появляется новый лист. Следовательно, способностью к росту обладают лишь ткани, образовавшиеся в течение $2,3 \times 4 = 9,2$ последнего дня. За это время сухая фитомасса всего растения может возрасти в десять раз. Легко сообразить, что при этом ткани, не способные к росту, составляют лишь 10% сухой фитомассы всего растения. В программе ELCROS предполагается, что водный режим и режим минерального питания не лимитируют фотосинтез. Влияние температуры на газообмен учитывается по соответствующей таблице. Считается, что амплитуда колебания температуры корней составляет 0,45 амплитуды колебания температуры воздуха на высоте 10 см над растениями и запаздывает на 2 ч. Дыхание учитывается согласно формуле Мак Крии (2.67). Учитывается также влияние температуры на скорость относительного роста. Температура точки роста определяется интерполяцией между средней температурой почвы и воздуха.

Результаты расчета роста при помощи ELCROS (рис. 39) свидетельствуют о значительной асимметрии роста отдельных органов и динамики резервов относительно полудня. При этом динамика ФАР, интенсивность фотосинтеза и транспирации практически симметрична относительно полудня. Рост листьев и корней следует за динамикой резервов. Начиная с восхода Солнца относительное количество резервов возрастает, начинается рост листьев и вслед за ним — корней. Начиная с темного периода суток особенно усиливается рост листьев, что является результатом уменьшения транспирации и возрастания тургора листьев. Рост постепенно снижается с истощением резервов.

Было проведено сравнение расчетов роста растений по ELCROS с действительными данными о росте кукурузы в Калифорнии, Иова и Голландии (рис. 40). Смыкание опытных посевов во всех местах наступило при сухой фитомассе около 1500 кг/га. Начиная с этого момента скорость относительного роста в каждом пункте мало отличалась. Это показывает, что программа ELCROS может обеспечить хороший прогноз скорости относительного роста.

Существенные различия между расчетными и реальными данными о фитомассе в Калифорнии и Голландии возникают на начальных стадиях роста. В этот период растения весьма чувствительны к условиям среды — малейшие неточности в учете

микроклимата почвы, в частности температуры, даже на 1°C могут оказаться причиной наблюдавшихся расхождений между расчетными данными и действительными значениями.

При модификации модель де Вита может быть приспособлена к расчету прироста клубней картофеля Δm в условиях лимитированных запасов воды [433]. Для этого потенциальный прирост

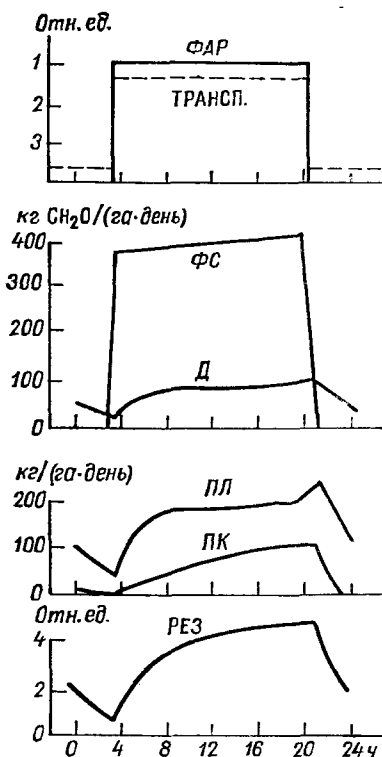


Рис. 39. Суточная динамика интенсивности фотосинтеза (ФС), дыхания (Д), транспирации (ТРАНСП.), ФАР, прироста листьев (ПЛ), корней (ПК) и относительного изменения количества резервов (РЕЗ), рассчитанные по программе ELCROS [497].

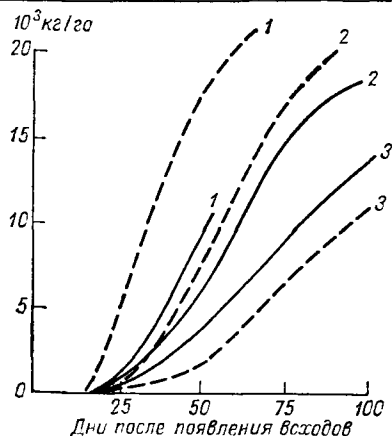


Рис. 40. Сравнение расчетных (пунктирные линии) и экспериментальных (сплошные линии) данных роста сухой фитомассы посева кукурузы.

1 — Калифорния, 2 — Иова, 3 — Голландия.

(прирост при отсутствии лимитирующих факторов) сухой фитомассы ΔM_n , рассчитанный по модели де Вита [496], умножается на поправочный множитель, учитывающий изменение сопротивления диффузии CO_2 в прилистовом слое и сопротивления устьиц и мезофилла:

$$\Delta m = \frac{0,5 + 4,4}{r_a + r_s + 4,4} S_c \Delta M_n, \quad (2.137)$$

где 0,5 и 4,4 с/см — значения r_a и r_m , использованные при расчете ΔM_n . При этом сделано допущение, что при достаточном увлажнении $r_s \sim 0$; r_a и r_s — действительные значения сопротивления диф-

фузии прилистового слоя воздуха и устьиц в условиях водного дефицита; S_e — степень покрытия земной поверхности растениями.

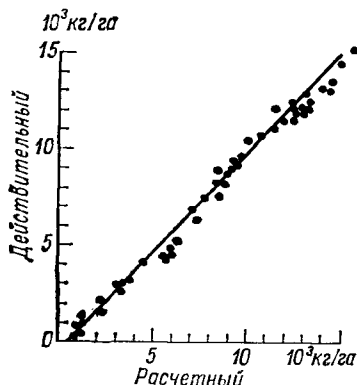


Рис. 41. Сравнение расчетных и действительных приростов общей сухой фитомассы посева картофеля [433].

Результаты расчета урожая картофеля хорошо согласуются с действительными данными об урожаях в разные годы на разных полях (рис. 41).

НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ МАТЕМАТИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ ГАЗООБМЕНА И РОСТА РАСТЕНИЙ В ФИТОЦЕНОЗАХ

1. Зависимость фотосинтеза и газообмена РП от геометрической структуры и режима ФАР с учетом адаптации к ФАР

1.1. Зависимость фотосинтеза и газообмена РП от количества падающей радиации

Зависимость интенсивности фотосинтеза и газообмена целого РП от интенсивности ФАР представляет собой световую кривую РП [177, 333, 464]. По внешнему виду световая кривая фотосинтеза и газообмена всего РП близка к световой кривой отдельного листа,

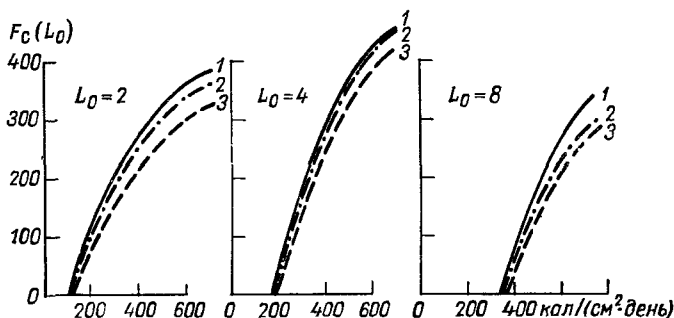


Рис. 42. Расчетные световые кривые подсолнечника при различной густоте посева L_0 [333].

Расположение листьев: 1 — горизонтальное, 2 — хаотичное, 3 — вертикальное.

причем наблюдаются и некоторые общие закономерности. С возрастанием толщины РП плато световой кривой газообмена повышается до тех пор, пока площадь листьев будет оптимальной (рис. 42). Аналогично меняются световые кривые газообмена листьев при возрастании их удельной поверхностной плотности [216]. Компенсационный пункт РП повышается почти пропорционально увеличению ИРП вида и площади листьев РП [71, 333]. Поэтому РП с большой $\bar{P}$ в пасмурную погоду, когда дневная сумма ФАР низкая, может иметь отрицательную сумму газообмена за день (рис. 42).

Из более подробного анализа выявляется и ряд существенных различий между световыми кривыми газообмена РП в целом и отдельных листьев. Согласно расчетам Росса и Бихеле [177], световая кривая фотосинтеза всего РП зависит от пространственной структуры потока суммарной радиации. Так, например, при равной плотности потока радиации фотосинтез РП больше, если на РП падает только рассеянная радиация. Это объясняется двумя причинами [173]. Во-первых, основную долю в рассеянной радиации составляет ФАР. Во-вторых, пространственная структура падающей на РП радиации различная. Равномерное распределение рассеянной радиации по небосводу обеспечивает, как правило, равномерное распределение ее в отдельных слоях РП, следовательно и большую величину фотосинтеза, чем при ясном небе и таком же значении потока суммарной радиации, но состоящей из прямой и рассеянной радиации.

Световая кривая фотосинтеза всего РП существенно зависит и от ориентации листьев [173, 177].

1.2. Зависимость газообмена РП от площади и ориентации листьев

Влияние ориентации листьев на газообмен РП проявляется через воздействие на режим ФАР в РП.

Растения и растительные покровы могут быть рассмотрены как приемники радиации, которые имеют различную геометрическую структуру, функцию фотосинтеза и дыхания и тем самым поглощают и используют солнечную радиацию в процессе фотосинтеза с разной эффективностью.

На способы адаптации листьев растений естественных фитоценозов к наиболее выгодному использованию лучистой энергии Солнца впервые обратил внимание лет 80—90 назад Визнер [481, 482, 483, 484], а также Кернер [355]. Важной задачей является выяснить, при какой геометрической структуре посева достигается максимальный газообмен и высокая урожайность.

В работе Саэки [438] с учетом дневного хода ФАР при помощи формулы (2.103) рассчитан газообмен за день для вида *Celosia*. Оказалось, что РП с вертикальными листьями в условиях Японии обладает более высоким газообменом, чем РП с горизонтальными листьями, если относительная площадь листьев РП превышает 2—3 м²/м². Сорта риса, обладающие более вертикальными листьями, на высоком уровне плодородия почвы также оказались более урожайными [461, 345]. Эта точка зрения повлияла и на разведение новых высокоурожайных сортов риса на Филиппинах [139, 288].

В негустом РП ($L_0 = 1$ м²/м²) больше всего поглощают ФАР и имеют потенциальную способность к наибольшему фотосинтезу растения с горизонтальными листьями.

В негустом РП с вертикальными листьями в тропиках (рис. 43), где высота Солнца достигает 90° , отмечается полуденный минимум поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза [205, 208, 216]. Этот результат привлекает внимание в связи с тем, что в тропических широтах листья растений часто ориентированы в направлении, приближающемся к вертикальному, и солнечные лучи при больших высотах Солнца почти скользят вдоль них. Такая ориентация листьев в условиях недостаточного увлажнения, вероятно,

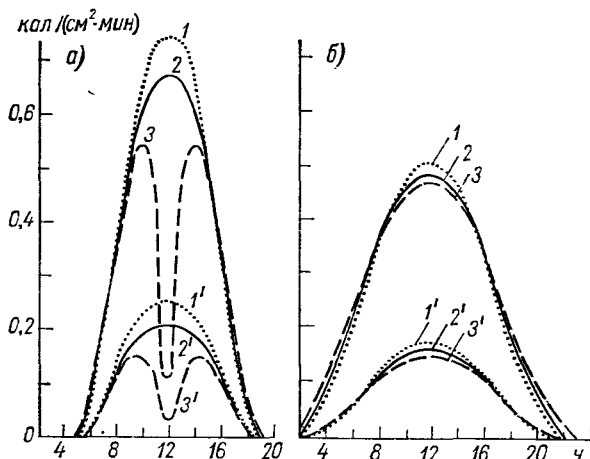


Рис. 43. Дневной ход поглощенной ФАР на широтах $23,4^\circ$ (а) и $66,6^\circ$ (б).

Расположение листьев: 1 — горизонтальное, 2 — хаотичное, 3 — вертикальное, 1', 2', 3' — $L_0=8 \text{ м}^2/\text{м}^2$, 1'', 2'', 3'' — $L_0=1 \text{ м}^2/\text{м}^2$.

имеет защитную функцию от чрезмерной инсоляции [205]. В качестве примера можно отметить такие виды, как *Robinia pseudoacacia*, *Lactuca scariola*, *Iris germanica*, *Aster linosyris* [205, 379, 482].

Своеобразным и значительным гелиотропизмом обладают листья фасоли (*Phaseolus vulgaris*). Когда возникает водный дефицит и водный потенциал листьев падает ниже -8 бар, листья этого вида поворачиваются так, что листовые пластинки оказываются параллельными солнечным лучам [307, 480].

Общей закономерностью для дневного хода поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза густых покровов ($L_0 > 3$) является наличие максимума в полуденные часы.

На севере ($\varphi = 66,6^\circ$) влияние геометрической структуры листьев на дневной ход поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза весьма слабо выражено, причем в РП с вертикальными листьями не наблюдается полуденного минимума.

На юге же в РП с вертикальными листьями минимум в полуденные часы сохраняется. Заметим, что полуденного минимума в интенсивности фотосинтеза и газообмена РП, отмеченного в ряде работ [205, 310], не наблюдается, если ориентация листьев немного отклоняется от вертикальной [333].

При горизонтальной ориентации листьев максимальный газообмен (рис. 44) отмечается в РП небольшой толщины ($L_0 < 4 \text{ м}^2/\text{м}^2$), а при вертикальной ориентации листьев — в РП толщиной $L_0 \geq 8 \text{ м}^2/\text{м}^2$ [177, 205, 310, 333]. Такие тенденции наблюдаются и в реальных посевах. Например, по Таннеру [457], суточный прирост ячменя при $L_0 = 9,3 \div 9,5 \text{ м}^2/\text{м}^2$ наибольший в РП с вертикальными листьями, а при $L_0 = 3,2 \div 3,5 \text{ м}^2/\text{м}^2$ — в РП с горизонтальными листьями. Имеются данные о том, что густые посевы ячменя с вертикальными листьями могут быть на 40% продуктивнее посевов с горизонтальными листьями [424]. Аналогичные результаты получены для кукурузы [426]. В редком посеве кукурузы ориентация листьев не оказывает влияния на урожай [491]. Преимущество вертикальной ориентации листьев при большой густоте посева выявлено и в опытах с искусственным изменением ориентации листьев кукурузы [470, 493].

Характер зависимости газообмена от относительной площади листьев РП приводит нас к следующему выводу [205]: если внешние условия благоприятствуют развитию большой листовой поверхности, то наиболее выгодным расположением листьев является вертикальное, а если развитие большой листовой поверхности заторможено, то оптимальным является горизонтальное расположение листьев. Оказывается, что в природе ориентация листьев во многих случаях соответствует данному критерию оптимальности. Так, например, вертикальной ориентацией листьев отличаются виды *Gladiolus* и *Scilla hispanicus*, площадь листьев которых достигает соответственно 20 и $36 \text{ м}^2/\text{м}^2$ [276, 411].

Горизонтальное расположение листьев отмечается, если развитию большой листовой поверхности препятствуют [205] следующие факторы.

1. Низкая плотность потока ФАР. Так, например, под лесом преобладают виды с горизонтальными листьями (*Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum sp.*, *Hepatica nobilis* и др.). Особо часто это наблюдается в тропиках [482]. Аналогичная картина имеет место и в луговых фитоценозах, где более низкие подъярусы травостоя часто имеют горизонтальную ориентацию листьев (*Alchemilla vulgaris*, *Caltha palustris*, *Antennaria dioica*, *Galium uliginosum* и др.). Необходимо отметить, что в затененных местах

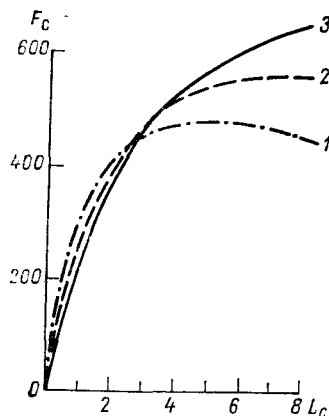


Рис. 44. Зависимость суточного газообмена РП от относительной площади листьев.

Расположение листьев: 1 — горизонтальное, 2 — под углом 40°, 3 — вертикальное.

эффективной может оказаться и иная ориентация листьев — отвесная к направлению открытого участка неба [482, 485].

2. Недостаток запасов влаги и пищи в почве. В качестве примера можно отметить множество светлюбивых растений, растущих в степях, а также ряд растений умеренных широт, растущих на сухих и бедных почвах (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Hieracium pilosella* и др.). Ярким доказательством общности и обоснованности

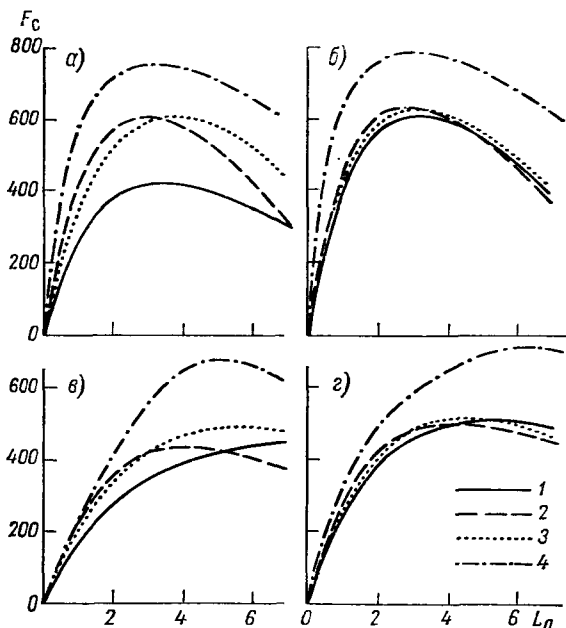


Рис. 45. Зависимость суточного газообмена от относительной площади листьев на широтах 23,4 и 66,6° в июне.

а, б) $\bar{P}=0,1$ кал/(см²·мин),
в, г) $\bar{P}=0,025$ кал/(см²·мин),
расположение листьев: 1 — вертикальное, 2 — горизонтальное, 3 — хаотичное, 4 — идеальное.

такого вывода служат результаты опытов с рисом [135, 461], имеющим на почвах с низким уровнем минерального питания горизонтальные листья, а на высоком фоне минерального питания — более вертикальные.

3. Неблагоприятные метеорологические условия. Например, низкая температура почвы и воздуха может быть одним из факторов, образующих для некоторых ранневесенних и северных растений [200].

Различия в газообмене РП в зависимости от ориентации листьев (рис. 45) минимальны в высоких широтах ($\varphi > 50^\circ$) и максимальны в низких [168, 205, 216]. Более тесная зависимость газообмена от ориентации листьев в низких широтах вызвана тем, что при больших высотах Солнца, достигающих 90° , поглощение ФАР сильно зависит от ориентации листьев. Отсюда вытекает важный вывод о том, что наибольшие потенциальные возможности повышения продуктивности фотосинтеза путем селекции растений с наи-

более выгодной ориентацией листьев имеется в экваториальных, субтропических и умеренных широтах [205, 208]. Кроме того, следует ожидать, что приспособление геометрической структуры растений к наилучшему использованию радиационных условий сильнее выражается в низких и умеренных широтах. Это подтверждается данными географического размещения жизненных форм растений [473].

В высоких широтах геометрическая структура листы почти не сказывается на фотосинтезе и газообмене растений (рис. 45).

1.3. Идеальная геометрическая структура листы РП

В работе австралийских ученых Верхагена, Вильсона и Бриттена [469] рассмотрен вопрос о том, какая ориентация листьев обеспечивает максимальный газообмен всего РП. Авторы считают, что максимальный газообмен достигается в том случае, когда интенсивность фотосинтеза всех листьев в РП выше компенсационного пункта. Например, в реальных посевах с горизонтальной ориентацией листьев верхние листья поглощают много ФАР и интенсивность фотосинтеза их максимальна. Так как количество ФАР в посевах с горизонтальными листьями быстро убывает с глубиной (рис. 46), то нижние листья получают мало ФАР и находятся в условиях, при которых интенсивность ФАР ниже компенсационного пункта. В посеве с вертикальными листьями поглощение ФАР мало во всех ярусах — ФАР бесполезно для фотосинтеза пропускается посевами. Развиваемая в [469] идея заключается в том, что газообмен всего РП максимален в том случае, когда ФАР в зависимости от L распределяется внутри РП линейно. При таком условии все листья поглощают равное количество ФАР.

Основываясь на формуле Саэки [438], указанные авторы выражают свою идею математически.

Прежде всего ФАР, поглощенная листьями на глубине L , выражается формулой

$$\Pi(L) = Q \frac{\partial a_T}{\partial L} (1 - \tau_L), \quad (3.1)$$

где $\partial a_T / \partial L$ — производная от коэффициента пропускания по L .

В идеальном случае, когда ФАР распределяется равномерно между листьями, можем писать

$$a_T(L) = L/L_0. \quad (3.2)$$

На основании выражений (3.1) и (3.2) получаем, что в идеальном посеве

$$\Pi(L) = \frac{Q}{L_0} (1 - \tau_L). \quad (3.3)$$

В работе Нильсона [131] к решению проблемы оптимальной геометрической структуры РП, обеспечивающей максимальный фотосинтез, подходят в математическом смысле более строго. Функция фотосинтеза РП рассматривается как функционал $\Phi(f)$, где $f = f(\Pi, t, L)$ — функция распределения плотности потока ФАР, поглощенной единицей слоя листьев на глубине L .

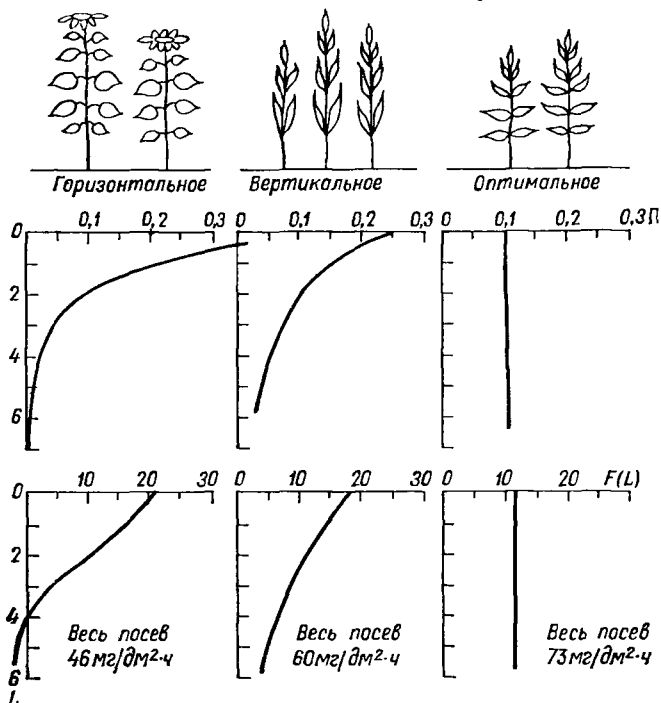


Рис. 46. Распределение ФАР и интенсивности газообмена в посевах в зависимости от расположения листьев.

Далее ставится вопрос о том, какой должна быть функция распределения плотности потока поглощенной ФАР $f(\Pi, t, L)$, чтобы интенсивность фотосинтеза РП была бы максимальной. Для этого решается вариационная задача

$$\Phi[f] = \max. \quad (3.4)$$

В результате получается аналогичное приведенному в работе [469] условие для распределения средней плотности потока поглощенной ФАР в идеальном посеве

$$\Pi(L) = Q(1 - A)(1 - a_T)/L_0. \quad (3.5)$$

где A — альбедо РП в области ФАР.

Нами показано, что к условию равномерного распределения ФАР в идеальном РП следует добавить требование, чтобы равные количества ФАР, поглощаемые каждым листом, были близки к ИРП данного вида или сорта растения [216, 463], т. е.

$$\Pi(L) = \bar{\Pi}(L) = \frac{Q(1-A)(1-a_T)}{L_0}. \quad (3.6)$$

Только в таком случае РП обеспечит максимальный газообмен и будет работать с максимальным КПД. Если количество ФАР, поглощаемое каждым листом, больше или меньше ИРП, то КПД листьев падает и продуктивность РП в целом понижается. Если площадь листьев РП большая и листья имеют высокую ИРП, то возможен случай, когда в РП ни один лист не имеет положительного газообмена [463], так как $\Pi(L) \ll \bar{\Pi}(L)$ и $\eta_{i\phi} \leq 0$. Т. Нильсоном показано [131], что при неизменных в течение дня световых кривых фотосинтеза нет и постоянной геометрической структуры, которая являлась бы оптимальной при всех высотах Солнца. Геометрическая структура посева может быть оптимальной в течение дня только при наличии гелиотропизма. Но все же среди неизменных в течение дня геометрических структур можно найти такие, которые отличаются более высоким газообменом за день.

Нами рассмотрен [205] газообмен растительного покрова, состоящего из листьев, которые расположены в верхнем слое вертикально, а по мере увеличения глубины L угол наклона их относительно горизонта уменьшается, так что в нижних ярусах ($L = 10$) листья горизонтальны. В субтропиках такой РП действительно дает выигрыш в газообмене, оцениваемый в среднем примерно в 30% за день. Представляет интерес рассмотреть распределение ФАР в течение дня и дневной ход фотосинтеза в таком РП. Оказывается, что в верхнем слое ($L = 1$) максимум поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза наблюдается в 9 и 15 ч (рис. 47). В слое $L = 2 \div 3$ максимум поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза наблюдается в полдень, причем в единичных слоях в интервале $L = 2 \div 6$ поглощенная ФАР и интенсивность фотосинтеза более высокие, чем в верхнем слое ($L = 0 \div 1$). Таким образом, имеет место своеобразная смена интенсивности фотосинтеза листьев отдельных ярусов в течение дня. В итоге распределение поглощенной ФАР и интенсивности фотосинтеза по отдельным слоям в РП сравнительно равномерное. Такой РП в целом на протяжении всего дня наиболее рационально и полно утилизирует ФАР и обеспечивает фотосинтез, близкий к максимально возможному. Такими высокоэффективными представителями РП с оптимальной архитектоникой являются лесостепные экосистемы [51].

Исследования Морозова [120], Алексеева и соавторов [11] показали, что оптимальной ориентацией листьев обладают и

высокопродуктивные веиниковые травостой Камчатки. Максимальные показатели относительной площади листьев веиника достига-

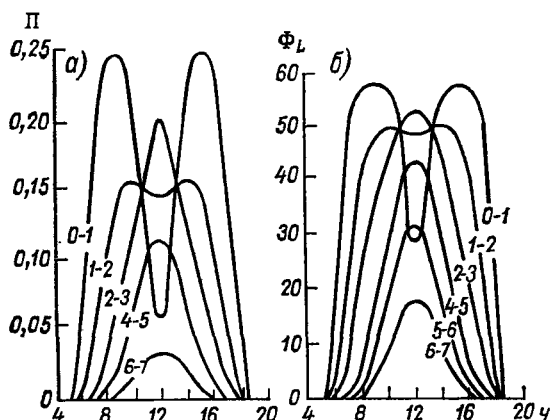


Рис. 47. Дневной ход поглощенной ФАР (а) и интенсивности фотосинтеза (б) в отдельных слоях РП оптимального типа на широте 23,4° [205].

ют 5,5—6,0 м²/м² и поглощение ФАР в них происходит плавно, травостой в целом поглощают 95—97% ФАР.

В работе Куройвы [367] расчетным путем сравнивается газообмен четырех типов РП с относительной площадью листьев $L_0 = 9$ м²/м². При этом фотосинтез рассчитывался отдельно для освещенных и затененных листьев.

Для расчета коэффициента экстинкции РП в зависимости от угла наклона листьев предложена [367] аппроксимационная формула, в значительной мере упрощающая расчеты:

$$K = 1 - \frac{\alpha_L}{300} - \frac{\alpha_L^2}{40500}, \quad (3.7)$$

Рис. 48. Изменение расположения листьев растений в РП ($L_0 = 9$ м²/м²) оптимального типа [367] в зависимости от площади листьев.

где K — коэффициент экстинкции в формуле экспоненциального убывания ФАР в РП, α_L — наклон листьев относительно горизонта.

По расчетам [367], наивысшим газообменом обладает РП, в котором в верхних ярусах листья почти вертикальны ($\alpha_L = 90^\circ$),

с увеличением глубины наклон их уменьшается, вначале медленно, а в нижних ярусах более быстро, так что самые нижние листья расположены горизонтально (рис. 48). Выигрыш в газообмене за день благодаря такой геометрической структуре по сравнению с другими типами ориентации листьев [205], по нашим расчетам, не превышает 30%.

1.4. Зависимость газообмена фитоценоза от ориентации листьев у растений с различной ИРП

Влияние ориентации листьев на газообмен РП, состоящего из растений с небольшой ИРП, незначительно, если толщина РП не превышает $L_0 = 0 \div 3$. Это связано с высокими значениями плотности потока ФАР в верхних ярусах, превышающими ИРП видов. В результате независимо от ориентации листья фотосинтезируют в области плато.

Повышение ИРП и плато световой кривой фотосинтеза растений ведет к увеличению различий в газообмене между РП с разной ориентацией листьев (см. рис. 45). Влияние ориентации листьев на газообмен не вызывает сомнений, если листья обладают способностью адаптации к условиям ФАР. Если ИРП растений понижается от верхних ярусов к нижним в соответствии с режимом ФАР, то, согласно соотношениям (2.96) и (2.97), это сопряжено с увеличением суммарного сопротивления диффузии CO_2 и уменьшением УПП листьев. Распределение ФАР в фитоценозе зависит от ориентации листьев. Поэтому естественно ожидать, что эти адаптивные показатели, а также высоты плато световых кривых и интенсивности дыхания листьев растений зависят от ориентации листьев в фитоценозе [206, 220]. Разности в адаптивных признаках, в высоте плато световой кривой фотосинтеза и интенсивности дыхания между листьями верхних и нижних ярусов должны быть менее выражены в фитоценозах, где ориентация листьев обеспечивает более однородное распределение поглощенной ФАР с глубиной L (рис. 49). Эти закономерности адаптации растений к ФАР отражаются и в газообмене всего фитоценоза.

Если листья растений в фитоценозе во всех ярусах немедленно приспособятся к ФАР, т. е. $\bar{P}(L) = P(L)$, то газообмен всего фитоценоза при функции взаимосвязи (2.66) выражается формулой [206]

$$F(L) = (1 - \sqrt{c})^2 a \frac{Q}{\sin h_0} \exp [-G_L(h_0) L / \sin h_0]. \quad (3.8)$$

В этом случае различия в газообмене фитоценозов (при неизменных a и c) определялись бы функцией ориентации листьев $G_L(h_0)$. Возможности повышения газообмена путем адаптации

анатомических признаков к ФАР полностью исчерпаны. Повышение интенсивности газообмена фитоценоза в целом возможно лишь путем изменения ориентации листьев в направлении, обеспечивающем максимальное поглощение ФАР в РП и минимальное пропускание ее до поверхности почвы.

В негустом РП, когда L_0 низкая, оптимальным является горизонтальное расположение листьев, поскольку в таком случае обеспечивается максимальное поглощение ФАР.

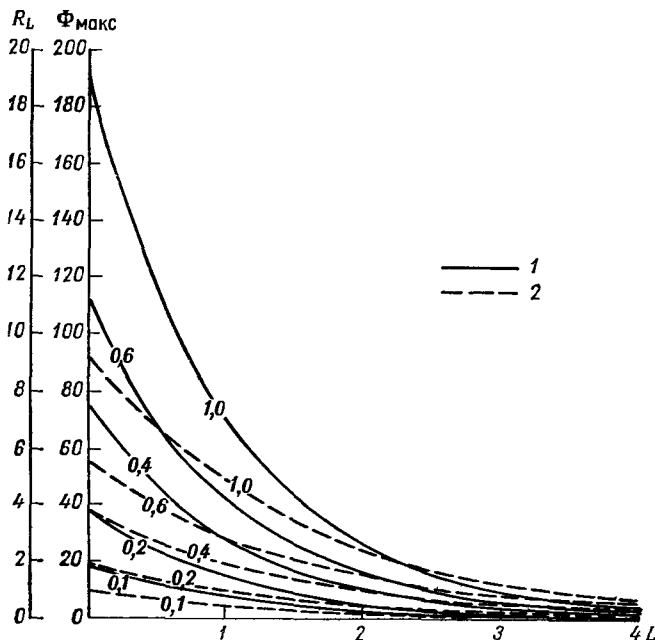


Рис. 49. Зависимость интенсивности фотосинтеза при световом насыщении $\Phi_{\text{макс}}$ и интенсивности дыхания R_L листьев растений от глубины L в РП при различных средних значениях падающей ФАР.

Расположение листьев: 1 — горизонтальное, 2 — хаотичное.

Полная адаптация к ФАР обеспечивает преимущество горизонтальной ориентации листьев также и в густых РП.

Газообмен РП с горизонтальными листьями не уступал бы также газообмену РП с идеальной структурой. Хотя идеальная структура обеспечивает в определенные моменты полное поглощение ФАР, преимущество ее в течение всего дня может сохраниться только при наличии гелиотропизма листьев. Горизонтальные листья, хотя пропускают некоторую долю ФАР к почве, сохраняют способность поглощать много ФАР в течение дня независимо от высоты Солнца.

В реальных условиях максимальный газообмен обеспечивается одновременным приспособлением как ориентации листьев, так и функции газообмена к ФАР. Это обеспечивает максимальное использование ФАР без чрезмерной нагрузки отдельных органов растений. Утехиным [229] оптические свойства фитомассы, густота, размещение, плотность и другие физические и химические интегральные характеристики растений и их пространственно-временное распределение охватываются понятием «эдификационная структура». Эдификационная структура является фактором формирования фитосреды. Другой термин — «адаптивная структура» — выражает, по Утехину, отношение растений к факторам местобитания [229]. Адаптивная структура определяет степень использования фитоценозами условий среды.

Пользуясь этой терминологией, вышеизложенное можно коротко резюмировать так: максимальное использование ФАР в РП достигается гармоничным сочетанием эдификационной и адаптивной структуры в данных условиях окружающей среды.

1.5. Совместное влияние температуры и геометрической структуры РП на газообмен

Любопытные эффекты совместного воздействия эдификационной и адаптивной структуры выявлены Россом и Бихеле [177] при рассмотрении влияния прихода ФАР, температуры, толщины РП и ориентации листьев на газообмен. Оказывается, что температурный оптимум газообмена по сравнению с температурным оптимумом фотосинтеза заметно смещен в сторону низких температур, причем с уменьшением прихода радиации смещение больше (рис. 50). Вследствие взаимной компенсации фотосинтеза и дыхания температурная зависимость газообмена РП слабо выражена. Выяснилось также, что температурный оптимум газообмена РП зависит от ориентации листьев. Так, например, при горизонтальных листьях и высоте Солнца 50° оптимальная для газообмена температура $T_{\text{опт}} = 21^\circ\text{C}$, а при вертикальной ориентации листьев $T_{\text{опт}} = 27^\circ\text{C}$. С уменьшением высоты Солнца от 50 до 10° оптимальная температура в РП с горизонтальными листьями смещается с 21 на 6°C .

При $h_\odot = 50^\circ$ $T_{\text{опт}}$ понижается также с увеличением толщины РП. Например, при увеличении фитоплощади L_0 от 2 до 6 $T_{\text{опт}}$ понижается от 33 до 21°C . Это объясняется тем, что с понижением температуры фотосинтез мало уменьшается, но зато значительно уменьшаются затраты на дыхание большого количества фитомассы.

В приведенных примерах не столь важны абсолютные значения рассматриваемых величин, сколь любопытный характер явлений.

На основании этих результатов можно сделать следующее обобщение: изменения в эдификационной структуре фитоценоза отражаются на адаптивной структуре всего фитоценоза даже при неизменных адаптивных структурах отдельных фитоэлементов.

Экспериментальная проверка этих интересных результатов возможна путем исследования температурного оптимума газообмена всего посева, например аэродинамическим методом, и одно-

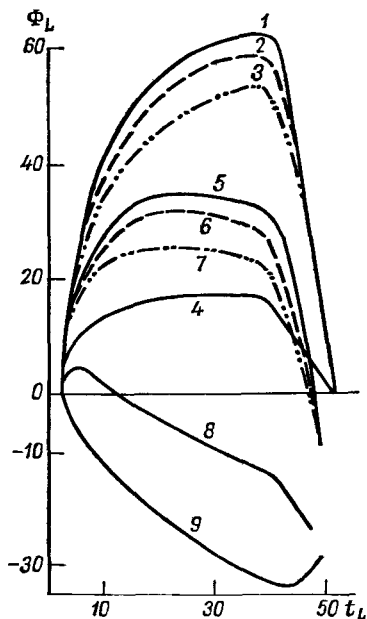


Рис. 50. Зависимость интенсивности фотосинтеза (1—4), газообмена (5—8) и дыхания (9) РП ($L_0=6 \text{ м}^2/\text{м}^2$) от температуры листьев при различной их ориентации [173, 179].

Расположение листьев: 1, 5 — вертикальное, $h_{\odot}=50^\circ$; 2, 6 — хаотичное, $h_{\odot}=50^\circ$; 3, 7 — горизонтальное, $h_{\odot}=50^\circ$; 4, 8 — горизонтальное, $h_{\odot}=10^\circ$.

временного определения температурной зависимости газообмена отдельных листьев.

Экспериментальное подтверждение вышеприведенных теоретически предсказанных эффектов откроет возможность делать далеко идущие экологические выводы об акклиматизации растений.

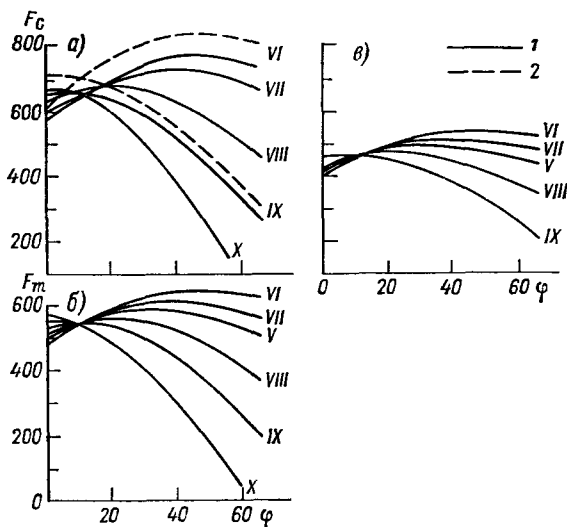
1.6. Особенности газообмена на разных географических широтах

Изменения газообмена РП в течение вегетационного периода следуют за динамикой ФАР. Для примера приведем расчеты [216] суточных сумм газообмена в разные месяцы в предположении, что РП адаптирован по ярусам к среднему суточному значению ФАР. Анализ газообмена РП с относительной площадью листьев $L_0 = 6$ показал (рис. 51), что динамика его в течение вегетационного

периода в значительной степени зависит от широты места. Следует предполагать, что в тропиках ($\varphi = 10 \div 15^\circ$) газообмен в оптимальных условиях среды мало меняется в течение вегетационного периода. Это объясняется постоянством величин дневных сумм ФАР в течение года. На экваторе сезонные изменения газообмена в ясные дни составляют примерно 15% среднего его значения: максимальные значения наиболее вероятны при весеннем и осеннем равноденствиях, когда Солнце находится в зените.

Рис. 51. Зависимость суммарного суточного газообмена РП ($L_0 = 6 \text{ м}^2/\text{м}^2$) от географической широты.

а) поуровню адаптированный РП, б) $\bar{P} = 0,1 \text{ кал}/(\text{см}^2 \cdot \text{мин})$, в) $\bar{P} = 0,025 \text{ кал}/(\text{см}^2 \cdot \text{мин})$, расположение листьев: 1 — хаотичное, 2 — гелиотропичные растения, $c_1 = 0,02$, $c_2 = 0,2$, $a = 300$.



В июне на высоких широтах при безоблачном небе радиационные условия для выращивания биомассы хорошие, но в это время из-за холодной весны растения только что начинают расти. Накопление основной доли биомассы происходит в июле—августе, однако к этому времени суммы ФАР занижены.

В конце июля—начале августа (рис. 51) следует ожидать, что потенциальные возможности для газообмена на всех широтах в ясные дни при оптимальных условиях равны.

Сопоставление наших данных с результатами такого же рода расчетов де Вита [496] показывает, что обе модели дают сходную картину широтного хода газообмена [216].

Большое влияние на радиационный режим, а следовательно и на газообмен РП, оказывают условия облачности в течение вегетационного периода. Известно, что количество облачности в общем увеличивается от тропиков к полюсам. Облачность значительна и вблизи экватора. Наибольшие суммы ФАР наблюдаются на широтах около 20° , где облачность в течение всего года наименьшая.

Нами [216] проведены расчеты суточных сумм газообмена РП в условиях пасмурного неба (облачность 10 баллов), на основании которых можно сделать некоторые выводы.

1. Если каждый ярус РП адаптирован к средним суточным плотностям потока ФАР, то облачность уменьшает разницу между газообменом РП с различной структурой. В условиях ясного неба на широте $\varphi = 23,4^\circ$ в июне газообмен РП толщиной $L_0 = 6$ с горизонтальными и хаотично расположенными листьями на 35—40% превышает газообмен РП с вертикальными листьями. При облачной погоде эта разность составляет только 5—6%. Преимуще-

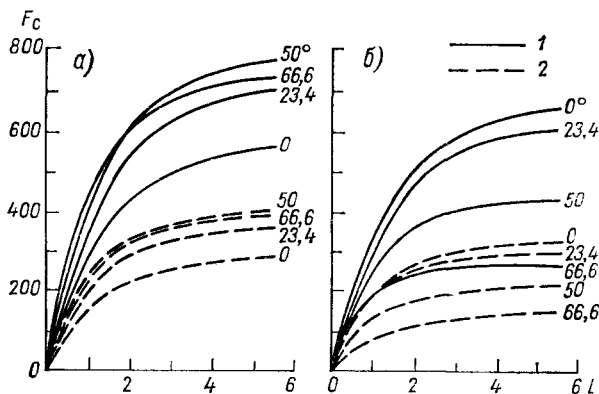


Рис. 52. Зависимость суммарного суточного газообмена от относительной площади листьев на разных широтах. а — июнь, б — сентябрь, 1 — безоблачное небо, 2 — пасмурное небо, расположение листьев хаотичное, $c_1 = 0,02$, $c_2 = 0,2$, $a = 300$.

ства в использовании ФАР растительным покровом с вертикальной ориентацией листьев реализуются только тогда, когда толщина РП превышает значение $L_0 = 6$. В сентябре разница в газообмене между РП с различной структурой небольшая.

2. С увеличением количества облачности газообмен РП уменьшается, но в меньшей мере, чем ФАР. Аналогичный результат получен в работе [266]. Например, ФАР при пасмурном небе составляет 37% величины при ясном небе, а газообмен при пасмурном небе — около 50% газообмена при безоблачном небе. Естественное объяснение этого факта таково, что рассеянная ФАР распределяется в РП более равномерно и поглощается растениями в большем количестве, чем прямая ФАР. В результате этого и благодаря длинному дню на широте $66,6^\circ$ в июне суммы газообмена за облачный день могут быть почти равными суммам газообмена за безоблачный день на экваторе (рис. 52). В сентябре, наоборот, следует ожидать, что суммы газообмена на низких широтах ($\varphi = 0—23,4^\circ$) при облачном небе превышают даже величину газообмена на широте $\varphi = 66,6^\circ$ при ясном небе. Это обусловлено значительным уменьшением длины дня и плотности потока ФАР осенью на широте $66,6^\circ$.

3. Соотношение суточных сумм газообмена $F_{\text{пасм}}(L_0)/F_{\text{ясн}}(L_0)$ мало меняется по широтам, но в значительной степени зависит от светолюбивости растений, составляющих РП. У тенелюбивых растений суммы газообмена за день при наличии облачности не уступают суммам газообмена при ясном небе. Так, например, если ИРП вида равна 0,01 кал/(см²·мин), то дневная сумма газообмена вида при пасмурном небе составляет около 65—70% газообмена при безоблачном небе, у видов с ИРП, равной 0,025,—52—60%.

Газообмен светолюбивых видов при пасмурном небе значительно уменьшается. Суточные суммы газообмена растительного покрова, состоящего из видов с ИРП = 0,1, при пасмурном небе составляют только 35—37% газообмена при ясном небе. Следовательно, газообмен светолюбивых видов при пасмурном небе составляет такую же долю от газообмена за ясный день, какую составляет дневная сумма ФАР при пасмурном небе от суммы ФАР при ясном небе. Таким образом, при пасмурном небе в первую очередь снижается продуктивность светолюбивых растений, которые не находятся в оптимальных условиях. Их листья фотосинтезируют даже в верхних ярусах вблизи компенсационного пункта. В то же время при пасмурном небе незатененные тенелюбивые растения фотосинтезируют вблизи оптимальных условий ФАР и существенного уменьшения в их газообмене не наблюдается.

2. Оценка верхнего предела КПД листьев растений с учетом дыхания

Как правило, в литературе рассматривается теоретически возможный КПД листьев для чистого фотосинтеза

$$\eta_{L\Phi} = \frac{c_{\Phi} \Phi_L}{\Pi}, \quad (3.9)$$

где c_{Φ} — коэффициент перехода от единиц массы восстановленной углекислоты в мг СО₂ к энергетическим единицам в калориях.

КПД листьев для чистого фотосинтеза приближенно связан с квантовым расходом (табл. 13).

Наиболее распространенным является мнение [135, 473], что минимальными являются значения квантового расхода 8—12 эв/(г × моль), которым соответствуют значения КПД фотосинтеза 19—28%. По данным Белла [24], в лабораторных условиях квантовый расход может иметь исключительно низкие значения — около 3 эв/(г · моль).

Таблица 13

Зависимость начального наклона световой кривой фотосинтеза a и максимального КПД от квантового расхода γ [209]

	Квантовый расход γ в эн(г·моль, CO_2) $^{-1}$				
	4	8	10	12	16
Начальный наклон a ($\text{мг CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$) ($\text{кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$)	1320	660	527	441	330
Максимальный КПД	0,56	0,28	0,22	0,19	0,14

С точки зрения продуктивности листьев растений следует рассматривать КПД с учетом дыхания по формуле

$$\eta_{LF} = \frac{c_F(\Phi_L - R_L)}{\Pi}. \quad (3.10)$$

Сравнение формул (2.146) и (2.147) показывает, что $\eta_{LF} \leq \eta_{L\Phi}$, т. е. КПД с учетом дыхания ниже КПД фотосинтеза. Когда $\Phi_L \leq R_L$, то $\eta_{LF} \leq 0$.

Формулу, связывающую максимальный КПД с коэффициентом затрат, получим из (2.91) при условии $\bar{\Pi} = \Pi$

$$\eta_{L\Phi_{\text{макс}}} = ac_F(1 - \sqrt{c})^2. \quad (3.11)$$

Если считать, что 8-квантовый расход фотосинтеза минимален, то максимальный КПД листьев с учетом дыхания не превышает $\eta_{LF_{\text{макс}}} = 0,140$. Это значение получено по формуле (2.148) в предположении, что минимальное значение коэффициента затрат у дикорастущих растений составляет $c = 0,08$ [216]. У высокопродуктивных культур сорго и кукурузы коэффициенты затрат ниже и значения максимальных КПД несколько выше. Например, у сорго $c = 0,03$ и $\eta_{LF_{\text{макс}}} = 0,19$.

По всей вероятности, это верхний предел КПД, которого мы должны попытаться достичь в работе по повышению интенсивности газообмена листьев растений.

3. КПД листьев и распространение растений

При помощи математической модели газообмена можно исследовать тенденции изменения КПД листьев в зависимости от радиационных условий на разных широтах [217]. При этом, в целях упрощения задачи, предполагается, что температурный и водный

режимы растений оптимальны, растения нейтральны относительно фотопериода и радиация приспособления растений в онтогенезе не меняется.

Рассмотрев зависимость КПД листьев от степени их затенения, можно указать на следующие тенденции [217].

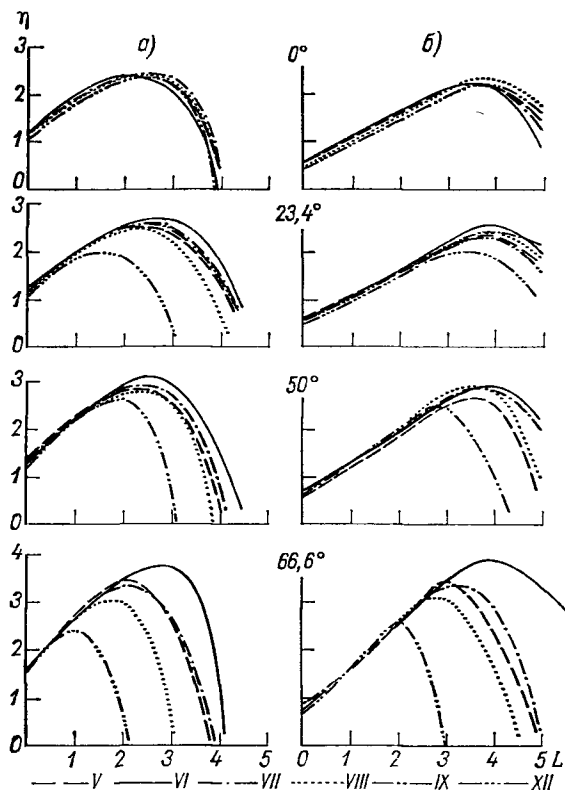


Рис. 53. Зависимость КПД тенелюбивых листьев в РП от глубины расположения L на разных широтах.

а) $\bar{P}=0,025$ кал/(см² · мин), б) $\bar{P}=0,01$ кал/(см² · мин).

1. Как и следовало ожидать, режим ФАР в экваториальных областях в течение вегетационного периода не оказывает заметного влияния на КПД листьев. Это обусловлено относительно малым изменением максимальной высоты Солнца и длины дня в этих районах в течение вегетационного периода.

2. В высоких широтах следует ожидать, что режим ФАР вызывает значительную динамику КПД в течение вегетационного

периода (рис. 53), что связано с изменением максимальной высоты Солнца и длины дня.

3. У листьев светолюбивого растения, ИРП которого равно $0,1 \text{ кал}/(\text{см}^2 \cdot \text{мин})$, с мая по июль КПД на всех широтах максимален, если размеры затеняющей площади листьев не превышают $1 \text{ м}^2/\text{м}^2$ (рис. 53). Начиная с августа листья с $\bar{P} = 0,1 \text{ кал}/(\text{см}^2 \times \text{мин})$ в высоких широтах находятся в оптимуме только на открытом месте.

4. Тенелюбивые виды с ИРП листьев $0,01 \text{ кал}/(\text{см}^2 \cdot \text{мин})$ в экваториальных областях находятся в оптимальных условиях, если площадь листьев затеняющего яруса имеет значение $4\text{—}5 \text{ м}^2/\text{м}^2$ (рис. 53). На высоких широтах оптимум таких видов в июне—июле наблюдается при затеняющей площади листьев $3\text{—}4 \text{ м}^2/\text{м}^2$, а в сентябре—при еще меньшем затенении— $2 \text{ м}^2/\text{м}^2$. Таким образом, режим ФАР способствует тому, что на юге виды с широким ареалом распространения могут встречаться и находиться в оптимуме под более мощными ярусами, чем на севере. Такое предположение подтверждается материалами, накопленными уже Визнером [485] для разных географических районов.

5. Снижение высоты Солнца и уменьшение длины дня в конце лета снижает КПД листьев и может явиться причиной прекращения жизнедеятельности видов затененных подъярусов. Таким образом, из-за ухудшения режима ФАР во вторую половину лета в северных районах в нижних подъярусах могут расти более теневыносливые виды по сравнению с видами, которые могли расти в первую половину лета.

Приведенные выводы следует рассматривать как тенденции—многообразие природных условий значительно меняет картину изменения КПД листьев.

4. Некоторые тенденции роста растений, вызванные режимом ФАР

В условиях высокого плодородия почвы и достаточного увлажнения наиболее существенным фактором роста растений является режим ФАР, который зависит от географической широты и геометрической структуры фитоценоза.

Для выяснения воздействия радиационного фактора на рост растений на разных широтах рассмотрим численные эксперименты. При этом не учитывается влияние спектрального состава радиации на рост и развитие и предполагается, что растения нейтральны относительно фотопериода. Анализ этих вопросов посвящено много исследований (см., например [80, 90, 106, 156, 186, 255, 256, 257, 320]). Расчеты роста проведены для условий, в которых тепловой и водный режимы не лимитируют газообмен.

Численные эксперименты показывают, что чем выше широта места, тем больше темп роста в первую половину лета [205, 216]. Оказывается, что на широте $66,6^\circ$ у растительного покрова, состоящего из светолюбивых растений, площадь листьев $L = 5$ формируется приблизительно на 15 дней раньше, чем на широте $23,4^\circ$ (рис. 54). Такая картина, по всей вероятности, наблюдается и в реальных условиях. В летние месяцы (июнь, июль) суммы солнечной радиации по широтам отличаются мало [27]. В течение нескольких летних месяцев температурный режим на севере не является фактором, лимитирующим фотосинтез. Во вторую половину лета темп роста растений на севере отстает от темпа роста на юге.

Различный темп роста растений на разных широтах объясняется тем, что более низкие плотности потока ФАР на высоких широтах используются на фотосинтез более эффективно, чем высокие плотности потока ФАР на низких широтах.

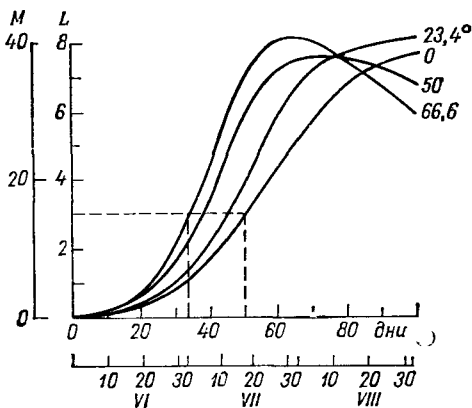


Рис. 54. Кривые роста надземной сухой фитомассы m и относительной площади листьев L на разных широтах.

$\bar{P} = 0,05$ кал/(см² · мин), $c_1 = c_2 = 0,1$, расположение листьев хаотичное.

Правдоподобность полученных расчетным методом выводов подтверждается некоторыми экспериментальными данными, по которым газообмен на севере (Кольский полуостров) действительно высокий и в среднем за июль и август даже больше, чем вблизи Москвы [79]. Кроме того, отмечено, что, несмотря на более низкие температуры, скорость роста северных растений выше чем южных [66, 67, 355, 379]. Различия в темпе роста по широтам тем меньше, чем выше ИРП и плато световой кривой газообмена, т. е. чем больше коэффициент использования растением радиации высокой интенсивности [205, 216]. Основные различия в темпе роста по широтам возникают в первые 10—30 дней развития растений. На этом этапе развития растений различия в длине дня наиболее заметно сказываются на приросте и темпе роста и накладывают свой отпечаток на весь дальнейший характер роста. Это объясняется наибольшей разницей в продолжительности светового дня и в коэффициентах использования ФАР на фотосинтез на разных широтах в начале лета.

Несмотря на то что ориентация листьев не оказывает существенного влияния на суточный газообмен фитоценоза, ее влияние

на темп роста растений значительное, особенно в низких и умеренных широтах [205]. Это объясняется тем, что небольшие различия в суточной сумме газообмена складываются и существенно влияют на фотосинтетический потенциал и урожай посева. Поэтому обеспечение оптимальной ориентации листьев в посевах играет важную роль в повышении урожая.

Существует определенный ритм роста как вегетативных, так и репродуктивных органов растений в онтогенезе. В течение вегетационного периода растение стремится к совершению всех этапов онтогенеза, несмотря на изменение погодных условий. Об этом свидетельствует близкий характер функций роста растений в разных условиях среды (рис. ячмень) [123, 392]. Этот эндогенный ритм развития органов растений, вероятно, закладывался в процессе формирования вида в генетическом коде растений. Ритм развития РП определенного вида сохраняется и при выращивании в условиях ФАР, отличных от тех, в которых формировался данный вид [85, 257]. В связи с этим возникает интересный вопрос — каким образом под воздействием радиационного режима меняется рост РП северных видов с различной ИРП по отдельным органам при выращивании их в южных широтах, и наоборот, как меняется рост РП южных видов на севере.

Рассмотрим расчетные кривые роста кукурузы [216], которая является исключительно светолюбивым растением ($\bar{P} = 0,1 \text{ кал}/(\text{см}^2 \cdot \text{мин})$), обладает высокой экономичностью дыхания ($c = 0,05 \div 0,06$) и принадлежит к группе короткодневных или нейтральных растений.

Согласно расчетам, на широте $23,4^\circ$ кукуруза может давать высокий урожай початков при невысокой относительной площади листьев ($L = 2,8$). Об этом свидетельствуют и данные опытов [374]. На широте $66,6^\circ$ (рис. 55) для кукурузы характерны повышенные темпы роста листовой поверхности, сухой биомассы стеблей и корней. Рост початков почти в 2 раза меньше, чем на широте $23,4^\circ$, несмотря на то что воздействие низких температур исключено. Но урожай общей биомассы является даже несколько большим, чем на широте $23,4^\circ$. Если пренебречь воздействием температурного фактора, то уменьшение урожая початков на широте $66,6^\circ$ обусловлено двумя обстоятельствами: а) слишком высоким темпом роста листьев, вызванным режимом ФАР, в результате чего показатели относительной площади листьев превышают оптимальные; б) уменьшением газообмена листьев вследствие уменьшения плотности потока ФАР во вторую половину лета, когда начинается цветение и интенсивный рост початков. Таким образом, расчеты роста кукурузы как растения короткого дня в условиях длинного дня дают результаты, согласующиеся с данными опытов, согласно которым вегетативный рост короткодневных растений

в условиях длинного дня усиливается [255, 257, 320]. Некоторым выходом из положения может быть разведение для высоких широт сортов кукурузы с меньшей ИРП ($\bar{\Pi}=0,05$), с ускоренным темпом роста и более коротким периодом роста листьев.

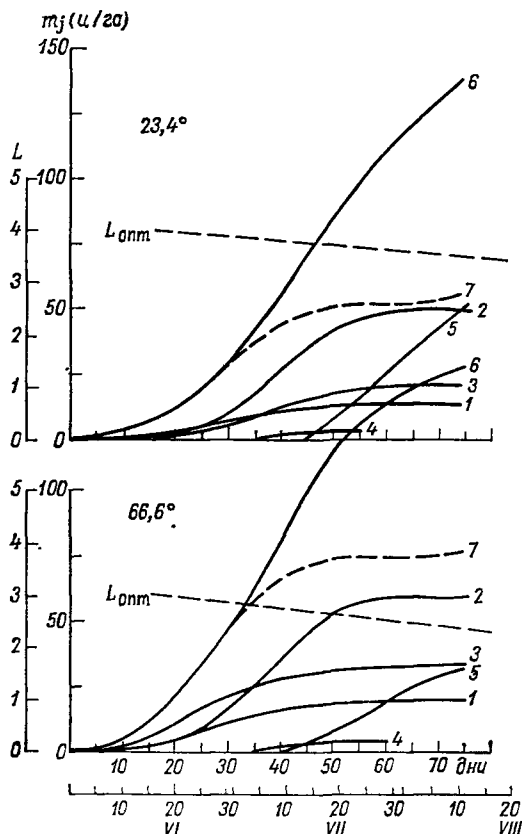


Рис. 55. Расчетные кривые роста сухой фитомассы m по отдельным органам растений кукурузы на широтах 23,4 и 66,6°.

1 — листья, 2 — стебли, 3 — корни, 4 — метелки, 5 — початки, 6 — общая сухая фитомасса, 7 — относительная площадь листьев L , $\bar{\Pi}=0,1$ кал/(см² · мин), $c_1=0,02$, $c_2=0,2$.

На основании приведенных результатов можно предполагать, что различные темпы роста общей сухой фитомассы южных и северных растений под воздействием различного режима ФАР привели к формированию в процессе эволюции различного эндогенного темпа и ритма развития растений низких и высоких широт. В связи с приспособлением растений к определенному режиму ФАР на разных широтах, при выращивании их в условиях непривычного для них режима ФАР появляются отклонения от нормального развития, снижающие урожай репродуктивных органов. Отклонения от нормального роста органов растений при непривычном для них режиме ФАР связаны с неполным соответствием

(синхронностью) сохраняющихся эндогенных ритмов и ростовых функций измененной динамики роста общей фитомассы, диктуемой измененным уровнем и динамикой фотосинтеза [205].

Этот вывод может быть рассмотрен как частный случай более общего исторического принципа, по которому современные зеленые растения в ряде своих потенциальных свойств отражают характерные черты радиационного режима, к которому они исторически адаптированы. Этот исторический принцип фундаментально развит в трудах Шульгина [254—257], в которых показывается, что оптимальное строение органов, максимальная продуктивность и быстрое развитие растений имеют место в том случае, если параметры лучистой энергии, действующей в ходе онтогенеза, примерно соответствуют наиболее характерным, статистически повторяющимся параметрам солнечной радиации ареала и экологической ниши жизни вида. В этой связи следует отметить, что влияние энергии солнечной радиации на продуктивность и рост растений в разных географических зонах сказывается посредством таких показателей режима солнечной радиации [205], как: а) длина дня — оказывает влияние на темп роста через воздействие на характер распределения во времени энергии ФАР, падающей в течение дня на растительный покров (коэффициенты использования растением ФАР зависят от интенсивности ФАР); б) траектория Солнца над горизонтом (максимальные высоты Солнца) — определяет характер распределения поглощенной ФАР внутри растительного покрова; в) суммы радиации (дневные, месячные, за вегетационный период) — связаны с ростом растений косвенно, характеризуют приход ФАР в разных зонах Земли, определяя таким образом потенциальные ресурсы энергии, которые могут быть использованы для ростовых процессов.

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ФАР ФИТОЦЕНОЗАМИ

1. КПД фитоценозов

Эффективность использования солнечной радиации фитоценозами характеризуется КПД, который определяется отношением количества энергии, запасенной в продуктах фотосинтеза или образовавшейся в фитомассе урожая, к количеству использованной радиации [215]:

$$\eta = \frac{qY \cdot 100}{\sum Q_{\Phi}}, \quad (4.1)$$

где q — калорийность растения (ккал/г), Y — биологический урожай общей сухой фитомассы (г/см²), $\sum Q_{\Phi}$ — сумма ФАР за вегетационный период (ккал/см²).

Если же изучается динамика КПД, то под Y следует подразумевать прирост сухой фитомассы за рассматриваемый период, а под $\sum Q_{\Phi}$ — сумму ФАР за этот же период.

Средняя калорийность видов варьирует в пределах 3,0—5,0 ккал/г [227, 246, 322, 372, 420], например:

прерия	4,50	плевел многолетний . . .	4,15
саванна	4,56	ежа сборная	3,77
дубовый лес	4,47	люцерна	4,57
кукуруза	3,90	клевер белый	4,56

Калорийность меняется в онтогенезе и различна по органам [322, 372, 420]. Исследования Устенко [227] показали, что калорийность листьев кукурузы падает от 4,2 ккал/г в начале вегетационного периода до 2,5 ккал/г в конце его. Эта почти двухкратная разница в калорийности, наблюдаемая у одной и той же культуры, свидетельствует о необходимости уделить большее внимание исследованию калорийности видов в динамике. Различные таксономические группы имеют разную калорийность. Средняя калорийность надземных частей в ельнике неморальном следующая [230]: древесный ярус — 5,0 ккал/г, кустарниковый ярус — 4,8, травянистый ярус — 4,3, моховой ярус — 4,6, шляпочные грибы — 4,7, древесный опад — 5,2 ккал/г.

В экстремальных условиях роста растений калорийность выше, чем в благоприятных, что Фреем [230] объясняется адаптацией

растений к условиям среды. Калорийность меняется и в течение года [86, 230]. По данным Голли [322], калорийность увеличивается от юга к северу.

КПД фитоценозов можно выразить как относительно падающей, так и относительно поглощенной фитоценозом радиации. Они связаны соотношением

$$\eta_{\text{п}} = a_{\text{п}} \eta_{\text{а}}, \quad (4.2)$$

где $\eta_{\text{п}}$ — КПД, определенный относительно падающей радиации, $\eta_{\text{а}}$ — КПД относительно поглощенной радиации, $a_{\text{п}}$ — функция поглощения радиации фитоценозом.

КПД использования поглощенной фитоценозом радиации характеризует прежде всего фотосинтетическую активность и экономичность дыхания самих растений. КПД относительно падающей на РП ФАР характеризует эффективность использования растениями поверхности земли. В посевах сельскохозяйственных культур КПД относительно падающей ФАР характеризует эффективность агротехники и качество эксплуатации земли. Например, если эксперимент показывает, что КПД относительно поглощенной ФАР высокий, а относительно падающей ФАР низкий, то это значит, что растения интенсивно и эффективно фотосинтезируют, но их мало на единицу площади земли, поэтому много ФАР падает бесполезно на почву. Следовательно, либо норма сева была низкой, либо факторы среды препятствовали увеличению относительной площади листьев РП [135].

К настоящему времени накоплено довольно много данных о КПД как природных сообществ, так и сельскохозяйственных культур (табл. 14). Надо сказать, что эти результаты трудно сравнимы, так как получены по разной методике, в различных условиях среды, не всегда указано, на какой период времени рассчитан КПД и т. д.

КПД посевов зависит от срока и плотности сева, от полива, количества внесенных минеральных удобрений, от погодных условий и т. д. [13, 16, 21, 50, 75, 97, 92, 148, 149, 243, 248].

КПД естественных фитоценозов варьирует в широких пределах в зависимости от вида растений и от условий среды (табл. 14). Так, например, КПД пустынных кустарников составляет 0,06% [292], растительных сообществ эфемерной пустыни, субальпийских лугов и степей Гиссарского хребта, по данным Насырова [125], — 0,1—0,2%, альпийских травянистых растений — 0,14—0,76% [277]. Для прерии в США получено значение КПД = 0,5 ÷ 1,2% [363].

Высоким КПД (до 4,1%) отличаются популяции ежи сборной [313] норвежского происхождения. Популяции этого же вида португальского происхождения при низких температурах имеют КПД более низкий, КПД ежи сборной падает и с увеличением плотности потока падающей ФАР.

Таблица 14

Средние значения КПД некоторых фитоценозов и пределы его изменения

Фитоценоз			Автор	Фитоценоз			Автор
КПД относительно падающей ИР				КПД относительно поглощенной ИР			
Кукуруза	4,0—4,2	[161]		Рожь	2,3	[352]	
"	1,0—2,2	*		Рис	0,7—1,4	[324]	
Соя	0,4—1,1	*		Ячмень	1,1—4,8	[456]	
Рис	0,9—1,6	*		Бобы	0,2—0,5	[456]	
Сахарная свекла	1,1—1,8	*		Подсолнечник	0,8—2,1	[456]	
Картофель	0,9	[351]		Люцерна	2,1	[418]	
"	1,2	[64]		Ежа сборная	3,1	[418]	
Рожь	0,9	[352]		Плевел	3,0	[418]	
Сорго	4,0	[17]		Клевер ладино	1,8	[418]	
КПД относительно падающей ФАР				КПД относительно поглощенной ФАР			
Кукуруза	4,6	[32]		Кукуруза	2,5—5,2	[227]	
"	1,7—2,6	[97]		Пшеница яровая	8—10	[193]	
"	1,2—2,8	[149]		Пшеница озимая	1,1—6,3	[50]	
"	0,8—1,3	[99]		Ячмень	2,6	[75]	
Сорго	4,0—4,4	[243]		"	4,0	[51]	
Пшеница	1,7	[149]		Рис	2,5—4,4	[324]	
"	2,1—2,2	[21]		Хлопчатник	3,4—3,6	[16]	
"	3,7—4,0	[193]		Вика	1,4	[75]	
Рожь озимая	4,7	[148]		Луг	0,4—0,8	[42]	
"	2,2	[149]		Степь	2,9	[51]	
Сахарная свекла	2,1—2,8	[149]		Тугай	4,8	[125]	
Кормовая брюква	1,2—1,8	[146]					
Турнепс	2,4—4,5	[248]					
Горох	2,3—4,7	[248]					
Горчица белая	2,2—3,4	[248]					
Овес	3,6	[247]					
Картофель	1,2	[64]					
Тростник	3,3	[311]					
Камыш	2,8	[311]					
Рогоз	5,1	[311]					
Сорго (средний)	5,6	[17]					
Сорго (максималь- ный)	15,5	[17]					

* Photosynthesis and Utilization of Solar Energy. Level I Experiments. Report V. JIBP/PP-Photosynthesis. Jap. Nat. Subcomm. for PP(JPP). Tokyo, 1972.

Эффективными сообществами являются заросли тростника (ту-
гай), камыша и рогоза — их КПД составляет 2,8—5,1% [125, 311].
Наблюдаются весьма большие различия в среднем за вегетацион-
ный период КПД отдельных сельскохозяйственных культур

(табл. 14). Исключительно широкие пределы изменения КПД в течение вегетационного периода (относительно падающей ФАР) — от 0,4 до 9,5% отмечены у кукурузы [248]. По данным Устенко [227], в особенно благоприятные для фотосинтеза периоды у поливных растений этих культур КПД, рассчитанный относительно поглощенной ФАР, достигает 12,5%.

Рекордные значения КПД имеют поливные посевы сорго. По данным Асророва [17], среднее значение КПД за вегетационный период у сорго составляет 4% по падающей и 5,5% по поглощенной ФАР. В период максимального роста КПД этой культуры достигает 15,5%.

Средняя для всей территории СССР величина КПД естественных РП составляет приблизительно 0,7% для ФАР и 0,4% для интегральной радиации [38]. Средний КПД всей растительной продукции на земле низкий и оценивается равным 0,2% [363]. Установление динамики КПД в течение вегетационного периода, определение средних значений его для отдельных культур и сортов в оптимальных условиях среды — необходимое условие для оценки потенциального урожая. Знание среднего уровня и динамики КПД является предпосылкой для программирования урожая.

2. Коэффициент хозяйственной эффективности урожая

Важным показателем продуктивности фитоценозов, в частности посевов сельскохозяйственных культур, является коэффициент хозяйственной эффективности урожая $K_{хоз}$, выражающий отношение количества сухой фитомассы хозяйственной части урожая (зерно, клубни и т. д.) к весу общей сухой фитомассы [132]. Коэффициент хозяйственной эффективности зависит от сорта сельскохозяйственных культур и от агрометеорологических условий. Например, $K_{хоз}$ озимой пшеницы в условиях Полтавской области варьирует от 13 до 53% [110]. Из причин, снижающих $K_{хоз}$, прежде всего следует отметить засуху и полегание растений. При высокой общей продуктивности фотосинтеза и высоком приросте общей сухой фитомассы снижение $K_{хоз}$ обусловлено [110, 111, 132, 137] ухудшением условий ФАР внутри посева при интенсивном вегетативном росте растений; высокорослостью растений; недостаточной обеспеченностью растений питательными веществами при высокой влажности почвы.

Согласно исследованиям Алиева [13], минеральные элементы при дробном и дифференциальном применении повышают $K_{хоз}$ и качество урожая. Совместное внесение азота и фосфора, усиленное фосфорное питание, а также бор и марганец способствуют повышению $K_{хоз}$, тогда как усиленное азотное питание и медь снижают $K_{хоз}$ отдельных культур [13]. Анализ полученных уникальных данных опытов с озимой рожью и пшеницей на Полтавской

опытной станции в течение 71 года (начиная с 1886 г.) позволяет сделать некоторые важные выводы [111]: 1) в ходе селекции урожай как общей сухой фитомассы, так и зерна постепенно повышается, при этом отмечается тенденция роста $K_{хоз}$; 2) $K_{хоз}$ снижается как при очень низком, так и при достаточно высоком накоплении фитомассы, но является наибольшим при некотором среднем значении фитомассы (рис. 56).

Таким образом, высокий уровень накопления общей фитомассы является, с одной стороны, базой для создания высокого урожая зерна, с другой — часто ведет к снижению показателя хозяйственной полезности посевов $K_{хоз}$ [137]. Следовательно, уровень хозяйственно ценной части урожая не всегда пропорционален значению КПД, рассчитанному по общей сухой фитомассе. Поэтому наряду с КПД посева η , рассчитанным по общей сухой фитомассе, иногда можно рассматривать отдельно КПД хозяйственно ценной части урожая за вегетационный период:

$$\eta_{хоз} = \frac{qm_{хоз}}{\sum Q_{\Phi}}, \quad (4.3)$$

где $m_{хоз}$ — сухая фитомасса хозяйственно ценной части урожая, q — калорийность урожая, $\sum Q_{\Phi}$ — сумма ФАР за вегетационный период. Таким образом, $\eta_{хоз}$ — это доля ФАР, запасенная в течение вегетационного периода в фитомассе хозяйственно ценных органов растений. КПД, рассчитанный по общей сухой фитомассе, и $\eta_{хоз}$ связаны соотношением

$$\eta_{хоз} = \eta K_{хоз}. \quad (4.4)$$

Следовательно, чтобы обеспечить высокие значения КПД хозяйственно ценной части урожая, разведение новых сортов и все агротехнические приемы должны быть направлены на обеспечение высокого $K_{хоз}$ при высоком значении КПД общей фитомассы посева η .

3. Верхний предел КПД посевов

КПД посева в целом значительно ниже КПД листьев. Естественными причинами снижения КПД посевов являются: 1) недостаточная площадь листовой поверхности в начале вегетационного

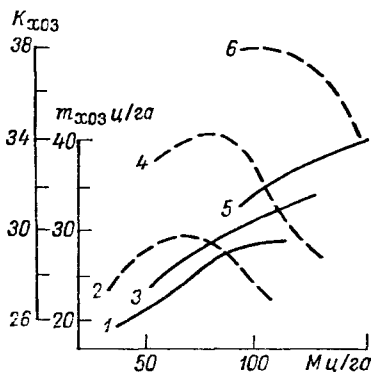


Рис. 56. Изменение урожая зерна и показателей $K_{хоз}$ в зависимости от урожая сухой фитомассы озимой пшеницы в процессе сортосмены.

1, 3, 5 — вес зерна, 2, 4, 6 — $K_{хоз}$, 1, 2 — испытания 1886—1907 гг., 3, 4 — 1923—1928, 1944—1961 гг.; 5, 6 — 1952—1962 гг.

периода, что не позволяет полностью использовать падающую на посев ФАР; 2) постепенное увеличение в ходе роста затрат на дыхание фотосинтезирующих и нефотосинтезирующих органов растений; 3) наличие листьев, фотосинтетически не активных из-за их возраста; 4) наличие листьев, не адаптированных к существующим условиям ФАР внутри посева.

В ряде работ проведена оценка возможного верхнего предела КПД посевов. Всесторонне продуманными можно считать оценки Ничипоровича. В его работе [132] посевы по их средним значениям КПД подразделяются на следующие группы:

обычно наблюдаемые	0,5—1,5%
хорошие	1,5—3,0%
рекордные	3,5—5,0%
теоретически возможные	6,0—8,0%

По нашим оценкам, теоретически возможный КПД посева ячменя несколько ниже предполагаемого Ничипоровичем и составляет около 5% [218].

НЕКОТОРЫЕ ПРИНЦИПЫ МАКСИМАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ФАР ПОСЕВАМИ

1. Потенциальный урожай посевов

При разработке принципов максимального использования ФАР и программирования урожайности посевов сельскохозяйственных культур прежде всего следует уточнить значение теоретически максимально возможного урожая. При этом целесообразно использовать понятие «потенциальный урожай» (ПУ). ПУ — это значение урожая, которое обеспечивается приходом энергии ФАР при оптимальном в течение вегетационного периода режиме метеорологических факторов. ПУ общей сухой фитомассы (г/см^2) может быть рассчитан по формуле

$$Y_{\text{пот}} = \int_0^{\tau_0} \frac{\eta_{\text{пот}}(t)}{q(t)} Q_{\Phi}(t) dt, \quad (5.1)$$

где $\eta_{\text{пот}}(t)$ — функция (ход) потенциального КПД посева в течение вегетационного периода, $q(t)$ — калорийность растений (ккал/г), $Q_{\Phi}(t)$ — функция дневных сумм ФАР в течение вегетационного периода (ккал/см^2), τ_0 — длина вегетационного периода в днях.

ПУ общей сухой фитомассы можно приближенно рассчитать на основании среднего за вегетационный период потенциального КПД

$$Y_{\text{пот}} = \frac{\eta_{\text{пот}} \sum Q_{\Phi}}{q}, \quad (5.2)$$

где $\eta_{\text{пот}}$ — средний за вегетационный период потенциальный КПД, $\sum Q_{\Phi}$ — приход ФАР за вегетационный период.

ПУ хозяйственно ценных органов (зерна, клубней картофеля и др.) рассчитывается включением в формулу (5.1) соответствующей функции роста $A_j(t)$ или использованием множителя $K_{\text{хоз}}$ в формуле (5.2). ПУ зависит не только от сумм ФАР, но и от хода потенциального КПД посева в течение вегетационного периода. Потенциальный КПД посева — это максимальный КПД посева, обеспечиваемый биологическими свойствами сорта, современной агротехникой и уровнем плодородия почвы в оптимальных для данного сорта метеорологических условиях. Следовательно, при неизменном приходе ФАР ПУ посевов зависит от биологических свойств культур и сортов, а также от плодородия почвы, которые отражаются на КПД.

Значения потенциального КПД и ПУ непостоянны. В связи с интенсификацией сельскохозяйственного производства, с разведением новых сортов, усовершенствованием агротехники и увеличением доз удобрений потенциальный КПД и ПУ возрастают.

Уточнение значения ПУ вызывает необходимость в экспериментальном определении хода потенциального КПД посевов разных культур и сортов в течение вегетационного периода налаживанием опытов с оптимизацией условий.

Динамика и среднее значение потенциального КПД данной культуры или данного сорта могут быть определены также при помощи математической модели хода формирования урожая [349] с использованием параметров сорта, определенных в оптимальных условиях. Приемлемым можно считать и определение потенциального КПД путем соответствующей статистической обработки многолетних данных об урожаях районированных сортов в разных почвенно-климатических условиях. Для этого можно приспособить также методику определения географического максимума урожайности сельскохозяйственных культур [58, 59].

Из-за отсутствия данных о ходе потенциального КПД в течение вегетационного периода для расчета ПУ в зависимости от прихода ФАР нами использованы средние значения потенциального КПД, определенные теоретически, или заданные значения КПД [214]. Составлена таблица (табл. 15), на основании которой можно определить ПУ в любом районе, если известны суммы ФАР и средний потенциальный КПД посева.

Для получения представления о распределении ПУ на территории СССР за вегетационный период при КПД 5% и $K_{\text{хов}} = 0,5$ нами составлена соответствующая карта (рис. 57) на основе карты приходов ФАР за вегетационный период [62]. При этом вегетационным считался период со средней температурой выше 10°C. Рассмотрение этой карты показывает, что потенциальный урожай на территории СССР варьирует в очень широких пределах в зависимости от приходов ФАР. Наибольшие урожаи возможны в южных районах нашей страны благодаря длительному вегетационному периоду и большим приходам ФАР. В этих районах урожаи хозяйственно ценных органов за вегетационный период могут достигать 250—350 ц/га. В радиационных условиях Эстонии урожаи хозяйственно ценных органов могут достигать 130—150 ц/га.

Каким образом лучше использовать существующие возможности? Согласно расчетам, верхний предел однократного урожая зерновых культур на юге не выше, чем в северных районах [214]. Поэтому достичь столь высокого суммарного урожая можно лишь путем заполнения всего вегетационного периода вегетирующими растениями, т. е. следует добиваться получения двух или в некоторых зонах даже трех урожаев в год [135, 137]. Однако остается неиспользованной ФАР, приходящая во время уборки урожая,

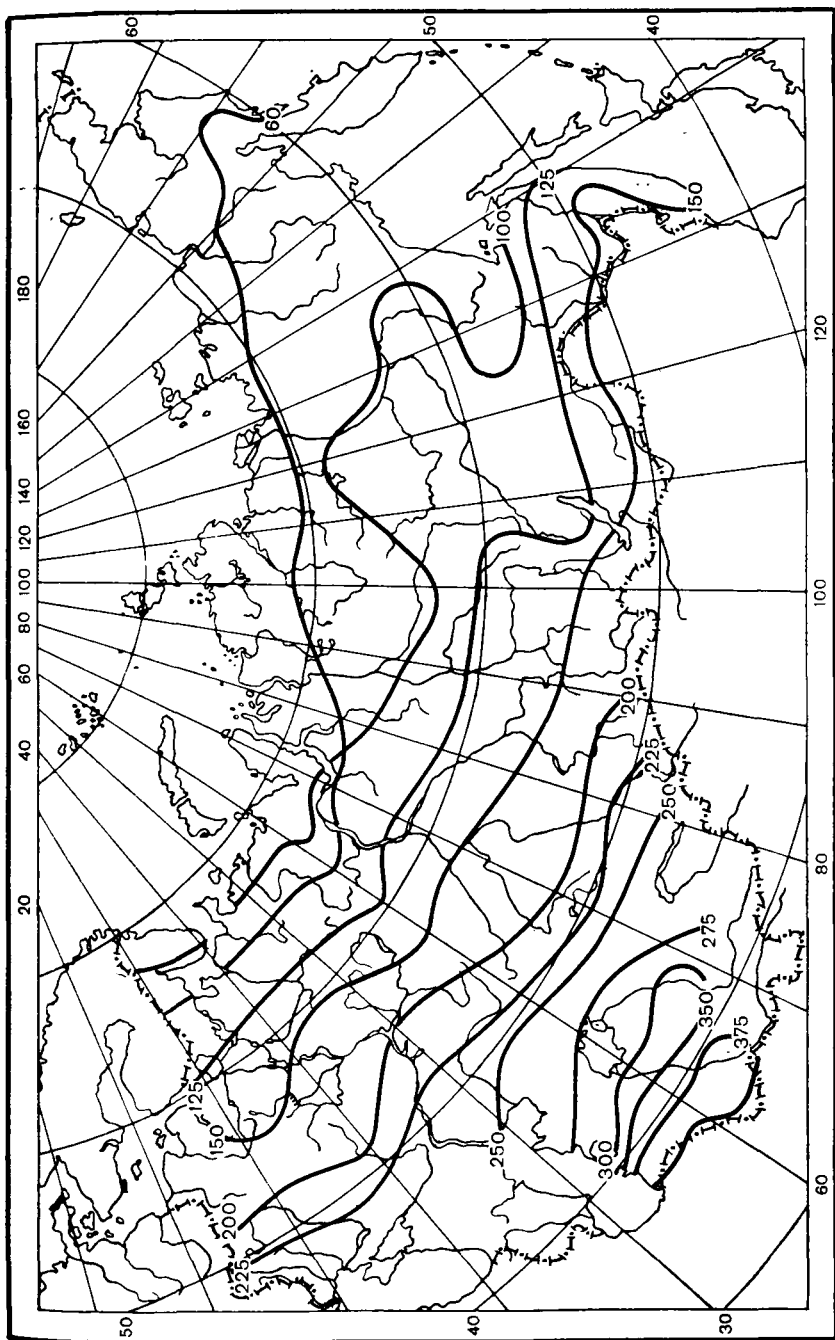


Рис. 57. Карта потенциальных урожаев [214] за вегетационный период (температура воздуха выше 10°C)
 $\eta=0.05$, $K_{\text{топ}}=0.5$.

Таблица 15

Потенциальные урожай (ц/га) при заданных КПД и приходе суммарной ФАР ΣQ_{Φ} (ккал/см²) за вегетационный период

ΣQ_{Φ}	КПД							
	0,2	0,5	1,0	2,0	3,0	4,0	5,0	6,0
ПУ общей сухой фитомассы								
10	5	12	25	50	75	100	125	150
20	10	25	50	100	150	200	250	300
30	15	38	75	150	225	300	375	450
40	20	50	100	200	300	400	500	600
50	25	62	125	250	375	500	625	750
60	30	75	150	300	450	600	750	900
ПУ посевов при $K_{\text{хоз}}=0,5$								
10	2	6	12	25	38	50	62	75
20	5	12,5	25	50	75	100	125	150
30	8	19	38	75	112	150	188	225
40	10	25	50	100	150	200	250	300
50	12	31	62	125	188	250	312	375
60	15	38	75	150	225	300	375	450

подготовки почвы к повторному севу и т. д. Поэтому приведенные нами возможные урожаи для южных районов несколько завышены.

На основе карты ПУ можно заключить, что в настоящее время имеются еще большие резервы для повышения урожайности сельскохозяйственных культур. Для рационального использования этих резервов необходима дальнейшая разработка теории высокой продуктивности и принципов программирования урожайности.

2. Основные условия эффективного использования ФАР растениями

2.1. Действительно возможный урожай

Действительно возможный урожай (ДВУ) — это урожай, который определяется значением ПУ и лимитирующим действием режима метеорологических факторов в течение вегетации. ДВУ отличается от ПУ тем больше, чем больше метеорологические факторы отличаются от оптимальных.

В первом приближении можно игнорировать взаимосвязанность воздействия метеорологических факторов на урожай и выражать ДВУ формулой

$$Y_{\text{ДВУ}} = Y_{\text{пот}} F_1(f_1) F_2(f_2) \dots F_k(f_k), \quad (5.3)$$

где $Y_{\text{ДВУ}}$ — действительно возможный максимальный урожай, $F_i(f_i)$ — функция, выражающая зависимость урожая от фактора f_i .

Задача агротехники, мелиорации, районирования культур, селекции и разработки принципов повышения эффективности использования посевами ФАР — уменьшить разности между $Y_{\text{ДВУ}}$ и $Y_{\text{пот}}$, т. е. уменьшить разность

$$\Delta Y = Y_{\text{пот}} - Y_{\text{ДВУ}} = Y_{\text{пот}} \left[1 - \prod_{i=1}^k F_i(f_i) \right]. \quad (5.4)$$

Другими словами, эта разность определяет максимальный прирост урожая, если удастся оптимизировать фактор f_i .

Функцию $F_i(f_i)$ можно определить путем обработки многолетних данных об урожаях в разных почвенно-климатических условиях, выяснив статистическую зависимость урожая от метеорологических факторов. При этом можно использовать методику Шабанова [242] или информационный анализ [151, 152].

Главной предпосылкой для получения высокого урожая, близкого к ПУ, является оптимальность водного режима в посевах. Поэтому при программировании урожаев прежде всего необходимо обращать внимание на изучение и регулирование водного режима листьев.

2.2. Оптимальный водный режим растений

Рост растений и уровень урожая зависят от интегрального эффекта воздействия многих факторов, каждый из которых может лимитировать процессы жизнедеятельности растений.

Главной предпосылкой для получения высокого урожая, близкого к ПУ, является оптимальность водного режима в посевах. Водный режим растений весьма сложен. Рассмотрению его посвящены многочисленные исследования (см., например, [29, 33, 34, 191, 327]). В данном труде ограничимся рассмотрением только некоторых самых общих его сторон.

Известно, что уменьшение влагозапасов в почве сопровождается соответствующими изменениями состояния растений. Прежде всего уменьшается водный потенциал листьев, увеличивается устойчивое сопротивление диффузии CO_2 и H_2O . Вслед за этим снижаются интенсивность фотосинтеза, транспирации и скорость

роста. Значение водного потенциала листьев, при котором ингибируется рост растений, различно у разных видов. Оно зависит также от возраста растения [280, 347]. Например, увеличение размеров листьев кукурузы, сои и подсолнечника будет лимитировано при падении водного потенциала ниже —4 бар.

Поскольку рост растений и формирование урожая растений определяются главным образом их газообменом, то интересно рассматривать зависимость последнего от водного потенциала листьев. У пшеницы (сорт Эра) и ячменя (сорт Диксон) обнаружена [347] тесная корреляция ($r^2 = 0,72$, $p = 0,99$) между интенсивностью газообмена верхнего листа, так называемого флага, и его водным потенциалом. Эта зависимость у обеих культур выражается одинаковой прямой регрессии

$$F_L = 21,05 + 0,66\Psi. \quad (5.5)$$

Значительная корреляция ($r^2 = 0,78$, $p = 0,99$) обнаружена и между транспирацией и водным потенциалом флага у этих культур, которая выражается соотношением

$$E_L = 2,56 + 0,09\Psi, \quad (5.6)$$

где E_L — интенсивность транспирации листьев ($\text{г H}_2\text{O}/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$).

В последние годы обнаружено, что интенсивно фотосинтезирующими органами у зерновых культур, кроме листьев, являются колосья, ости и стебли [198]. Весьма интересной является обнаруженная зависимость между интенсивностью газообмена колосьев (остей) и водным потенциалом флага, а также аналогичная зависимость между транспирацией колосьев и водным потенциалом флага [347].

Интенсивность газообмена флага у пшеницы и ячменя снижается до нуля при водном потенциале листьев —32 бар, а транспирация полностью прекращается при водном потенциале —28 бар. Соответствующие значения для колосьев мало отличаются [347].

Обнаружена также тесная корреляция ($r = 0,91$) между интенсивностью газообмена и интенсивностью транспирации [347]. Эту зависимость можно считать естественной, так как интенсивность обоих рассматриваемых процессов больше всего зависит от диффузионного сопротивления устьиц [317, 442].

Хотя зависимость прироста фитомассы посевов от функции фотосинтеза и газообмена листьев весьма сложная, все же в конечном счете последние определяют урожай.

Имея в виду тесную корреляцию между интенсивностью газообмена и интенсивностью транспирации листьев, есть основание считать физиологически обоснованной обнаруженную некоторыми авторами [427, 433, 494] косвенную корреляцию между приростом фитомассы и транспирацией. На основании результатов этих ра-

бот в качестве функции снижения урожая водным дефицитом можно использовать отношение

$$F_1 = E/E_0, \quad (5.7)$$

где F_1 — функция снижения урожая водным дефицитом, которая в данном случае представляет собой коэффициент почвенно-атмосферного увлажнения, E — суммарное испарение растительностью, E_0 — испаряемость растительности.

При условии $E = E_0$ водный режим посева можно считать оптимальным. Если $E < E_0$, то урожай лимитируется водным дефицитом.

На основании формул (4.3) и (5.7) можно написать

$$Y_{\text{ДВУ}} = Y_{\text{пот}} \frac{E}{E_0}. \quad (5.8)$$

Включая сюда выражение (4.2), получаем

$$Y_{\text{ДВУ}} = \frac{\eta_{\text{пот}} E \sum Q_{\Phi}}{q E_0}. \quad (5.9)$$

Недополучаемый из-за водного дефицита $\Delta E = E_0 - E$ урожай будет

$$\Delta Y = Y_{\text{пот}} - Y_{\text{ДВУ}} = Y_{\text{пот}} \left(1 - \frac{E}{E_0}\right), \quad (5.10)$$

или

$$\Delta Y = \frac{\eta_{\text{пот}}}{q} \sum Q_{\Phi} \left(1 - \frac{E}{E_0}\right). \quad (5.11)$$

Из уравнения водного баланса при отсутствии стока получим

$$E = W_{\text{н}} - W_{\text{к}} + x, \quad (5.12)$$

где $W_{\text{н}}$ — весенние запасы влаги в почве, $W_{\text{к}}$ — конечные запасы влаги в почве, x — количество осадков.

Испаряемость можно приближенно представить в виде [76]

$$E_0 = 0,63 \frac{\sum R}{L}, \quad (5.13)$$

где $\sum R$ — радиационный баланс (ккал/(см² · период)), L — скрытая теплота испарения воды (ккал/г).

Учитывая выражения (5.12) и (5.13), на основе формул (5.9) — (5.13) можно оценить действительно возможные урожай и урожай, недополучаемый из-за дефицита осадков, если $E \leq E_0$.

Рассмотрение этих формул показывает, что потери урожая из-за водного дефицита возрастают с повышением ПУ и КПД посева. Следовательно, прибавка урожая при дождевании тем выше, чем больше ПУ и КПД посева. В качестве примера приведем

табл. 16, где даны значения урожая, недополучаемого из-за дефицита воды 1 см при разных значениях КПД и ПУ. Расчеты проведены для многолетних трав по данным об осадках за несколько лет в климатических условиях Эстонии.

Таблица 16

Потенциальный урожай за вегетационный период при разных значениях потенциального КПД посевов и урожаи, недополучаемые из-за дефицита осадков в количестве 1 см

КПД относительно ФАР	ПУ (ц/га) при $K_{хоз} = 0,5$	Недополучаемый урожай $\Delta Y / \Delta E$ (ц/га·см)
1,0	38	1,2
2,0	75	2,4
3,0	112	3,6
4,0	150	4,8

Исложенная эмпирическая модель позволяет решать практически важную задачу — планировать эффективное территориальное размещение оросительных систем. Для этого следует создать карты ПУ, ДВУ и урожаев, недополучаемых из-за водного дефицита. Такие карты для Эстонии составлены автором совместно с коллегой Карингом. Для расчетов использовались формулы (5.8)—(5.13) и средние многолетние данные об исходных величинах. Расчеты проводились на ЭВМ, причем результаты представлены в виде машинных картограмм (рис. 58), полученных по методике Каринга [76]. Существенный водный дефицит в Эстонской ССР возникает в июне, когда коэффициент почвенно-атмосферного увлажнения в среднем равен 0,57 [76]. В этот месяц урожаи многолетних трав, недополучаемые из-за дефицита осадков, при КПД = 4% могут достигать в прибрежных районах 20—27 ц/га, составляя до 65% среднего уровня ПУ (рис. 58). Однако в этих районах плодородие почвы невысокое и создание посевов с высоким потенциальным КПД предполагает использование больших доз минеральных удобрений. Во внутренних районах республики дефицит осадков меньше и недополучаемые урожаи сравнительно небольшие, составляя при КПД = 4% около 6—10 ц/га. В среднем по республике недополучаемые урожаи в июне при КПД = 4% составляют приблизительно 16 ц/га, или около 41—42% среднего значения ПУ (39 ц/га).

Эффективность подачи воды, отражающаяся на величине урожая, зависит от ПУ и КПД посева. Последние определяются в основном свойствами выращиваемых сортов и количеством доступных элементов питания в почве. Поэтому повышение урожая путем оптимизации водного режима посевов неразрывно связано с оптимизацией баланса питательных элементов в почве в соответствии с уровнем запрограммированного урожая.

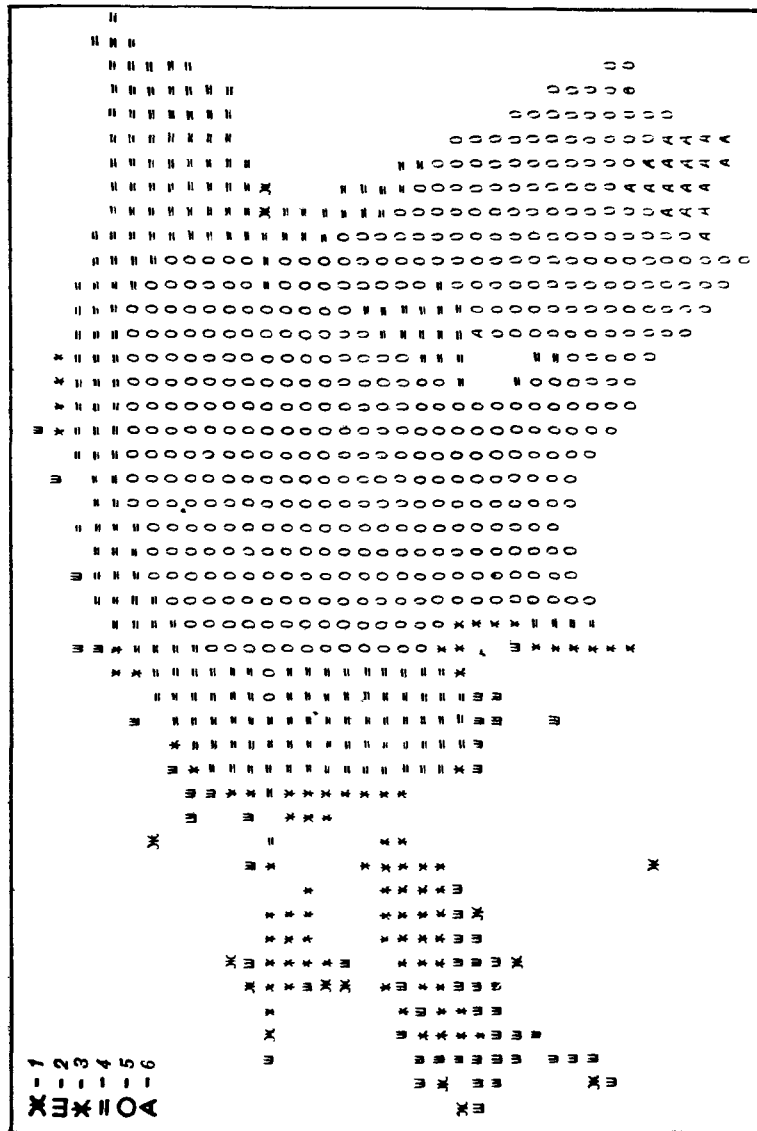


Рис. 58. Карта урожаев (ц/га), недополученных из-за дефицита осадков в июне в Эстонской ССР
1) 24, 2) 20, 3) 16, 4) 12, 5) 8, 6) 4.

2.3. Оптимальный баланс удобрений

Оптимальность режима минерального питания — это понятие не абсолютное. Оптимальные дозы удобрений зависят от запрограммированного значения КПД и урожая посева.

При определении оптимальной нормы питания необходимо учитывать баланс доступных элементов в почве, а также коэффициенты использования этих элементов растениями [78, 249]. Уравнение баланса доступных элементов минерального питания можно приближенно написать в виде

$$e_d E_d + e_n E_n + e_m E_m = E_v, \quad (5.14)$$

причем

$$E_v = e_z Y_z + e_c Y_c, \quad (5.15)$$

где E_d — количество данного доступного элемента в почве (кг/га), e_d — коэффициент усвоения данного элемента из почвы, E_n — количество внесенного навоза (кг/га), e_n — коэффициент усвоения данного элемента из навоза, E_m — количество внесенного минерального удобрения, e_m — коэффициент усвоения данного элемента из минерального удобрения, E_v — вынос данного элемента из почвы урожаем (кг/га), Y_z и Y_c — урожай зерна и соломы, e_z и e_c — процентное содержание данного элемента в сухой фитомассе зерна и соломы.

В это уравнение должны входить члены, описывающие количество элементов, вносимых в почву осадками из атмосферы, семенами, азотобактериями и т. д.

При программировании определенного уровня урожая расчет необходимого количества элементов минерального питания (например N, P_2O_5 и K_2O) проводится по вышеприведенному уравнению баланса в предположении, что количество внесенных удобрений компенсирует вынос элемента из почвы или на 10—30% превышает его [78]. Для расчетов необходимо определить или уточнить в хозяйствах коэффициенты усвоения питательных веществ из почвы, навоза и минеральных удобрений для выращиваемых культур. Кроме того, необходимо иметь картограммы обеспеченности почвы азотом, фосфором и калием.

Вынос элементов минерального питания урожаем пропорционален урожаю, причем вынос элемента в расчете на единицу количества урожая сравнительно мало зависит от условий внешней среды [124]. В случае тимофеевки луговой вынос азота и K_2O в расчете на единицу количества урожая (удельный вынос) в среднем равен 2,0 кг/ц. Аналогичная величина для P_2O_5 будет 0,46 кг/ц.

Сравнительно малая изменчивость удельного выноса позволяет определить оптимальную дозу удобрений по упрощенной методике [78].

Следует отметить, что оптимальный водный режим и оптимальный баланс элементов минерального питания не дают полной гарантии для получения запрограммированных урожаев, а являются только необходимыми предпосылками. Запрограммированные высокие урожаи могут быть обеспечены созданием посевов с оптимальной архитектурой и оптимальным радиационным режимом, с функциями роста отдельных органов растений, обеспечивающими высокий фотосинтетический потенциал посева. Только такие посевы могут использовать оптимальный водный режим и режим минерального питания для усвоения ФАР с высоким КПД.

3. Оптимальность площади листьев посевов

Важное условие для использования энергии солнечной радиации с высоким КПД должно заключаться в том, чтобы площадь листьев в посеве росла, достигала оптимальной величины наиболее быстро и долго удерживалась в активном состоянии, снабжая ассимилятами репродуктивные и запасающие органы [135, 137]. В конце вегетационного периода важно, чтобы листья перемещали в репродуктивные или запасающие органы максимальное количество пластических веществ, накопившихся в структурах самих листьев [137]. Такой характер изменения площади листьев дает возможность поглощать в течение вегетационного периода в среднем не менее 80% энергии ФАР. Однако в практике сельского хозяйства это условие не всегда выполняется. При недостаточном снабжении растений водой и минеральными веществами, из-за засоренности и т. п. площадь листьев посева будет малой. Следовательно, степень поглощения посевом ФАР и интенсивность газообмена также будут невысокими. В неблагоприятных для фотосинтеза условиях активность фотосинтетического аппарата растений падает, увеличиваются затраты веществ на дыхание. Бесполезно теряется ФАР также вследствие того, что фактически период вегетации растений оказывается гораздо более коротким, чем потенциально возможный период, имея в виду, например, длину периода со средней суточной температурой выше 5°C [135]. Особенно велико недоиспользование энергии солнечной радиации в весенние месяцы, когда Солнце сравнительно высоко и ФАР достаточно для активной фотосинтетической деятельности. Опоздание с севом, в частности, таких культур, всходы которых в ранние фазы характеризуются медленным ростом, приводит к значительному недоиспользованию ФАР. В результате в месяцы с максимальным приходом ФАР посевы имеют слишком малую площадь листьев и мало поглощают энергию ФАР. К тому времени, когда площадь листьев достигает оптимальных размеров, уже значительно снижается интенсивность ФАР и ухудшается тепловой режим.

Сказанное хорошо иллюстрирует пример из практики сельского хозяйства Англии. В 1938 г. Ватсон и Баптиста обратили внимание на то, что если сеять сахарную свеклу раньше обычного, то урожай возрастает, благодаря росту листовой поверхности в начальные стадии роста [458]. В настоящее время ранний сев сахарной свеклы принят в агрономической практике Англии. Любопытны также опыты с капустой, проведенные в Англии [459]. Оказывается, урожай капусты будет значительно выше, если посеять ее осенью. Так, например, капуста, посеянная в августе или сентябре, развила к концу мая следующего года площадь листьев $L = 2 \text{ м}^2/\text{м}^2$ и дала в сентябре урожай 220 ц/га. Но капуста, засеянная в апреле, т. е. в обычное время, развила к концу мая малую площадь листьев, равную $0,06 \text{ м}^2/\text{м}^2$, и дала урожай только 83 ц/га.

Весьма интересные результаты, иллюстрирующие значение оптимизации размеров листовой поверхности кукурузы, приводятся Чирковым [240]. При одинаковых запасах влаги увеличение площади листьев в фазу выметывания метелки в три раза обуславливает увеличение урожая зерна в два раза (табл. 17).

Таблица 17

Зависимость урожая кукурузы от площади листьев при одинаковых запасах влаги в слое 0—50 см в фазу выметывания метелки

Относительная площадь листьев ($\text{м}^2/\text{м}^2$)	Запас влаги (мм)	Урожай (ц/га)	Запас влаги (мм)	Урожай (ц/га)
0,7	40	15,7	80	23,1
1,3	40	23,3	80	37,7
2,1	40	30,2	80	48,0

При хорошей обеспеченности посева водой и минеральным питанием ситуация иная. Растения будут интенсивно расти и посев может загустеть сверх нормы, суммарная площадь листьев растений может достичь большой величины. Основная часть ФАР будет поглощаться листьями верхних ярусов, листья же нижних ярусов будут находиться в условиях недостаточной ФАР, не превышающей компенсационного пункта. Такие листья только растрачивают органическое вещество, их дыхание больше фотосинтеза. Они становятся паразитирующими, существующими за счет оттока ассимилятов из листьев верхних ярусов [132, 135, 298]. Газообмен и урожай всего РП уменьшатся [135, 227, 228]. В конце концов нижние листья отомрут. Возникнут и другие нежелательные последствия чрезмерной загущенности посева: образуются неполноценные продукты фотосинтеза, снизится качество урожая, чрезмерно разрастется хозяйственно малоценная часть урожая (ботва, солома) в ущерб хозяйственно ценным органам растений — клуб-

ням, корневищам, зерну, початкам [135]. В этих условиях сильно снижается эффективность удобрений и полива.

Для образования репродуктивных органов и хозяйственно ценной части урожая важно, чтобы суммарная площадь листьев РП была оптимальной.

Каков количественно критерий оптимальности площади листьев в посевах? Оптимальной принято считать [298, 354, 391, 397, 438, 452, 469] такую площадь листьев, которая обеспечивает максимальный газообмен посева (рис. 59 б). Большинство исследователей пришли к заключению, что у сельскохозяйственных культур

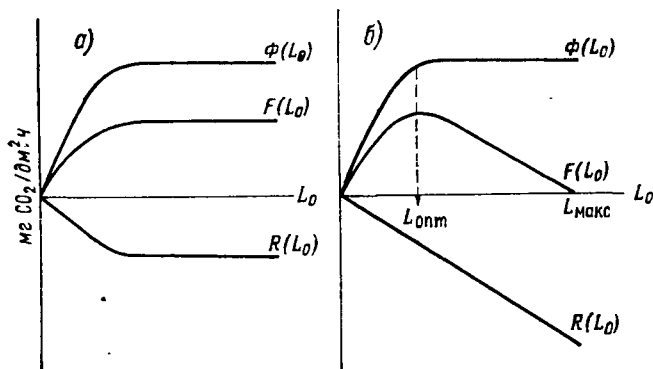


Рис. 59. Зависимость интенсивности фотосинтеза, газообмена и дыхания от относительной площади листьев посева L_0 .

а — дыхание пропорционально фотосинтезу, б — дыхание пропорционально относительной площади листьев.

оптимальная площадь листьев варьирует в пределах 2—7 $\text{м}^2/\text{м}^2$ [60, 135, 137, 194, 240, 274, 276, 283, 286, 297, 303, 304, 328, 329, 418, 423, 448, 452, 479].

Для ряда культур не удалось установить оптимальной площади листьев [144, 282, 286, 334, 377, 386, 443, 430, 486, 488]. Поэтому в работе Мак Кри и Тротона [386] считается, что оптимальной площади листьев не существует, если интенсивность дыхания пропорциональна интенсивности фотосинтеза, так как в этом случае в посеве не наступает компенсационного пункта (рис. 59). В самом деле, у некоторых видов компенсационные пункты низки и оптимальные площади листьев высокие (до 10 $\text{м}^2/\text{м}^2$). На наш взгляд, это не означает, что оптимальной площади листьев вообще не существует. Она может не выявляться у видов, в большей степени адаптированных к условиям ФАР по ярусам, и у видов с высокой экономичностью дыхания на поддержание структур. Но в принципе оптимальные площади листьев должны существовать, ибо: 1) полной адаптации к ФАР не существует; 2) фотосинтез

происходит только в светлое время суток, дыхание же — кругло-суточно.

Оптимальная площадь листьев зависит также от структуры РП, от вида и сорта растений, от морфологии растений, возраста листьев и стадии роста растений [423], а также от условий среды. Например, у хлопчатника оптимальная площадь листьев обнаруживается только при высокой температуре [377], а у клевера (*Trifolium Subterraneum*) — при низкой интенсивности света [361]. В нормальных условиях оптимальной площади листьев у этих видов не наблюдалось.

Математическое выражение оптимальной площади листьев впервые дано в Японии [354, 391]. Оно может быть найдено из уравнения

$$\frac{\partial F_c(L)}{\partial L} = 0 \quad (5.16)$$

при решении с учетом выражений (2.1) и (2.102) относительно L . Полученная таким путем формула имеет вид

$$L_{\text{опт}} = \frac{1}{K} \ln \frac{K\bar{Q}(a - bR_L)}{R_L(1 - \tau_L)}, \quad (5.17)$$

где $\bar{Q}$ — средняя за день плотность потока ФАР. Остальные обозначения те же, что в формулах (2.50) и (2.101).

Нами выведена более детальная, но все же приближенная формула для расчета оптимальной площади листьев [216]

$$L_{\text{опт}} = \frac{\sin \bar{h}_{\odot}}{G_L(\bar{h}_{\odot})} \ln \frac{\bar{Q}G_L(\bar{h}_{\odot})[\tau_0 - 24c]}{24(1 - \sqrt{c})\sqrt{c}\pi \sin \bar{h}_{\odot}}, \quad (5.18)$$

где $G_L(\bar{h}_{\odot})$ — функция геометрической структуры РП при высоте Солнца $\bar{h}_{\odot}$, соответствующей моменту $Q = \bar{Q}$, τ_0 — длина дня.

В теории продуктивности растительного покрова интенсивность фотосинтеза и дыхания рассчитывается на единицу площади поверхности листа. Однако площадь листа, а следовательно и относительная площадь листьев всего растительного покрова, еще не определяет полностью размеров фотосинтетического аппарата. Размеры фотосинтетического аппарата могут сильно различаться при одной и той же площади листа и относительной площади листьев всего растительного покрова. Объясняется это различной толщиной листовых пластинок или различной удельной плотностью листа.

Из (2.70) и (2.71) можно вывести формулу, учитывающую УПП листьев при формировании оптимальной площади листьев:

$$L_{\text{опт}} = \frac{\sin \bar{h}_{\odot}}{G_L(\bar{h}_{\odot})} \ln \frac{\bar{Q} G_L(\bar{h}_{\odot}) a \left(\frac{\tau_0}{24} \sigma_1 - \sigma_2 \right)}{\sigma_2 \sigma_1 m_t \sin \bar{h}_{\odot}}. \quad (5.19)$$

Для максимального суммарного газообмена $F_{\text{макс}}$, т. е. для газообмена всего РП толщиной $L_{\text{опт}}$ получено выражение [216]

$$F_{c_{\text{макс}}} = \frac{a(1-\sqrt{c}) \bar{\Pi} \tau_0 \sin \bar{h}_{\odot}}{G_L(\bar{h}_{\odot}) \sqrt{c}} \ln \left[\frac{1 + \frac{G_L(\bar{h}_{\odot}) \sqrt{c} \bar{Q}}{(1-\sqrt{c}) \bar{\Pi} \sin \bar{h}_{\odot}}}{1 + \frac{24c}{\tau_0 - 24c}} \right] - \\ - 24a \sqrt{c} (1-\sqrt{c}) \bar{\Pi} \frac{\sin \bar{h}_{\odot}}{G_L(\bar{h}_{\odot})} \ln \frac{\bar{Q} G_L(\bar{h}_{\odot}) [\tau_0 - 24c]}{24(1-\sqrt{c}) \sqrt{c} \bar{\Pi} \sin \bar{h}_{\odot}}. \quad (5.20)$$

Из анализа формул (5.18) и (5.19) вытекает, что оптимальная площадь листьев зависит от видовых особенностей растений и от режима ФАР. Она больше у видов с меньшими затратами на дыхание [216]. У видов с большой ИРП, обладающих высоким плато световой кривой газообмена и высоким компенсационным пунктом, $L_{\text{опт}}$ при прочих равных условиях несколько меньше, чем у видов с малой ИРП. Например, такие культуры, как кукуруза, сорго, ИРП которых 0,1 кал/(см²·мин) и коэффициент затрат $c = 0,03 \div 0,05$ (см. табл. 11), могут иметь оптимальную площадь листьев 3—5 м²/м². Брюква, ИРП которой 0,025 и коэффициент затрат $c = 0,11$, имеет $L_{\text{опт}} = 5 \div 7$ м²/м². Несмотря на меньшую ИРП подсолнечника, его $L_{\text{опт}}$ превышает $L_{\text{опт}}$ кукурузы, так как коэффициент затрат у подсолнечника больше ($c = 0,2$).

Нами выполнен расчет $L_{\text{опт}}$ адаптированного к ФАР посева, ИРП которого уменьшается с глубиной РП следующим образом:

L	0—1	1—2	2—3	3—6
$\bar{\Pi}$	0,1	0,05	0,025	0,01

В таком случае оптимальной площади листьев посева не наблюдается [216].

В результате компенсации длины дня и средней величины ФАР оптимальная площадь листьев летом мало отличается на разных широтах (рис. 60 а). Такой же вывод сделан Будыко и Гандиным [37]. Несколько большее изменение в географическом разрезе характерно для максимального значения газообмена (рис. 60 в и г). Однако осенью географическая зависимость оптимальной площади листьев заметна. На умеренных и высоких широтах ($\varphi =$

$\approx 50-66,6^\circ$) оптимальная площадь листьев значительно уменьшается. На экваторе же величина $L_{\text{опт}}$ осенью несколько возрастает.

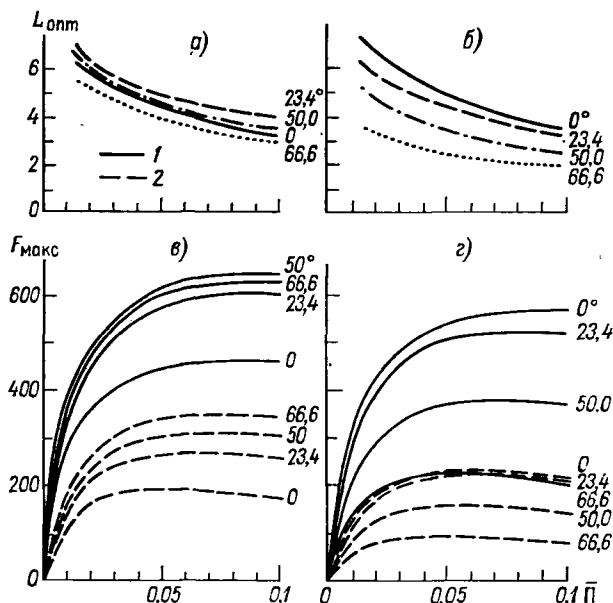


Рис. 60. Зависимость оптимальной площади листьев $L_{\text{опт}}$ и максимального значения газообмена $F_{\text{макс}}$ от ИРП на разных широтах.

а, в — июнь, б, г — сентябрь, 1) $c_1=0,02$, $c_2=0,2$, 2) $c_1=c_2=-0,1$, расположение листьев хаотичное, $a=300$.

Из формулы (5.18) вытекает следующее: 1) $L_{\text{опт}}$ ниже у РП с более высокой УПП листьев; 2) $L_{\text{опт}}$ уменьшается с увеличением коэффициента затрат $c = \sigma_2/\sigma_1$ (рис. 61); 3) в условиях короткого дня $L_{\text{опт}}$ малоэкономичных видов ниже, чем в условиях длинного дня (рис. 61).

С повышением температуры коэффициенты затрат возрастают [209, 321] и приобретают у некоторых видов значение $c = 0,3 \div 0,5$ при температурах выше 30°C . Согласно расчетам по формуле (5.18) такие виды в условиях короткого дня имеют $L_{\text{опт}} \leq 0$, т. е. при высоких температурах вообще существовать не мо-

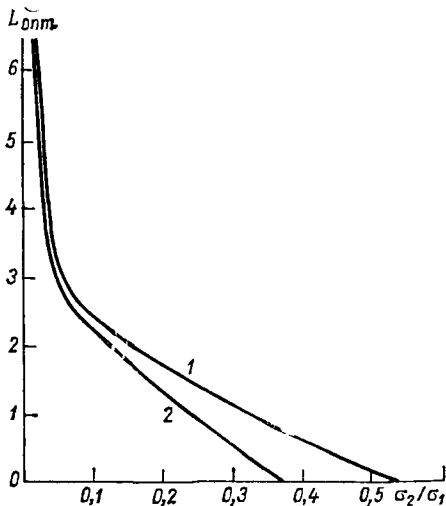


Рис. 61. Зависимость оптимальной площади листьев посева $L_{\text{опт}}$ от коэффициента затрат c .

1 — длина дня 24 ч, $\bar{Q}=0,15$ кал/(см² · мин),
 2 — длина дня 12 ч, $\bar{Q}=0,30$ кал/(см² · мин).

гут. Благодаря длинному дню и более низкой температуре малоэкономичные виды имеют лучшие возможности для образования достаточной листовой поверхности, роста и в конечном счете сохранения на севере. Такой же вывод сделан Каллисом [71] на основании расчетов газообмена.

Согласно экспериментальным данным [65, 401, 403, 407, 449], отношение интенсивности фотосинтеза к интенсивности дыхания у северных видов меньше, чем у южных. Это обстоятельство говорит о том, что, возможно, малоэкономичные виды в результате конкуренции были вытеснены на север, где они нашли более подходящие условия для роста и сохранения.

Оптимальная площадь листьев в некоторой степени зависит и от ориентации листьев в РП. Эта зависимость меньше у видов с высокой ИРП. Наибольшими показателями оптимальной площади листьев обладает посев, близкий по ориентации листьев к идеальному.

Для получения высокого урожая необходимо добиваться не только того, чтобы площадь листьев посева была оптимальной, но и того, чтобы листья фотосинтезировали наиболее продолжительное время в течение вегетационного периода.

Для характеристики продолжительности фотосинтетической работы посева в течение всего вегетационного периода или части его предложен показатель — фотосинтетический потенциал посева [132, 478]

$$\Phi_{\Pi} = \int_{t_1}^{t_2} L_0(t) dt, \quad (5.21)$$

выражаемый в (м² · день)/га.

Согласно определению Φ_{Π} , он вычисляется как сумма показателей площади листьев на гектар посева за каждый день вегетационного периода или отдельные его отрезки.

Фотосинтетический потенциал посева находится в тесной корреляции с урожаем. Эта корреляция тем сильнее, чем ближе к оптимальной площади листьев посева. Например, у томатов, баклажанов, капусты и ячменя коэффициент корреляции Φ_{Π} с урожаем доходит до 0,96, снижаясь при чрезмерном росте листьев [13, 121]. Хорошими считают такие посевы, Φ_{Π} которых не менее чем 2 млн. м² · сутки/га в расчете на каждые 100 дней фактической вегетации [135]. Эволюция фотосинтетической деятельности яровой пшеницы в процессе селекции связана со значительным ростом фотосинтетического потенциала, в результате чего пропорционально возрастает урожай общей сухой массы и зерна [89]. Особенно важно при этом увеличение доли фотосинтетического потенциала, приходящегося на период колошения — спелости.

Оптимальные графики роста листовой поверхности и формирования высокого фотосинтетического потенциала посевов могут

быть обеспечены соответствующей агротехникой и обоснованным применением элементов минерального питания [136]. Например, азот и медь, задерживая начальный рост, в дальнейшем резко увеличивают площадь листьев и сохраняют ее на высоком уровне до конца вегетации; фосфор, бор и марганец вызывают в первой половине вегетации увеличение листовой поверхности, а усиленное питание этими элементами во второй половине вегетации — снижение листовой поверхности [13].

При отборе культур и сортов для выращивания на кормовую или силосную массу следует исходить из того, чтобы выбранные культуры обладали способностью давать высокий урожай надземной сухой фитомассы и развивать высокую относительную площадь листьев в течение вегетационного периода. Для таких целей наиболее подходящими являются виды со значениями $ИРП = 0,025 \div 0,05 \text{ кал/}(\text{см}^2 \cdot \text{мин})$, компенсационный пункт которых ниже, чем у видов с высокой ИРП.

Разумеется, что площадь листьев РП не может увеличиваться до бесконечности. Беспредельный рост любого организма ограничен дыханием. Если не происходит отмирания листьев в нижних ярусах, то рост листовой поверхности будет продолжаться до тех пор, пока дыхание растительной массы станет равным суммарному фотосинтезу, а газообмен равным нулю. Исходя из условия равенства суммарного фотосинтеза и дыхания посева для оценки величины максимальной возможной площади листьев посева можно вывести соответствующую формулу [216].

Согласно расчетам максимальная площадь листьев посева на высоких и умеренных широтах может достигать значения $20 \text{ м}^2/\text{м}^2$ и более. Такой результат можно считать реальным, имея в виду некоторые данные, согласно которым площадь листьев некоторых видов (*Gladiolus*, *Scilla hispanicus*) достигает значения выше $20—30 \text{ м}^2/\text{м}^2$ [276, 411].

Как и оптимальная площадь листьев, максимальная площадь листьев зависит от видовых особенностей растений и от режима ФАР. Основные закономерности изменения ее аналогичны закономерностям, рассмотренным при анализе оптимальной площади листьев посева.

В связи с выяснением оптимальной и максимальной площади листьев встает еще ряд нерешенных проблем. Из них самой важной можно считать вопрос о связи между формой, высотой, площадью и УПП листьев одного растения, числом растений на единицу площади и относительной площадью листьев посева в целом. Высокопродуктивный посев создается только в том случае, когда показатели архитектоники индивидуальных растений и посева в целом находятся в оптимальных соотношениях [260, 410]. Прежде всего следует выяснить зависимость оптимальной площади листьев посева от площади и УПП листьев отдельных растений

и густоты стояния. В этой связи перспективными становятся метод определения относительной площади листьев посевов по параметрам габитуса отдельных растений [121] и предложенная японскими исследователями [345] идея силуэтного метода. Теоретические и экспериментальные работы в этом направлении заложат основы для создания теории густоты стояния сельскохозяйственных растений. Такая теория до сих пор в агрономической науке вообще не разработана [18]. Многочисленные научные учреждения ежегодно проводят сотни и тысячи опытов по выяснению влияния густоты стояния растений на урожай посевов. Но ввиду отсутствия единой теоретической основы данные этих опытов зачастую противоречивы [18]. До окончательной разработки теории оптимальной густоты стояния растений в посевах в этих опытах следовало бы больше, чем сегодня, внедрять учет размеров листовой поверхности.

4. Оптимальные световые кривые газообмена листьев в посеве

Высокий КПД отдельных растений обеспечивает высокий КПД посева в целом только при оптимально организованном посеве. Необходимо добиваться, чтобы все листья в посеве длительное время в течение дня фотосинтезировали не только в области ФАР выше компенсационного пункта, но и в области ФАР, соответствующей их максимальному КПД. Другими словами, необходимо принять меры для того, чтобы каждый лист был освещен интенсивностью, входящей в пределы радиации приспособления данного вида.

В случае посевов сельскохозяйственных культур практически очень сложно добиться полной утилизации ФАР с высоким КПД. Часть ФАР пропускается посевом и не используется на фотосинтез. В естественных растительных сообществах высокий КПД обеспечивается множеством видов, формирующих ярусную структуру, в результате чего газообмен является максимальным для каждого места обитания. При этом удовлетворены требования каждого вида к ФАР, так как виды имеют различную светолюбовность и максимальный КПД именно в ярусе их произрастания. Сказанное можно иллюстрировать примером. Наши формулы позволяют построить световые кривые газообмена в фитоценозе, обладающей максимальной продуктивностью (рис. 62). Оказывается, что виды или листья, находящиеся в верхних хорошо освещенных ярусах ($L = 0 \div 1$), обладают высокой интенсивностью газообмена. Зона их газообмена лежит около радиации приспособления, где КПД максимальный. Низкие плотности потока ФАР в верхних ярусах наблюдаются редко, поэтому высокий компенсационный пункт не снижает значительно газообмена верхних листьев.

В средних ярусах плато световых кривых несколько снижается, опускается и компенсационный пункт. Листья фотосинтезируют при плотностях потока ФАР, лежащих вблизи радиации приспособления.

У видов нижних ярусов плато низкое, но в нижних ярусах не встречаются высокие плотности ФАР. Важно, чтобы компенсационный пункт был низким. Точка работы листьев на световой кривой газообмена лежит вблизи радиации приспособления.

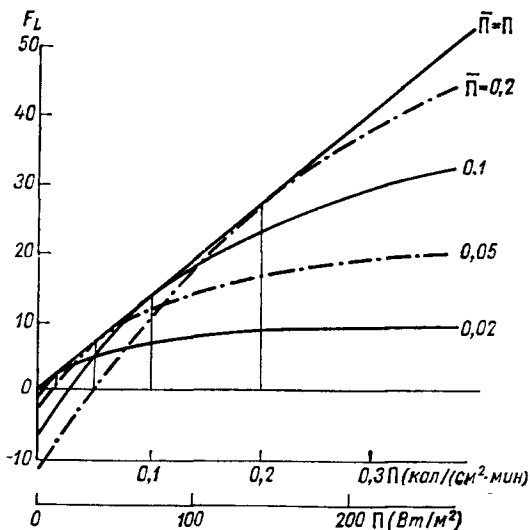


Рис. 62. Теоретические световые кривые газообмена листьев (с различной ИРП) отдельных ярусов в РП, обладающем максимальным газообменом [209].

обмен неадаптированной системы [216]. Насколько реальны такие системы? Экспериментальные данные [107, 108, 474] показывают, что световые кривые газообмена в сложном фитоценозе, а иногда и в посевах монокультур [241, 333] имеют характер (рис. 62), обеспечивающий максимальный газообмен и максимальный КПД фитоценоза в целом.

Предпосылкой создания фотосинтезирующих систем с высокой продуктивностью является установление формы зависимости кардинальных точек световых кривых газообмена от условий ФАР местообитания. Всесторонние исследования зависимости одной из них — значения освещенности при световом насыщении фотосинтеза — от условий освещения местообитания проведены Цельникер и ее сотрудниками [107, 109, 235]. Было установлено, что освещенность при световом насыщении фотосинтеза подростка клена, липы, осины и ели логарифмически зависит от освещенности местообита-

Ввиду того что световые кривые газообмена отдельных видов или листьев в разных ярусах имеют различный характер, световая зависимость газообмена фитоценоза в целом характеризуется прямой, имеющей точки касания отдельными световыми кривыми, соответствующие радиации приспособления отдельных видов или листьев. Адаптация обеспечивает фитоценозу как целому максимальный газообмен. Суммарный газообмен такой фотосинтезирующей системы на 10—30% превышает суммарный газо-

ния. К сожалению, эти весьма интересные результаты в энергетическом отношении носят качественный характер, так как изучался не режим ФАР, а освещенность местообитания. До сих пор мы не имеем также экспериментальных данных о зависимости остальных кардинальных точек, в том числе и радиации приспособления, от режима ФАР местообитания. Исследование такой зависимости особенно важно в случае видов, у которых светового насыщения газообмена не отмечается. Опираясь на концепцию максимальной продуктивности, можно ожидать, что радиация приспособления по величине близка к наиболее часто встречающейся плотности потока ФАР в местообитании.

Для обеспечения максимального газообмена естественную обстановку следует создать и при выращивании сельскохозяйственных культур. Имеется возможность применения смешанных культур, подходящих для совместного выращивания, но имеющих различную светолюбивость. Теоретически можем ожидать положительных результатов также от совместного выращивания разных сортов одной и той же культуры, отличающихся по величине радиации приспособления. Такими являются и сорта, которые, попадая в тень, способны адаптироваться к новым условиям ФАР в течение короткого времени. Создание их — задача селекционной работы. При создании таких посевов возникает много вопросов, требующих специального исследования, и прежде всего — выяснение радиации приспособления отдельных культур и сортов и установление зависимости ее от режима ФАР в посевах, выяснение оптимальной густоты сложного посева в соответствии с радиацией приспособления компонентов и др.

5. Оптимизация роста растений в сложном фитоценозе

Одной из возможностей пополнить пищевые ресурсы является создание сложных ярусных фитоценозов, состоящих из двух или более видовых популяций. Такими можно назвать смешанные посевы сельскохозяйственных культур, культурные леса, многолетние травы и т. д.

Однако при создании искусственных ценозов возникает серьезная проблема: как обеспечить стабильность — продолжительный совместный рост отдельных видов в такой сложной системе, как многоярусный фитоценоз. Ведь в сложном многоярусном фитоценозе возрастает конкуренция между растениями на те ресурсы среды, уровень и запасы которых меньше суммарных потребностей видовых популяций [232, 303, 304, 415, 434]. Менее конкурентно-способные виды будут подавлены и не могут участвовать в повышении продуктивности фитоценоза в целом. В условиях, где растения обеспечены водой и минеральными удобрениями,

единственным фактором, за который будет происходить конкуренция, может быть свет [61, 303]. Конкуренция за свет в процессе естественного отбора привела к выработке у растений разных приспособительных признаков и свойств, способствующих максимальному поглощению ФАР [254] и максимальной в данных условиях среды продуктивности [206, 220]. Таковыми являются определенная ориентация листьев, различная УПП листьев, устьичная регуляция притока CO_2 и транспирация воды, явления фототаксиса, различная УПП листьев, восковые налеты на листьях, высота стебля и др.

Так как диапазон эффективности приспособительных реакций различен, возникли генотипы растений, в разной степени приспособленные к определенным условиям среды. Произошла специализация: виды обитают не во всем диапазоне внешней среды, а каждый вид охватывает определенную нишу. Например, растения фотосинтезируют с максимальной эффективностью в условиях ФАР, соответствующих радиации приспособления [210, 462].

Чтобы создать высокопродуктивные и стабильные искусственные фитоценозы, следует изучить и учесть специфику приспособляемости видов, из которых создается сложный фитоценоз. Особое внимание при этом следует обратить на изучение их функций фотосинтеза и дыхания, а также параметров светолюбивости.

При помощи математической модели можно выяснить, какие различия в радиации приспособления двух видов в разных режимах ФАР определяют вытеснение одного вида другим, а какие позволяют им совместно расти, не вытесняя друг друга.

5.1. Элементарная модель совместного роста двух видов растений

Автором сделана попытка создать элементарную математическую модель совместного роста двух видов растений [212]. Предположено, что семена двух видов растений будут засеяны на одну и ту же площадь. После появления всходов функции фотосинтеза и дыхания растений будут иметь вид:

$$\Phi_{Li} = \frac{a_i \Pi_i}{1 + \frac{\sqrt{c_i}}{1 - \sqrt{c_i}} \frac{\Pi_i}{\bar{\Pi}_i}}, \quad (5.22)$$

$$R_{Li} = c_i \Phi_{\text{макс } i}, \quad (5.23)$$

где для i -того вида: a_i — начальный наклон световых кривых фотосинтеза, c_i — коэффициент затрат, $\bar{\Pi}_i$ — радиация приспособления, $\Phi_{\text{макс } i}$ — высота плато световой кривой фотосинтеза, Π_i — плотность поглощенного растениями потока ФАР. Для первого

вида $i=1$, для второго $i=2$. Предположено, что условия внешней среды, кроме ФАР, внутри растительного покрова, и параметры растений не меняются в пространстве и во времени. Рассмотрен только рост листовой поверхности, который можно выразить уравнением роста, предложенным Давидсоном и Филипом.

Для первого вида

$$\frac{dL_1}{dt} = \varepsilon_1 (\Phi_{L1} - R_{L1}), \quad (5.24)$$

для второго

$$\frac{dL_2}{dt} = \varepsilon_2 (\Phi_{L2} - R_{L2}), \quad (5.25)$$

где ε_i — коэффициент перехода от единиц газообмена к единицам площади листьев.

Допущено, что: 1) в начале роста всходы обоих видов имеют равную относительную площадь листьев $L_0 = 0,1 \text{ м}^2/\text{м}^2$; 2) виды представляют собой генотипы со свойственными им значениями радиации приспособления, коэффициента затрат и квантового расхода.

Не учтены быстрые адаптивные реакции растений на изменение условий ФАР в течение дня; рассмотрены только растения с горизонтальными листьями. Проанализирован совместный рост следующих пар видов, различающихся по радиации приспособления: 1) $\bar{P}_1 = 0,1$; $\bar{P}_2 = 0,05$; 2) $\bar{P}_1 = 0,1$, $\bar{P}_2 = 0,02$; 3) $\bar{P}_1 = 0,05$, $\bar{P}_2 = 0,02$ (кал/(см²·мин)). При этом рассмотрен случай, когда $a_1 = a_2 = 330$ (мг СО₂/дм²/кал/(см²·мин)) и $c_1 = c_2 = 0,1$. Средняя дневная плотность потока падающей ФАР $\bar{Q} = 0,31$ и $0,15$ кал/(см²·мин).

Прирост листовой поверхности растений обоих видов определяется системой из уравнений роста (5.24) и (5.25), в которую необходимо ввести функцию взаимного затенения листьев растений. В основу расчета поглощенной листьями ФАР положен следующий экспоненциальный закон:

$$\begin{aligned} \Pi_i(z) &= K_i \bar{Q} \exp \left\{ - \left[K_1 \int_z^{z_1} u_{L1}(z) dz + K_2 \int_z^{z_2} u_{L2}(z) dz \right] \right\} = \\ &= K_i \bar{Q} \exp \{ - [K_1 L_1(z) + K_2 L_2(z)] \}, \end{aligned} \quad (5.26)$$

где $\Pi_i(z)$ — поглощенная видом i ФАР в слое между высотами $(z, z+dz)$ за единицу времени; $u_{Li}(z)$ — вертикальное распределение листовой поверхности i -того вида; z_i — высота i -того вида; K_i — коэффициент, который характеризует геометрическую структуру вида [180]; $\bar{Q}$ — плотность потока ФАР, падающего на

5.2. Газообмен и рост растений при совместном выращивании их в разных условиях ФАР

Приведем некоторые результаты расчета роста растений при различных режимах ФАР.

1. Плотность потока падающей ФАР $\bar{Q} = 0,31$ кал/(см²·мин). Примерно такая средняя плотность потока ФАР наблюдается в безоблачный день на широте 50°. Максимальным газообменом и наиболее высокими темпами роста обладают виды с высокой ИРП

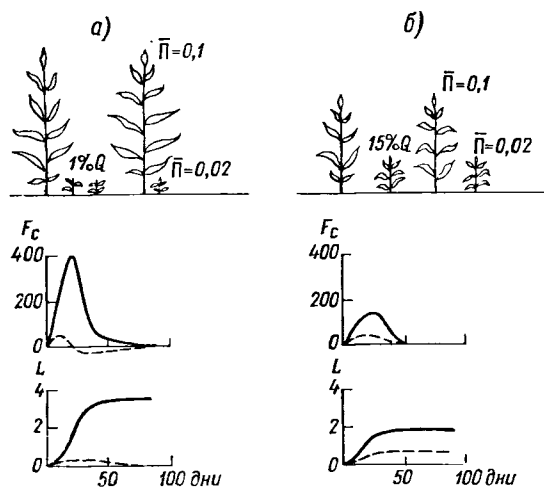


Рис. 64. Кривые роста относительной площади листьев и изменение суточного газообмена при совместном росте двух видов растений, различающихся по светолюбивости.

а) $Q=0.3$ кал/(см²·мин), б) $Q=0.15$ кал/(см²·мин).

($\bar{P}_1=0.1$), которые со временем вытеснят менее светолюбивые виды ($\bar{P}_2=0.05$ или 0.02). Листовая поверхность вида с $\bar{P}_1=0.1$ быстро растет, приобретает большие размеры и уже в течение 15–20 дней утилизирует всю ФАР (рис. 64). Второй вид с $\bar{P}_2=0.02$ только в начальной стадии роста может поглощать количество ФАР, превышающее компенсационный пункт, который равен $\bar{P}_k=0.005$ кал/(см²·мин), а уже на 20-й день будет находиться практически в темноте. КПД этого вида станет отрицательным, и вид рано или поздно погибнет. Только виды с очень низким значением ИРП ($\bar{P}_2 \leq 0.004$), компенсационный пункт которых ниже средней плотности ФАР в тени, могут расти под светолюбивыми видами ($\bar{P}_1=0.1$).

2. Плотность потока ФАР $\bar{Q} = 0,15$ кал/(см² · мин). Такие условия ФАР могут встречаться на северных склонах возвышенностей, в долинах, садах и т. д. В этих условиях рост площади листьев вида с $\bar{P}_1 = 0,1$ замедляется, и максимальные размеры ее не достигают столь высоких значений, как при высокой плотности потока ФАР. Поэтому в тени растений с $\bar{P}_1 = 0,1$ могут расти виды, у которых $\bar{P}_2 = 0,02$. В то же время при высокой плотности потока ФАР ($\bar{Q} = 0,31$) под этими же видами растения с $\bar{P}_2 = 0,02$ медленно вытеснялись. Несмотря на то, что плотность падающей на растительный покров потока ФАР в два раза меньше ($\bar{Q} = 0,15$ вместо 0,31), на долю второго яруса, состоящего из видов с $\bar{P}_2 = 0,02$, даже в конце периода роста приходится больше ФАР — около 10% всего потока (рис. 65). В этом случае до поверхности почвы под ярусами обоих видов пропускается 2% падающей ФАР. Возникнут условия для развития третьего яруса из видов с особенно низкой ИРП и низким компенсационным пунктом.

Из сказанного можно сделать вывод, что в условиях ослабленного потока падающей ФАР имеются лучшие возможности для возникновения или создания большей вертикальной ярусности фитоценоза, чем в условиях максимальной освещенности. Это обусловлено недоразвитием листовой поверхности верхнего яруса, состоящего из светолюбивых растений. Поэтому освещенность нижних ярусов больше и условия для возникновения подъярусов лучше. На основании сказанного можно предположить, что на северных склонах возвышенностей посевы смешанных культур более стабильны.

Из сравнения видов с $\bar{P}_1 = 0,1$ и $\bar{P}_2 = 0,05$ вытекает, что в начальный период роста газообмен у вида с $\bar{P}_1 = 0,1$ больше, но

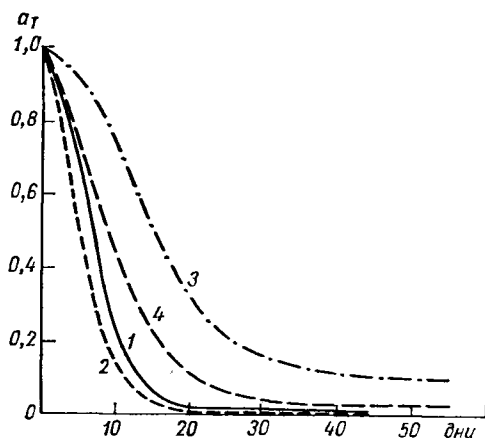


Рис. 65. Уменьшение функции пропускания ФАР со временем при отдельном и совместном росте растений.

1) $\bar{P}_1 = 0,1$, $\bar{Q} = 0,31$ кал/(см² · мин), 2) совместный рост, $\bar{Q} = 0,31$ кал/(см² · мин), 3) $\bar{P}_1 = 0,1$, $\bar{Q} = 0,15$ кал/(см² · мин), 4) совместный рост, $\bar{Q} = 0,15$ кал/(см² · мин).

он постепенно уменьшается, площадь листьев вида с $\bar{P}_2 = 0,05$ возрастает и со временем он вытеснит вид с $\bar{P}_1 = 0,1$.

Сравнение кривых роста видов, имеющих одинаковую ИРП, но различную экономичность дыхания (различные коэффициенты затрат и КПД), показывает, что виды с меньшими затратами на дыхание, но с равной фотосинтетической активностью подавляют виды с большими затратами на дыхание. Часть этих выводов, на первый взгляд, несколько парадоксальна. Однако описанные ситуации имеют, по-видимому, важное значение в формировании видового состава растительного покрова в условиях ослабленной ФАР, например в долинах, на северных склонах и т. д.

Приведенные примеры позволяют сделать первоначальный вывод, что стабильный совместный рост растений достигается, если радиация приспособления их достаточно различна, а коэффициенты затрат (или максимальные значения КПД) близки [207, 212].

Требование близости максимального КПД связано с необходимостью обеспечения автономности ниш. На наш взгляд, в противном случае сукцессия будет продолжаться до тех пор, пока не установлен стабильный режим [207].

Однако не исключена возможность, что для обеспечения стабильности фитоценоза нет необходимости в последнем условии. Для выяснения этого вопроса необходимы дальнейшие исследования. Утехиным [229] аналогичное положение распространено на другие факторы среды и высказано мнение, что стабильный совместный рост возможен, лишь когда каждый вид занимает особую экологическую нишу, отличаясь от прочих видов по уровню оптимального значения усвоения ресурсов хотя бы в отношении одного фактора.

Приведенный анализ имеет в основном только принципиальное значение и наглядно показывает, что о свете как лимитирующем рост растения факторе можно говорить только относительно той или иной группы растений по светолюбивости, а не как о лимитирующем факторе вообще.

В действительности совместный рост отдельных видов гораздо сложнее. Нами не рассмотрен совместный рост при одновременном высеве отдельных видов, при неравных значениях начальных площадей листьев всходов и т. д. Учет таких возможностей позволяет более детально раскрыть сущность явления конкуренции за ФАР и закономерности формирования стабильных фитоценозов.

Следует отметить, что, согласно нашим расчетам, выигрыш в урожае общей сухой фитомассы при случае смешанных посевов не превышает 5—10%. Для большего выигрыша в урожае лимитирующим становится общий приход ФАР. На основании анализа относительных урожаев при помощи модели конкуренции [495] к такому же выводу пришли и другие авторы [25, 225].

Следовательно, создание теории совместного роста растений в большей мере необходимо для создания научных основ эксплуатации таких сложных фитоценозов, как леса, луга, естественные пастбища и др., чтобы длительное время сохранить их КПД и продуктивность на максимальном уровне. Совместное выращивание разных культур оправдывает себя в тех случаях, когда в смешанных посевах, например кукурузы и сои, по сравнению с чистыми посевами возрастает урожай белков на единицу площади посева [25], или когда тенелюбивым компонентом посева является малоурожайная, но ценная пищевая или техническая культура.

6. Солнечная радиация и селекция

6.1. Некоторые принципы разведения зерновых культур

В земледелии будущего благодаря широкомасштабной мелиорации будут созданы поля с высоким плодородием и отрегулированным водным режимом. Это обстоятельство обуславливает и новые подходы к селекции. Все большее значение приобретает так называемая синтетическая селекция [140], которая направлена на комплексное соединение в новых сортах наилучших признаков, имеющихся в мировом генофонде, с целью значительного повышения продуктивности разводимых сортов. Центр тяжести в селекционной работе переносится на выяснение полезных физиологических и морфологических признаков сортов [259, 260, 305, 312, 316, 356—360] и на разведение сортов, оптимальных в отношении использования ФАР на высоком агрофоне.

Однако большинство современных сортов разведено с учетом условий низкого или среднего агрофона. В ходе селекции увеличено отношение сухой фитомассы листьев к общей фитомассе растения, что обеспечивает достаточную листовую поверхность в лимитирующих условиях минерального питания и водного режима. В частности, увеличена площадь верхнего листа, так называемого флага [89, 198, 316]. Большинство сортов пшеницы не обладает повышенной фотосинтетической активностью [22, 316, 356]. С повышением плодородия почвы, в частности уровня азотного питания, фотосинтетическая активность таких сортов повышается [138, 139, 141, 192], нарастает темп роста листьев. В результате возникает нежелательная обратная связь — показатели листовой поверхности превышают оптимальные, режим ФАР внутри посева ухудшается, снижается газообмен, а в конечном счете и урожай. С ухудшением условий ФАР растения слабо фотосинтезируют, но дыхание не ингибируется. Со временем расходуются субстраты дыхания — резервы углеводов, начинается разложение протеинов,

возникают нитраты и аммоний. Последние токсичны для растений, вызывают общую депрессию физиологических процессов. В результате в затененных ярусах листья желтеют и погибают. Кроме того, посевы с большой вегетативной массой часто полегают.

Существует ряд возможностей улучшить положение: ограничение водообеспечения в период формирования и созревания хозяйственно ценных органов, усиление во второй половине вегетации фосфорного питания, варьирование норм и густоты сева, применение регуляторов роста [139]. Например, посев риса удобряют

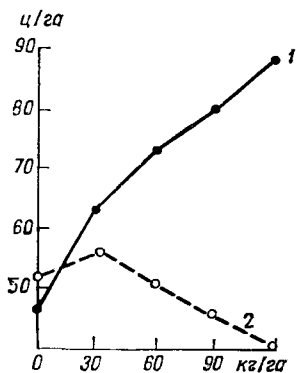


Рис. 66. Зависимость урожая риса от дозы азота.

Сплошная линия — сорт IR-8, пунктирная — сорт РЕТА.

азотом до появления программированного количества продуктивных побегов и в период налива зерна. Усвоение азота растениями активизируется в условиях высокой интенсивности ФАР [53, 239, 405]. Но все эти меры малоэффективны.

Анализ результатов селекции зерновых культур показывает [316, 103], что необходимо развести сорта, которые отличались бы: 1) низкорослостью или даже карликовостью; 2) показателями площади листьев, не превышающими оптимальные даже при высоком агрофоне; 3) высокой фотосинтетической активностью листьев; 4) вертикальными короткими листьями; 5) высокой активностью азотоусваивающих систем; 6) крупными генеративными органами [139, 305, 316].

Сюда относится еще ряд свойств, которые, будучи объединены в новых сортах, обеспечат высокий КПД и высокий коэффициент хозяйственной эффективности урожая $K_{хоз}$.

Указанные свойства реализованы в новых сортах мексиканской пшеницы и филиппинского риса [139, 288]. Например, новый сорт риса IR-8 на высоком агрофоне (120 ц N/га) дает урожай до 90 ц/га (рис. 66), который почти в два раза выше урожая сорта РЕТА, распространенного в тропиках. Но в опытах без азотного удобрения урожай сорта РЕТА был значительно больше, чем сорта IR-8 (рис. 66). Благодаря вертикальной ориентации оптимальная площадь листьев посева сорта IR-8 высокая — 8–10 м²/м², в то время как у сорта РЕТА 6 м²/м². Сорт IR-8 имеет высокое отношение сухой фитомассы урожая зерна к массе соломины, достигающее до 1,3, что в пересчете на коэффициент хозяйственной эффективности урожая дает $K_{хоз} = 0,56$. У традиционных сортов риса $K_{хоз}$ не превышает 0,38. Новые сорта не чувствительны к длине дня и их можно высевать в любое время года. Распространение их

вне тропиков ограничено отсутствием температурной приспособляемости [288].

Принципы, на основании которых разведены новые сорта риса, применимы и к другим культурам, в частности к зерновым — пшенице, ячменю, ржи [139].

6.2. Прогноз эффективности изменения параметров растений

Разведение новых сортов — работа, требующая длительного времени, иногда более десяти лет. При этом не всегда обеспечен успех. Такая ситуация порождает необходимость в целенаправленной селекции, предпосылкой которой является возможность прогноза эффективности изменения параметров растений. Следовательно, необходимо выяснить роль различных физиологических, морфологических и структурных признаков в урожайности. Перспективным в этом отношении является метод математического моделирования роста растений, позволяющий ставить численные эксперименты. При помощи таких абстрактных экспериментов можно имитировать рост растений с любыми заданными параметрами во всевозможных условиях. Произвольно выражаясь, использованием модельных растений в модельной природе можно провести отбор растений по параметрам, лучше всего соответствующим предполагаемым условиям среды и обеспечивающим максимальный урожай.

Приведем некоторые примеры, иллюстрирующие перспективность использования математических моделей для прогноза эффективности изменения параметров растений.

Рассмотрим два случая изменения параметров растений: 1) вариация параметров функций фотосинтеза и дыхания с одновременным изменением УПП листьев; 2) вариация функций роста.

Как отмечено выше, перспективность изменения функций роста зерновых культур в некоторой степени уже доказана в практике селекционной работы. В то же время роль параметров функций фотосинтеза и дыхания, а также УПП листьев в формировании урожая посевов окончательно не выяснена.

Многие исследователи не обнаружили зависимости урожая от интенсивности фотосинтеза листьев [22, 316] и др. Другие авторы предполагают, что разведение сортов с высокими значениями УПП дает прирост урожая растений [271, 306].

Чтобы дать некоторую оценку эффективности этих возможностей, нами при помощи математической модели [218, 349] был поставлен ряд численных экспериментов для выяснения чувствительности урожая ячменя к изменению УПП и параметров фотосинтеза и дыхания. При этом учитывалось, что УПП не является независимым параметром — с увеличением ее возрастает радиация приспособления и интенсивность фотосинтеза при световом

насыщении $\Phi_{\text{макс}}$. Кроме того, учитывалось, что УПП листьев влияет не только на фотосинтез и газообмен листьев, но является и определяющим фактором в формировании размеров листовой поверхности посева в целом. Естественно, что одно и то же количество ассимилятов, направленное на рост листьев, может быть использовано по-разному — либо для создания листьев с малой УПП и с большими размерами листовой поверхности, либо для формирования

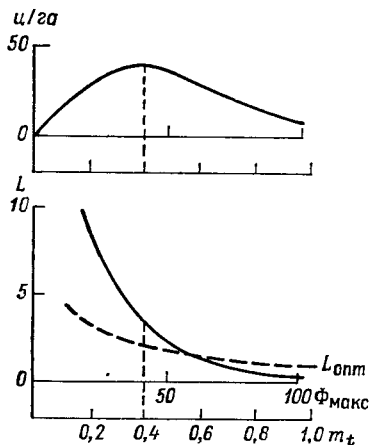


Рис. 67. Зависимость урожая зерна, максимальной и оптимальной площади листьев посева ячменя от интенсивности фотосинтеза при световом насыщении и УПП. Широта 58° с., облачность 6 баллов.

$\sigma_1=110$, $\sigma_2=11$ мг $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$, $a=330$, вертикальными линиями обозначены параметры для сорта Домен.

листьев с высокой УПП, но с меньшими размерами площади листьев в посеве. В результате, несмотря на одинаковую сухую массу листьев на единицу площади посева, радиационный режим и газообмен могут значительно различаться.

Из параметров функций фотосинтеза и дыхания листьев изменениям могут быть подвергнуты радиация приспособления, коэффициент затрат $c = \sigma_2/\sigma_1$ и начальный наклон световой кривой фотосинтеза, определяющие максимальную интенсивность фотосинтеза и интенсивность дыхания, а также компенсационный пункт световой кривой газообмена.

Эти параметры у ячменя следующие: $m_t = 0,4$ г/дм² [122, 350], $a = 330$ мг · дм⁻² ч⁻¹ · кал · см⁻² · мин⁻¹; $\bar{P} = 0,04-0,06$ кал/(см² · мин); $\sigma_1 = 110$, $\sigma_2 = 11$ (мг $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$), $c = 0,1$ [268, 319].

Для вариации ИРП, σ_1 , σ_2 и УПП листьев существуют разные возможности. Как показывают расчеты, только некоторые из них обеспечивают рост урожая (табл. 18).

Интересно отметить, что, согласно численному эксперименту, урожай зерна ячменя повышается с увеличением УПП до $m_t = 0,4$ г/дм². При более высоких значениях УПП урожай снижается. Поскольку действительное значение УПП ячменя сорта Домен также равно $m_t = 0,4$ г/дм², то это значение можно считать оптимальным. При увеличении УПП повышения урожая этого сорта ожидать не следует, так как в этом случае показатели площади листьев посева становятся ниже оптимальных (рис. 67).

Другой численный эксперимент был поставлен с целью прогноза влияния фотосинтетической активности листьев ячменя на урожай. Фотосинтетическая активность листьев при этом характе-

ризовалась значением максимальной интенсивности фотосинтеза на единицу сухой фитомассы листьев σ_1 (мг $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$). Результат оказался несколько неожиданным — повышение фотосинтетической активности листьев ячменя привело к снижению урожая. Этот результат объясняется тем, что при повышении фотосинтетической активности усиливается рост вегетативных органов растений, в том числе листьев, площадь которых в посевах будет выше оптимальной.

Увеличение урожая ячменя следует ожидать, если одновременно с повышением фотосинтетической активности листьев увеличить УПП с таким расчетом, чтобы она обеспечила формирование оптимальной площади листьев посева (рис. 67). Последний результат дает ответ на вопрос, почему некоторые исследователи [22, 316] не обнаружили тесную зависимость урожая посева от интенсивности фотосинтеза. Оказывается, что высокая фотосинтетическая активность листьев способствует формированию высокого урожая только при одновременном создании посевов с оптимальной площадью листьев. Этот принцип неоднократно высказывался Ничипоровичем [134—144] и количественно доказан нашими численными экспериментами. Косвенным подтверждением сказанного служит и экспериментальная работа [300], в которой не обнаружено тесной корреляции между интенсивностью фотосинтеза листьев люцерны и урожаем, а отмечена значительная корреляция урожая с интенсивностью фотосинтеза целого растения.

По расчетам, к повышению урожая ведет и уменьшение интенсивности дыхания, рассчитанной на единицу УПП — σ_2 . При снижении σ_2 с 11 до 5,5 мг $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$ урожай сорта Домен будет составлять 64 ц/га (вариант 3, табл. 18). Снижение σ_2 может быть осуществлено в будущем совместными усилиями физиологов растений и селекционеров. В этом отношении перспективны попытки создания растений со сниженным уровнем дыхания путем гибридизации растений с C_3 - и C_4 -циклом фиксации CO_2 [273].

Одна из возможностей повысить фотосинтетическую активность листьев растений заключается в повышении относительной доли удельного содержания азота в листьях (УСА) (гл. II, § 5.3). УСА свойственна генотипу и ее повышение считается осуществимым [362]. Однако удастся ли при этом соблюсти условие относительного повышения доли УСА в листе, т. е. возможно ли повышение УСА без пропорционального увеличения массы остальной субстрата в листьях, часть которой вступает в реакции с азотом? Возможно ли при увеличении УСА избегать пропорционального увеличения интенсивности дыхания? Повышение УСА дает положительный эффект, вероятно, только при слабой зависимости интенсивности дыхания от УСА листьев.

Интересная попытка выяснить влияние УСА в листьях риса на газообмен посева сделана японскими исследователями методом

Таблица 18

Зависимость урожайная посева ячменя m_4 (т/га), КПД (η_{Φ}) и максимальной площади листьев $L_{\max}$ от некоторых параметров листьев

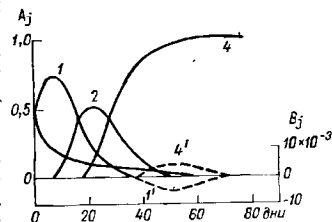
Вариант	Параметр листьев					Показатель урожая					
	a	σ_1	σ_2	m_f	Π	безоблачно			средняя облачность		
						m_4	$L_{\max}$	τ_{Φ}	m_4	$L_{\max}$	τ_{Φ}
1. Сорт Домен	330	110	11	0,4	0,06	6,4	4,6	2,4	4,3	3,2	2,4
2. Увеличение σ_1 , ИРП, УТП	330	220	11	0,5	0,1	8,8	6,4	3,3	6,1	3,8	3,3
3. Уменьшение σ_2	330	110	5,5	0,5	0,05	10,0	5,5	3,0	6,4	3,5	3,6
4. Увеличение σ_1 , уменьшение σ_2	330	160	8	0,4	0,06	8,6	8,6	3,2	6,5	5,8	3,3
5. Увеличение a, УТП	495	110	11	0,5	0,05	9,3	5,9	3,3	6,6	4,0	3,6
6. Увеличение a, σ_1 , ИРП, УТП	495	220	11	0,8	0,1	14,4	5,8	5,2	9,4	3,3	5,0
7. Увеличение a, УТП, уменьше- ние σ_2	495	110	5,5	0,6	0,04	13,8	5,8	5,0	9,0	4,0	4,7
8. Увеличение a, σ_1 , УТП, уменьше- ние σ_2	495	160	8	0,6	0,06	14,5	7,7	5,0	10,0	4,5	5,4
Вариации функции роста											
9. Увеличение σ_1	330	220	11	0,25	0,05	12,0	9,5	3,4	8,9	6,8	3,6
10. Увеличение a, σ_1	495	220	11	0,4	0,05	20,0	8,7	5,4	14,0	5,9	5,6
11. Увеличение a, σ_1 , УТП, уменьше- ние σ_2	495	160	8	0,5	0,05	18,5	4,5	5,0	11,5	3,1	4,8

математического моделирования [362]. Был поставлен вопрос, какие условия обеспечивают лучшее использование на газообмен определенного количества азота, доступного растениям: большая площадь листьев с небольшим содержанием азота в листьях или меньшая площадь листьев с высоким содержанием азота?

Получен ряд любопытных результатов: 1) если количество доступного листьям азота M_N большое ($M_N \geq 7$ г/(м² · листья)), то листья с высокой УСА $m_N \geq 17$ мг/дм² обеспечивают более высокий газообмен посева, чем листья с низкой УСА; 2) если содержание доступного листьям азота $M_N < 6$ г/(м² · листья), то более эффективными являются листья с низкой УСА ($m_N \leq 11,5$ мг/дм²); 3) количество доступного азота, обеспечивающее оптимальный га-

Рис. 68. Измененные функции роста ячменя [218].

A_j — функции роста j -того органа, B_j — функции, характеризующая перераспределение ассимилятов по органам, $j=1$ — листья, $j=2$ — стебли, $j=3$ — корни, $j=4$ — репродуктивные органы, $j=1'$, $4'$ — кривые B_j .



зообмен посева, зависит от выращиваемого сорта; 4) преимущество высоких значений M_N и m_N рельефно проявляется при вертикальной ориентации листьев и высокой интенсивности падающей ФАР; 5) в посевах, где ориентация листьев близка к горизонтальной, преимущество высоких значений УСА листьев проявляется уже при более низких значениях количества доступного азота ($M_N = 3 \div 4$ г/м²); 6) в посевах с низким уровнем минерального питания, т. е. при малых значениях M_N ($1 \div 2$ г/(м² · листья)) горизонтальные листья с низкой УСА обеспечивают наивысшую интенсивность газообмена посева; 7) на бедных почвах ($M_N < 1$ г/(м² · листья)) наивысший газообмен обеспечивается горизонтальным монослоем листьев с низкой УСА.

На основании этих результатов можно заключить, что целью селекции, ориентированной на высокий агрофон, должно стать разведение сортов с высокой УСА и вертикальной ориентацией листьев.

Нами сделана попытка выяснить чувствительность урожая ячменя к изменению функций роста. На основании математической модели проведен ряд численных экспериментов с использованием ЭВМ [218]. Оказывается, что принципиальная возможность избежать чрезмерного роста листовой поверхности посева заключается в изменении функций роста таким образом, чтобы наряду с повышением функции роста колосьев были снижены функции роста стеблей и листьев (рис. 68).

Расчеты показали (рис. 69), что в результате снижения функции роста листьев площадь листовой поверхности посева не будет заметно превышать оптимальную даже при двукратном повышении фотосинтетической активности листьев (вариант 9, табл. 18).

В средних для Эстонии условиях облачности ($\varphi = 58^\circ$ с. ш.) расчетный урожай достигает 89 ц/га, что в два раза превышает урожай сорта Домен.

Однако представляется, что двукратное повышение фотосинтетической активности листьев — трудно осуществимая задача. Более реально одновременное изменение нескольких параметров

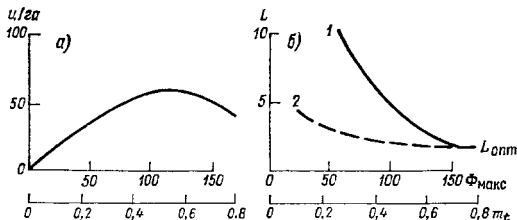


Рис. 69. Зависимость урожая зерна (а), $L_{\max}$ (1) и $L_{\text{опт}}$ (2) посева ячменя (б) от интенсивности фотосинтеза при световом насыщении и УПП листьев. Широта 58° с., облачность 6 баллов.

$\sigma_1 = 220$, $\sigma_2 = 11$ мг $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$, $\alpha = 330$.

в нужном направлении, но не в столь широких пределах (вариант 11, табл. 18). Тогда урожай ячменя с измененными функциями роста листьев и стеблей составит 115 ц/га, КПД — 4,8% и $K_{\text{хоз}} = 0,68$.

Сравнение кривых роста сухой фитомассы отдельных органов предполагаемого сорта ячменя с соответствующим ростом фитомассы в посеве сорта Домен обнаруживает значительные различия этих сортов (рис. 70). Прежде всего посев, в котором функции роста изменены и фотосинтетическая активность повышена, отмечается быстрым темпом роста листовой поверхности. Благодаря этому быстро формируется оптимальная площадь листьев. Оптимальные функции роста колосьев обеспечивают интенсивное использование ассимилятов для формирования урожая. Посев такого типа отвечает требованиям, предъявляемым теорией высокой продуктивности к полноценным посевам.

Является ли урожай 115 ц/га верхним пределом для ячменя? По всей вероятности, если удастся развести сорт с видоизмененными функциями роста и если при этом не пострадают остальные

нужные свойства ячменя, то можно рассчитывать на урожай еще на 20—30% выше. Основание для такого предположения дает обстоятельство, что в наших расчетах не учтен фотосинтез стеблей и самих колосьев, который может составлять 30% фотосинтетического потенциала растений [89, 198, 245]. Не учтена также возможность адаптации листьев разных ярусов к режиму ФАР [216, 241].

Если будут учтены указанные обстоятельства, то теоретически урожай ячменя может достигать 130—140 ц/га при КПД = 5 ÷ 6%, а в исключительных случаях при постоянно ясной погоде — от 170 до 200 ц/га [349]. Нам кажется, что оценивать верхний предел урожая ячменя равным 130—140 ц/га не слишком оптимистично, имея в виду, что урожай ячменя до 100 ц/га уже получены в полевых опытах [323].

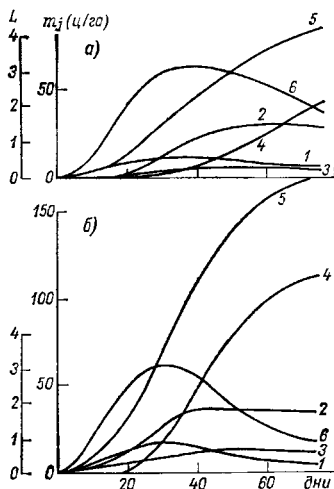


Рис. 70. Кривые роста сухой фитомассы разных органов растений ячменя и относительной площади листьев в течение вегетационного периода на широте 58° с. (всходы появились 1 июня, облачность 6 баллов).

a — сорт Домен, *б* — ячмень с измененными функциями роста при $\sigma_1=160$, $\sigma_2=-8$ мг $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$, $a=495$, $\Pi=0,05$ кал/(см² × мин), 1 — листья, 2 — стебли, 3 — корни, 4 — колосья, 5 — общая сухая фитомасса, 6 — относительная площадь листьев посева.

Следует иметь в виду, что ячмень с повышенной фотосинтетической активностью листьев и измененными функциями роста, в частности с редуцированными функциями роста листьев, может дать высокий урожай только на высоком агрофоне. При обычной для ячменя фотосинтетической активности листьев ячмень со сниженными функциями роста листьев развивает листовую поверхность ниже оптимальной, газообмен его ниже возможного и в целом посев не исчерпывает потенциальных возможностей.

Резюмируя, можно отметить:

1. Повышение только УПП листьев не приведет к увеличению урожая зерна ячменя. 2. Повышение фотосинтетической активности листьев при неизменных УПП и функции роста листьев не приведет к увеличению урожая зерна ячменя. Оно дает

положительный результат только в том случае, если одновременно будет повышена УПП или снижены функции роста листьев.

3. Имеется принципиальная возможность повысить фотосинтетическую активность листьев путем разведения сортов с повышенным содержанием азота в листьях.

4. Изменение любых параметров растений может привести к повышению урожая только в том случае, если будут сохранены оптимальные размеры листовой поверхности в посеве.

5. Особенно чувствительным является урожай зерна к характеру функций роста растений.

6. Согласно прогнозу, путем улучшения параметров растений (при оптимальных режимах воды, температуры и минерального питания) можно добиться урожай ячменя 130—140 ц/га.

До настоящего времени в земледелии наибольшее повышение урожая достигнуто благодаря улучшению условий минерального питания и водного режима растений. ФАР на фоне этих часто лимитирующих факторов не выделяется как первостепенный. В будущем научные принципы земледелия, по всей вероятности, кардинально изменятся. Улучшение земель, оптимизация водного режима и условий минерального питания выдвигают на первый план при программировании урожаев дальнейшую разработку методов по обеспечению лучшего использования ФАР посевами, методов оптимизации агротехники, радиационного режима и фотосинтетической деятельности растений. Выделение чистого влияния солнечной радиации путем математического моделирования, путем численных экспериментов показывает, что роль радиации является более важной и многосторонней, чем это обычно считается в агрометеорологии, агрономии и экологии растений. Однако ни в коем случае нельзя абсолютизировать значение этого важного фактора. Без человеческого труда энергия солнечной радиации осталась бы практически не использованной культурными растениями, не превращенной в урожай. Ведь культурные растения не могут расти без предварительного улучшения и подготовки земель. Интересно отметить, что прилагаемая человеком энергия гораздо меньше энергии, поступающей к посевам от Солнца. Но солнечная радиация превращается в урожай благодаря тому, что прилагаемая человеком энергия управляется человеческим разумом, используется целенаправленно, с учетом многовекового опыта и результатов научной работы. Но тем не менее удивляет высокий КПД естественных фитоценозов, который является результатом естественного совершенствования их структур и функций в направлении, обеспечивающем максимальную продуктивность в соответствии с условиями среды.

В настоящей монографии применялась концепция максимальной продуктивности, которая позволила выяснить и объяснить ряд закономерностей в функционировании растений и естественных фитоценозов. Дальнейшее изучение принципов использования ФАР естественными фитоценозами и применение их для усовершенствования посевов культурных растений — это один из ключей к повышению урожая. Например, применение концепции максимальной продуктивности позволило выяснить и прогнозировать некоторые возможности повышения продуктивности и урожая посевов сельскохозяйственных культур. При этом результаты, приведенные в настоящей монографии, показывают, что улучшение признаков отдельных растений еще не гарантирует повышение урожая посева

в целом. Новый сорт с измененными показателями фотосинтетической деятельности (интенсивность фотосинтеза и дыхания, УПП, УСА, ИРП, функции роста и т. д.) может дать более высокий урожай только в том случае, если удастся создать высокопродуктивный посев. Высокопродуктивным же является только такой посев, в котором имеются все условия для активной фотосинтетической деятельности и оптимального роста. Из условий высокой продуктивности посевов на первый план можно выдвинуть следующие: 1) оптимальные показатели площади листьев в посевах и ориентации листьев, обеспечивающие оптимальный режим ФАР и оптимальную фотосинтетическую деятельность посева в целом; 2) максимальное использование адаптивных возможностей растений для обеспечения высокого газообмена и КПД посева; 3) оптимальное сочетание адаптивных признаков (фотосинтетическая активность листьев, экономичность дыхания, УПП, УСА, ИРП) и геометрической структуры (площадь и ориентация листьев), т. е. гармоничное сочетание геометрической и адаптивной структуры.

Создание таких посевов требует правильного комплекса агротехнических мер, обоснованного выбора сортов, норм и способа высева, системы удобрения и т. д.

Приведенные принципиальные возможности повышения продуктивности посевов уже начинают внедрять в практику растениеводства. Они лежат в основе программирования урожая. Однако для программирования урожая необходимо определить и учесть показатели отдельных культур и сортов в соответствии с особенностями климатических условий. К сожалению, к настоящему времени показатели фотосинтетической деятельности многих сельскохозяйственных культур и сортов еще не достаточно изучены. Поэтому в настоящее время весьма актуальным является исследование динамики формирования урожая растений путем анализа динамики разнообразных процессов в растениях, зависящих от агрометеорологических условий. Изучение этих вопросов в ближайшее десятилетие предполагает кооперирование агрометеорологов, агрономов и физиологов растений, а также физиков и математиков, занимающихся теорией и практикой увеличения пищевых ресурсов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абашина Е. В. К вопросу о методике наблюдения и расчета ослабления и поглощения интегральной радиации посевами ячменя.— «Тр. ИЭМ», 1968, вып. 4, с. 86—90.
2. Абашина Е. В., Сиротенко О. Д. Расчет коэффициента ослабления интегральной радиации посевами ячменя.— «Тр. ИЭМ», 1973, вып. 3(40), с. 57—65.
3. Авасте О., Молдау Х., Шифрин К. С. Спектральное распределение прямой и рассеянной радиации.— «Исследования по физике атмосферы». Тарту, ИФА АН ЭССР, 1962, № 3, с. 23—71.
4. Акулова Е. А., Жмур Д. Т., Цельникер Ю. Л. Количество и спектральный состав света под пологом леса разной сомкнутости и состава.— «Бот. журнал», 1966, 51, № 6, с. 805—819.
5. Александрова В. Д. О методе моделирования в фитоценологии.— «Бот. журнал», 1970, 55, № 3, с. 369—375.
6. Алексеев В. А. Некоторые вопросы оптических свойств леса.— В кн.: Проблемы экологии и физиологии лесных растений. Вып. 1, Л., изд. ЛТА, 1963, с. 47—80.
7. Алексеев В. А. Фотосинтетически активная радиация (ФАР) и прирост фитомассы древостоев некоторых тундровых биогеоценозов.— «ДАН СССР», 1967, 175, № 4, с. 954—957.
8. Алексеев В. А. К характеристике режима фотосинтетически активной радиации (ФАР) под пологом сосновых древостоев Ленинградской области.— В кн.: Механизмы взаимодействий растений в биогеоценозах тайги. Л., «Наука», 1969, с. 5—24.
9. Алексеев В. А. Режим фотосинтетически активной радиации в ельниках таежной зоны.— В кн.: Биологическая продуктивность ельников. Тарту, 1971, с. 5—8.
10. Алексеев В. А. Световой режим леса. Л., «Наука», 1975. 227 с.
11. Алексеев В. А. и др. Режим солнечной радиации в фитоценозах Камчатки.— В кн.: Биологические ресурсы суши Севера, Дальнего Востока. Владивосток, 1971, т. 1, с. 237—248.
12. Алексеенко Л. Н. Структура травостоя многолетних трав в чистых посевах и травостоях.— В кн.: Вопросы сенокосно-пастбищного хозяйства. М., 1960, с. 115—136.
13. Алиев Д. А. Фотосинтетическая деятельность, минеральное питание и продуктивность растений. Баку, ЭЛМ, 1974. 335 с.
14. Амирджанов А. Г. и др. Определение поглощенной солнечной радиации виноградином.— «Физиол. раст.», 1973, 20, № 6, с. 1198—1203.
15. Асатуров М. Л., Менжулин Г. В. К методике экспериментальных агрометеорологических исследований.— «Тр. ГГО», 1974, вып. 318, с. 43—50.
16. Асроров К. А. Коэффициент использования света хлопчатника в зависимости от объема плодородного слоя почвы.— В кн.: Фотосинтез и использование солнечной энергии. Л., «Наука», 1971, с. 39—44.
17. Асроров К. А. Сравнительное изучение фотосинтетической деятельности и продуктивности хлопчатника, кукурузы и сорго.— Автореф. дисс. на соиск. учен. степени канд. биол. наук. Душанбе, 1974. 29 с.
18. Балюра В. И. Густота стояния растений раннеспелой кукурузы в не-

черноземной зоне.— В кн.: Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 99—104.

19. Барашкова Е. П. и др. Радиационный режим территории СССР. Л., Гидрометеиздат, 1961. 528 с.

20. Бауэр Э. Теоретическая биология. М.—Л., ВИЭМ, 1935. 206 с.

21. Беденко В. П. Использование энергии солнечной радиации на фотосинтез в посевах яровой пшеницы, возделываемых в горных условиях.— В кн.: Актинометрия и оптика атмосферы. Таллин, «Валгус», 1968, с. 370—375.

22. Беликов П. С., Моторина М. В., Куркова Е. Б. Интенсивность фотосинтеза у различных видов рода *Triticum* L.— «Изв. ТСХА», 1961, № 5, с. 44—54.

23. Белл Л. Н. О соотношении между энергетическим и газовым обменом в фотосинтезирующих растениях.— В кн.: Биохимия и биофизика фотосинтеза. М., «Наука», 1965, с. 252—261.

24. Белл Л. Н., Феденко Е. П., Мильграм В. А. Оптимальный энергетический выход фотосинтеза.— «ДАН СССР», 1968, 180, № 6, с. 1480—1482.

25. Ван ден Берг Я. П., Энник Г. С. Взаимоотношение между видами растений.— В кн.: Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. Киев, «Наукова думка», 1973, вып. 4, с. 47—58.

26. Березина Л. С. Альbedo некоторых сельскохозяйственных культур.— «Тр. УкрНИГМИ», 1957, вып. 8, с. 93—100.

27. Берлянд Т. Г. Распределение солнечной радиации на континентах. Л., Гидрометеиздат, 1961. 227 с.

28. Брандт А. Б., Тагеева С. В. Оптические параметры растительных объектов. М., «Наука», 1967. 301 с.

29. Будаговский А. И. Испарение почвенной влаги. М., «Наука», 1964. 244 с.

30. Будаговский А. И., Карпушкин Л. Т. Основы аэродинамического метода определения углекислого газообмена в растительном покрове.— В кн.: Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л., «Наука», 1969, с. 166—174.

31. Будаговский А. И., Ничипорович А. А., Росс Ю. К. Количественная теория фотосинтеза и ее использование для решения научных и практических задач физической географии.— «Изв. АН СССР, сер. геогр.», 1964, № 6, с. 13—27.

32. Будаговский А. И., Росс Ю. К. Основы количественной теории фотосинтетической деятельности посевов.— В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., «Наука», 1966, с. 51—58.

33. Будыко М. И. Тепловой баланс земной поверхности. Л., Гидрометеиздат, 1953. 255 с.

34. Будыко М. И. Климат и жизнь. Л., Гидрометеиздат, 1971. 472 с.

35. Будыко М. И., Гандин Л. С. Об учете закономерностей физики атмосферы в агрометеорологических исследованиях.— «Метеор. и гидрол.», 1964, № 11, с. 3—11.

36. Будыко М. И., Гандин Л. С. К теории фотосинтеза в слое растительного покрова.— «ДАН СССР», 1965, 164, № 2, с. 454—457.

37. Будыко М. И., Гандин Л. С. Влияние климатических факторов на растительный покров.— «Изв. АН СССР, сер. геогр.», 1966, № 1, с. 3—10.

38. Будыко М. И., Ефимова Н. А. Использование солнечной энергии природным растительным покровом на территории СССР.— «Бот. журнал», 1968, 53, № 10, с. 1384—1389.

39. Вернадский В. И. Биосфера. М., «Мысль», 1967. 376 с.

40. Воскресенская Н. М. Фотосинтез и спектральный состав света. М., «Наука», 1965. 311 с.

41. Выгодская Н. Н. Радиационный режим 30-летнего дубняка в суточной и сезонной динамике.— В кн.: Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М., «Наука», 1967, с. 77—94.

42. Выгодская Н. Н., Зукерт Н. М., Солнцева О. Н. Связь структуры и продуктивности луговых фитоценозов с радиационным режимом.— Бюл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., 1970, 75, № 6, с. 86—98.

43. Гальперин Б. М. Альbedo сельскохозяйственных угодий.— «Соц. сельск. хоз.», 1938, № 5, с. 179.

44. Галямин Е. П. О построении динамической модели формирования урожая агроценозов.— В кн.: Биологические системы в земледелии и лесоводстве. М., «Наука», 1974, с. 70—83.

45. Гиршович Ю. Е. Методика исследования углекислого газообмена растительных сообществ.— «Тр. ГГО», 1968, вып. 229, с. 63—68.

46. Гиршович Ю. Е., Кобак К. И. Исследование фотосинтетической деятельности агрофитоценоза.— «Тр. ГГО», 1968, вып. 229, с. 48—62.

47. Гойса Н. И. Распределение суммарной радиации по территории Украины и Молдавии.— «Тр. УкрНИГМИ», 1961, вып. 26.

48. Гойса Н. И. и др. Радиационный режим кукурузы в условиях орошения.— «Тр. УкрНИГМИ», 1967, вып. 78, с. 39—58.

49. Гойса Н. И., Рогаченко А. Д. О методике определения фитометрических и радиационных характеристик посевов кукурузы.— «Тр. УкрНИГМИ», 1969, вып. 84, с. 83—93.

50. Гойса Н. И., Ларин А. П., Перелет Н. А. Радиационный режим и продуктивность озимой пшеницы в богарных условиях степной Украины.— «Тр. УкрНИГМИ», 1970, вып. 94, с. 5—17.

51. Грин А. М., Раунер Ю. Л., Утехин В. Д. Эффективность использования радиации и влаги в лесостепных экосистемах.— «Изв. АН СССР, сер. геогр.», 1970, № 4, с. 10—23.

52. Гринберг В. М., Утехин В. Д. Некоторые подходы к математической интерпретации внутренней структуры фитоценозов.— «Изв. АН СССР, сер. геогр.», 1974, № 2, с. 106—115.

53. Губарь Г. Д., Войцехович З. В. Активность фотосинтетического аппарата в зависимости от обеспеченности растений минеральным питанием.— «Изв. АН ЛатвССР», 1971, № 9(290), с. 37—45.

54. Гуляев Б. И. Об измерении физиологически активной радиации.— «Физиол. раст.», 1963, 10, вып. 5, с. 513—524.

55. Гуляев Б. И. Некоторые вопросы изучения радиационного режима посевов в связи с фотосинтезом.— В кн.: Пути повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза. Киев, «Наукова думка», 1966, с. 177—185.

56. Гуляев Б. И. и др. Радиационный режим и фотосинтез посевов.— В кн.: Пути повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза. Киев, «Наукова думка», 1967, с. 82—96.

57. Гуляев Б. И., Митрофанов Б. А., Мануильский В. Д. Особенности распределения фотосинтетически активной радиации в посеве озимой пшеницы.— В кн.: Пути повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза. Киев, «Наукова думка», 1969, вып. 3, с. 87—95.

58. Дмитриенко В. П. Географический максимум урожайности сельскохозяйственных культур. Погода и урожай.— «Тр. УкрНИГМИ», 1974, вып. 131, с. 3—10.

59. Дмитриенко В. П., Бердник А. А. Статистическая модель гео-

графического максимума урожайности сельскохозяйственных культур.— «Тр. Укр.НИГМИ», 1974, вып. 131, с. 11—23.

60. Довнар В. С. Некоторые закономерности изменения продуктивности фотосинтеза и оптимальной площади листьев у кукурузы в Белоруссии.— В кн.: Важнейшие проблемы фотосинтеза в растениеводстве. М., «Колос», 1970, с. 298—316.

61. Дональд С. Конкуренция за свет у сельскохозяйственных культур и пастбищных растений.— В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М., «Мир», 1964. 444 с.

62. Ефимова Н. А. Распределение фотосинтетически активной радиации на территории Советского Союза.— «Тр. ГГО», 1965, вып. 179, с. 118—130.

63. Ефимова Н. А. Географическое распределение сумм фотосинтетически активной радиации.— В кн.: Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л., «Наука», 1969, с. 160—164.

64. Заброда О. К. Опыт повышения коэффициента использования ФАР при возделывании картофеля в агрометеорологических условиях нечерноземной зоны ЕТС.— «Тр. ИЭМ», 1970, № 11, с. 44—54.

65. Заленский О. В. Фотосинтез растений в естественных условиях.— «Вопросы ботаники», 1954, т. 1, с. 61—73.

66. Иванов Л. А. Солнечная энергия в вегетационном периоде под Ленинградом и ее использование растением.— «Изв. лесного ин-та», 1926, вып. 33, с. 83—130.

67. Иванов Л. А. Солнечная радиация как экологический фактор.— «Тр. прикл. ботаники», 1928, 18, № 15, с. 345—368.

68. Иванов Л. А. Фотосинтез и урожай.— В кн.: Сборник работ по физиол. раст. памяти К. А. Тимирязева. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1941, с. 29—42.

69. Иванов Л. А. Свет и влага в жизни наших древесных пород. М., Изд-во АН СССР, 1946. 60 с.

70. Каллис А. Коэффициенты поглощения ФАР растительным покровом на разных широтах.— В кн.: Вопросы эффективности фотосинтеза. Тарту, ИФА АН ЭССР, 1969, с. 44—63.

71. Каллис А. Влияние солнечной радиации на продуктивность, рост и коэффициент полезного действия растительного покрова на разных широтах. Автореф. на соиск. учен. степени канд. геогр. наук. 1974. (Тартуский гос. ун-т). 27 с.

72. Каллис А., Сыбер А., Тооминг Х. Связь фотосинтеза и проводимости CO_2 с удельной плотностью листьев и селекция сортов с максимальной продуктивностью.— «Экология», 1974, № 2, с. 5—12.

73. Камшилов М. М. Круговорот органического вещества и проблема сущности жизни.— «Журн. общ. биол.», 1966, 27, № 3, с. 282—298.

74. Камшилов М. М. Организованность и эволюция.— «Журн. общ. биол.», 1970, 31, № 2, с. 157—178.

75. Каримов Х. Х., Чернер Р. И., Рахмонов А. Использование солнечной радиации зимневегетирующими бобово-злаковыми культурами в Средней Азии.— «С.-х. биол.», 1969, 4, № 5, с. 767—770.

76. Каринг П. Х. Оценка влагообеспеченности многолетних трав на легких минеральных почвах Эстонской ССР.— «Тр. ГГО», 1974, вып. 339, с. 48—57.

77. Катунский В. М. Об изменении фотосинтетической деятельности растений в процессе их роста и развития в связи с проблемой углекислотного питания.— «Изв. АН СССР, сер. биол.», 1939, № 1, с. 85—102.

78. Каюмов М. Картограммы надо использовать правильно.— «Земледелие», 1972, № 10, с. 29—31.

79. Кислякова Т. Е. Фотосинтез и дыхание картофеля в условиях Крайнего Севера.— В кн.: Растения и среда. 4, 1962.
80. Клешнин А. Ф. Растение и свет. М., Изд-во АН СССР, 1954. 456 с.
81. Клешнин А. Ф., Шульгин И. А. Об оптических свойствах листьев растений.— «ДАН СССР», 1959, 125, с. 1158—1159.
82. Кондратьев К. Я. Лучистая энергия Солнца. Л., Гидрометеиздат, 1954. 600 с.
83. Кондратьев К. Я. Актинометрия. Л., Гидрометеиздат, 1965. 691 с.
84. Кондратьев К. Я., Тер-Маркарянц Н. Е. О дневном ходе альбедо.— «Метеор и гидрол.», 1953, № 6.
85. Коновалов И. Н. Эколого-физиологическое и физиолого-биохимическое изучение растений при интродукции.— В кн.: Физиология приспособления и устойчивости растений при интродукции. Новосибирск, «Наука», 1969, с. 5—24.
86. Коржинский Я. С. Калориметрические исследования фитомассы биогеоценозов Карпат. Тезисы докл. V делег. съезда Всесоюз. ботан. о-ва Киев, 1973, с. 265—266.
87. Корниенко И. А., Маслов С. П., Шилов И. А. О некоторых общих принципах адаптации биологических систем.— «Журн. общ. биол.», 1965, 26, № 1, с. 121—126.
88. Кудрявцева А. А. Отражение, поглощение и проникновение солнечной радиации в травостое с.-х. растений.— «Докл. ВАСХНИЛ», 1940, вып. 2.
89. Кумаков В. А. Показатели фотосинтеза как селекционный признак у пшеницы.— «С.-х. биол.», 1967, 2, № 4, с. 511—558.
90. Куперман Ф. М. Эффект действия спектрального состава света на развитие и рост растений в зависимости от продолжительности фотопериода.— В кн.: Экспериментальный морфогенез. 1. М., Изд-во МГУ, 1963. 420 с.
91. Лавренко Е. М. Основные проблемы биогеоценологии и задачи биогеоценологических исследований в СССР.— «Журн. общ. биол.», 1971, 32, № 4, с. 395—408.
92. Лаврентович Д. И. и др. Усвоение солнечной энергии в чистых, смешанных и поукосных посевах.— В кн.: Фотосинтез и использование солнечной энергии. Л., «Наука», 1971, с. 70—75.
93. Лайск А. Статистический характер ослабления радиации в растительном покрове.— В кн.: Режим солнечной радиации в растительном покрове. Тарту, ИФА АН ЭССР, 1968, с. 81—111.
94. Лайск А. Измерение прозрачности растительного покрова.— В кн.: Фотосинтетическая продуктивность растительного покрова. Тарту, ИФА АН ЭССР, 1969, с. 174—185.
95. Лайск А., Оя В., Рахи М. Диффузионные сопротивления листьев в связи с их анатомией.— «Физиол. раст.», 1970, 17, вып. 1, с. 40—48.
96. Лайск А., Молдау Х., Нильсон Т. и др. Моделирование продукционного процесса растительного покрова.— «Бот. журн.», 1971, 56, № 6, с. 761—776.
97. Ларин А. П., Лебедев С. И. Поглощение и использование солнечной энергии посевами при различных условиях произрастания.— В кн.: Актинометрия и оптика атмосферы. Таллин, «Валгус», 1968, с. 293—297.
98. Лингова Ст. Относно определнето на фотосинтетически активната радиация.— «Хидрол. и метеорол.», 1967, 16, № 1, с. 23—29.
99. Лингова Ст., Станев В. Фотосинтетически активна радиация и развития на царевичите в зависимост от гъстотата му.— «Хидрол. и метеорол.», 1969, 18, № 14, с. 47—56.

100. Лопухин Е. А. К вопросу о роли радиации в жизнедеятельности хлопчатника.—*Тр. Ташкентской ГО*, 1948, вып. 3, с. 14—37.

101. Лопухин Е. А. К вопросу о радиационном режиме хлопчатника.—*Изв. АН СССР, сер. геофиз. и геогр.*, 1950, 14, № 3, с. 260—266.

102. Лопухин Е. А. Приближенный метод учета распределения суммарной радиации среди хлопчатника.—*Тр. Ташкентской ГО*, 1951, вып. 5(6), с. 79.

103. Лукьяненко П. П. Селекция высокоурожайных низкостебельных сортов озимой пшеницы.—*С.-х. биол.*, 1969, 4, № 4, с. 483—492.

104. Любименко В. Н. Биология растений. Анализ приспособительной деятельности растения. Ч. I. Л., Гос. изд-во, 1924. 359 с.

105. Любименко В. Н. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М.—Л., «Сельхозгиз», 1935. 320 с.

106. Любименко В. Н., Щеглова О. А. О фотопериодической адаптации.—*Журн. русск. бот. о-ва*, 1927, № 12.

107. Малкина И. С. Световые кривые фотосинтеза подростов лиственных пород.—В кн.: Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М., «Наука», 1967, с. 220—231.

108. Малкина И. С. Анализ единиц расчета интенсивности фотосинтеза при изучении продуктивности растений.—*«Лесоведение»*, 1974, № 1, с. 61—67.

109. Малкина И. С., Цельникер Ю. Л., Яшкина А. М. Фотосинтез и дыхание подростов. М., «Наука», 1970. 184 с.

110. Мединец В. Д. К физиологической теории получения высоких урожаев сельскохозяйственных культур.—В кн.: Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. М., «Наука», 1963, с. 132—137.

111. Мединец В. Д. О повышении коэффициента хозяйственной полноценности фотосинтеза.—В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., «Наука», 1966, с. 162—168.

112. Менжулин Г. В. Методы расчета фотосинтеза растительных сообществ при достаточном увлажнении.—*Тр. ГГО*, 1968, вып. 229, с. 81—103.

113. Менжулин Г. В. Газовый режим неоднородных по высоте растительных покровов.—*Тр. ГГО*, 1971, вып. 287, с. 107—114.

114. Менжулин Г. В. Моделирование метеорологического режима растительного покрова.—*Тр. ГГО*, 1974, вып. 318, с. 5—35.

115. Молдау Х. А. Сопротивления устьиц в естественных условиях.—В кн.: Вопросы эффективности фотосинтеза. Тарту, ИФА АН ЭССР, 1969, с. 132—143.

116. Молдау Х. А. Влияние дефицита воды и светового режима на фотосинтетическую активность листьев.—*«Физиол. раст.»*, 1972, 19, вып. 6, с. 1139—1145.

117. Молдау Х. А. Влияние дефицита воды на сопротивление устьиц. Математическая модель.—*Изв. АН ЭССР, сер. биол.*, 1973, 22, № 4, с. 348—357.

118. Молдау Х. А. Оптимальное распределение ассимилятов при дефиците воды. (Математическая модель).—*Изв. АН ЭССР, сер. биол.*, 1975, 24, № 1, с. 3—9.

119. Молдау Х. А. и др. Географическое распределение фотосинтетически активной радиации (ФАР) на территории европейской части СССР.—В кн.: Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 149—158.

120. Морозов В. Л. Режим солнечной радиации в травянистых сообществах Камчатки.—*«Экология»*, 1973, № 6, с. 44—48.

121. Мяги Х. Определение зеленой площади фитоэлементов в посеве ячменя по эффективному растению.— «Сб. научн. тр. ЭСХА», 1971, 67, с. 152—161.
122. Мяги Х. О накоплении сухой фитомассы в начальный период роста ячменя в зависимости от некоторых метеорологических факторов.— «Сб. научн. тр. ЭСХА», 1973, 79, с. 101—111.
123. Мяги Х., Росс Ю. Фитометрические характеристики и фотосинтетическая продуктивность посева ячменя. Ч. 2. Динамика роста и фотосинтетическая продуктивность посева.— В кн.: Фотосинтетическая продуктивность растительного покрова. Тарту, 1969, с. 144—173.
124. Мясаталу Х. И. Влияние увлажнения почвы и азотного питания на ассимиляцию элементов минерального питания в посевах тимфеески луговой.— «Тр. ГГО», 1974, вып. 339, с. 58—62.
125. Насыров Ю. С. Биологическая продуктивность естественных растительных сообществ и коэффициент использования ФАР в различных вертикальных поясах Таджикистана.— В кн.: Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л., «Наука», 1969, с. 94—97.
126. Насыров З. Х. и др. Решение уравнения конвективной диффузии для радиального потока элементов минерального питания к корням растений асимптотическим методом.— В кн.: Математические методы в агрометеорологии.— «Тр. ИЭМ», 1973, вып. 3(40), с. 50—57.
127. Нийлиск Х. И. Светоизмерительная рейка и интегрирующий полевой спектрофотометр для измерения радиационных потоков внутри посева.— В кн.: Актинометрия и оптика атмосферы. М., «Наука», 1964, с. 364—366.
128. Нийлиск Х. И. Спектральный радиационный режим посева кукурузы и расчет фотосинтетически активной радиации (ФАР).— «Изв. АН ЭССР, сер. физ.-мат. и техн. наук», 1964, 13, № 3, с. 177—191.
129. Нийлиск Х. И., Росс Ю. К. Особенности радиационного режима растительного покрова.— В кн.: Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л., «Наука», 1969, с. 155—159.
130. Нильсон Т. Об оптимальной геометрической структуре растительного покрова.— В кн.: Режим солнечной радиации в растительном покрове. Тарту, ИФА АН ЭССР, 1968, с. 112—146.
131. Нильсон Т., Росс В. Определение плотности полога при помощи фотографирования.— В кн.: Биологическая продуктивность ельников. Тарту, 1971, с. 129—132.
132. Ничипорович А. А. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев.— В кн.: Тимирязевское чтение. М., Изд-во АН СССР, 1956, с. 1—93.
133. Ничипорович А. А. Рабочее совещание по вопросам измерения оптического излучения для целей агрометеорологии, физиологии и экологии растений.— «Физиол. раст.», 1960, 7, вып. 6, с. 744—747.
134. Ничипорович А. А. О свойствах посевов растений как оптической системы.— «Физиол. раст.», 1961, 8, вып. 5, с. 536—546.
135. Ничипорович А. А. О путях повышения продуктивности фотосинтеза растений в посевах.— В кн.: Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 5—36.
136. Ничипорович А. А. Фотосинтез и минеральные удобрения.— «Агрохимия», 1964, № 1, с. 40—52.
137. Ничипорович А. А. Задачи работ по изучению фотосинтетической деятельности растений как фактора продуктивности.— В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., «Наука», 1966, с. 7—50.
138. Ничипорович А. А. Некоторые принципы комплексной оптимизации фотосинтетической деятельности и продуктивности растений.— В кн.: Важнейшие проблемы фотосинтеза в растениеводстве. М., «Колос», 1970, с. 6—22.

139. Ничипорович А. А. Крупное достижение биологической науки в повышении продуктивности растений.— «Экология», 1971, № 1, с. 5—11.
140. Ничипорович А. А. О разнообразии фотосинтетической функции в растительном мире как основе для выведения высокопродуктивных форм растений.— В кн.: Генетические аспекты фотосинтеза. Душанбе, 1972, с. 109—111.
141. Ничипорович А. А. Основы фотосинтетической продуктивности растений.— В кн.: Современные проблемы фотосинтеза. М., Изд-во МГУ, 1973, с. 17—43.
142. Ничипорович А. А., Чмора С. Н. Об использовании солнечной радиации на фотосинтез в посевах картофеля.— «Физиол. раст.», 1958, 5, вып. 4, с. 320—326.
143. Ничипорович А. А. и др. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. М., Изд-во АН СССР, 1961. 133 с.
144. Ничипорович А. А., Малофеев В. О принципах формирования высокопроизводительных фотосинтезирующих систем.— «Физиол. раст.», 1965, 12, вып. 1, с. 3—12.
145. Осипова О. П., Ашур Н. И. Влияние интенсивности света на фотостойчивость и функцию фотосинтетического аппарата растений.— «Физиол. раст.», 1964, 11, вып. 3, с. 363—374.
146. Паэ А. Фотосинтетическая деятельность посевов кормовой брюквы «Куузику». — «Изв. АН ЭССР, сер. биол.», 1971, 20, № 4, с. 311—320.
147. Перелет Н. А. Зависимость соотношения между фотосинтетически активной и интегральной радиацией от прозрачности атмосферы и облачности.— «Тр. Укр.НИГМИ», 1970, вып. 94, с. 46—51.
148. Починок Х. Н., Лаврентович Д. И. Повышение коэффициента использования солнечной энергии посевами сельскохозяйственных культур.— В кн.: Пути повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза. Киев, «Наукова думка», 1966, с. 124—128.
149. Починок Х. Н. и др. Использование солнечной энергии уплотненными посевами.— «С.-х. биол.», 1968, 3, № 4, с. 614—618.
150. Пригожин Н. Введение в термодинамику необратимых процессов. М., Изд-во иностр. лит-ры, 1960.
151. Пузаченко Ю. Г. Параметры синэкологического оптимума ельников.— В кн.: Биологическая продуктивность ельников. Тарту, 1971, с. 243—248.
152. Пузаченко Ю. Г., Мошкин А. В. Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях.— «Итоги Науки, сер. геогр., мед., геогр.», 1969, вып. 3, с. 5—73.
153. Пылдмаа В. О распределении рассеянной радиации по небосводу.— «Иссл. по физ. атмосферы», № 4, 1963, с. 111—119.
154. Рабинович Е. Фотосинтез. Ч. I—III. М. Изд-во иностр. лит-ры, 1951—1959.
155. Работнов Т. А. Луговедение. М., Изд-во МГУ, 1974. 384 с.
156. Разумов В. И. Среда и развитие растений. Л.—М., Сельхозиздат, 1961. 368 с.
157. Раунер Ю. Л. Исследования теплового баланса деятельного слоя леса.— В кн.: Современные проблемы климатологии. Л., Гидрометеиздат, 1966, с. 83—93.
158. Раунер Ю. Л. Изучение атмосферы как компонента биогеоценоза.— В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. М., «Наука», 1966, с. 20—58.
159. Раунер Ю. Л. Тепловой баланс растительного покрова. Л., Гидрометеиздат, 1972. 210 с.

160. Раунер Ю. Л. Энергетическая эффективность продукционного процесса растительных сообществ.— *Изв. АН СССР, сер. геогр.*, 1973, № 6, с. 17—28.

161. Рогаченко А. Д. Радиационные факторы и продуктивность фотосинтеза посевов кукурузы в условиях орошения.— В кн.: *Фотосинтез и использование солнечной энергии*. Л., «Наука», 1971 с. 62—66.

162. Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.—Л., «Наука», 1965. 253 с.

163. Розен Р. Принципы оптимальности в биологии. М., «Мир», 1969. 215 с.

164. Росс В. К вопросу определения листовой поверхности растений.— В кн.: *Фитоактинометрические исследования растительного покрова*. Таллин, «Валгус», 1967, с. 150—162.

165. Росс В. Продуктивность и ростовые функции некоторых сельскохозяйственных культур.— В кн.: *Фотосинтез и продуктивность растительного покрова*. Тарту, Изд. ИФА АН ЭССР, 1968, с. 111—130.

166. Росс Ю. К. О коротковолновом радиационном режиме поверхности, покрытой растительностью.— «Научные сообщения ин-та геогр. АН ЛитССР», Вильнюс, 1957, 5, с. 41—60.

167. Росс Ю. К. К теории альбедо растительного покрова.— «Научные сообщения ин-та геол и геогр. АН ЛитССР», 13, 1962, с. 151—165.

168. Росс Ю. К. К математической теории фотосинтеза растительного покрова.— «ДАН СССР», 1964, 157, № 5, с. 1239—1242.

169. Росс Ю. К. К математическому описанию роста растений.— «ДАН СССР», 1966, 171, № 2, с. 481—483.

170. Росс Ю. К. Роль солнечной радиации в фотосинтетической деятельности посевов.— В кн.: *Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности*. М., «Наука», 1966, с. 59—69.

171. Росс Ю. Система уравнений для количественного роста растений.— В кн.: *Фитоактинометрические исследования растительного покрова*. Таллин, «Валгус», 1971, с. 64—88.

172. Росс Ю. К. Структурная организация посевов и ценозов с точки зрения наилучшего использования лучистой энергии Солнца.— В кн.: *Важнейшие проблемы фотосинтеза в растениеводстве*. М., «Колос», 1970, с. 38—51.

173. Росс Ю. К. Оценка некоторых факторов продуктивности растительного покрова на основании данных математического моделирования.— В кн.: *Теоретические основы фотосинтетической продуктивности*. М., «Наука», 1972, с. 436—450.

174. Росс Ю. Теория пропускания прямой солнечной радиации в горизонтально неоднородном растительном покрове.— В кн.: *Солнечная радиация и продуктивность растительного покрова*. Тарту, Изд. ИФА АН ЭССР, 1972, с. 122—147.

175. Росс Ю. К. Радиационный режим и архитектура растительного покрова. Л., Гидрометеиздат, 1975. 342 с.

176. Росс Ю., Бихеле З. Расчет фотосинтеза растительного покрова.— В кн.: *Фотосинтез и продуктивность растительного покрова*. Тарту. Изд. ИФА АН ЭССР, 1968, с. 46—74.

177. Росс Ю., Бихеле З. Расчет фотосинтеза растительного покрова. Ч. 2.— В кн.: *Фотосинтетическая продуктивность растительного покрова*. Тарту, Изд. ИФА АН ЭССР, 1969, с. 5—43.

178. Росс Ю. К., Власова М. П. Биометрическая характеристика и динамика развития посева кукурузы.— В кн.: *Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности*. «Наука», 1966, с. 78—96.

179. Росс Ю., Нильсон Т. К теории радиационного режима растительного покрова.— В кн.: Исследования по физике атмосферы. Тарту, Изд. ИФА АН ЭССР, 1963, № 4, с. 42—64.
180. Росс Ю., Нильсон Т. Пропускание прямой радиации солнца сельскохозяйственными посевами.— В кн.: Вопросы радиационного режима растительного покрова. Тарту, Изд. ИФА АН ЭССР, 1965, с. 25—64.
181. Росс Ю., Нильсон Т. Пространственная ориентация листьев в посевах и методика ее определения.— В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., «Наука», 1966, с. 109—125.
182. Росс Ю., Нильсон Т. Расчет фотосинтетически активной радиации в растительном покрове.— В кн.: Режим солнечной радиации в растительном покрове. Тарту, 1968, с. 5—53.
183. Росс Ю. К., Нильсон Т. А. Математическая модель радиационного режима растительного покрова.— В кн.: Актинометрия и оптика атмосферы. Таллин, «Валгус», 1968, с. 263—281.
184. Росс Ю., Росс В. Пространственная ориентация листьев в посевах.— В кн.: Фотосинтетическая продуктивность растительного покрова. Тарту, ИФА АН ЭССР, 1969, с. 60—82.
185. Росс Ю. К., Тооминг Х. Г. Ослабление прямой и суммарной радиации внутри посевов сельскохозяйственных культур и описывающие ее полуэмпирические формулы.— В кн.: Актинометрия и оптика атмосферы. Таллин, «Валгус», 1968, с. 283—288.
186. Рубин Б. А. Курс физиологии растений. М., «Высшая школа», 1971. 672 с.
187. Русин Н. П. Радиационный баланс поля, засеянного зерновыми культурами.— «Тр. ГГО», 1958, вып. 77, с. 43—56.
188. Селга М. П., Рудь М. С. Адаптивные изменения ассимилирующей ткани листа под влиянием внешних факторов.— «Изв. АН ЛатвССР», 1971, № 9(290), с. 29—36.
189. Сиротенко О. Д. Применение методов оптимизации к построению математических моделей в агрометеорологии.— «Метеор. и гидрол.», 1971, № 6, с. 102—111.
190. Сиротенко О. Д. Предпосылки построения комплексной динамической модели «погода—урожай».— В кн.: Математические методы в агрометеорологии.— «Тр. ИЭМ», 1973, вып. 3(40), с. 18—31.
191. Слейчер Р. Водный режим растений. М., «Мир», 1970. 365 с.
192. Слободская Г. А., Гришина Г. С., Ничипорович А. А. Ингибирование фотосинтеза кислородом при различном азотном питании растений.— «Физиол. раст.», 1970, 17, вып. 2, с. 244—252.
193. Степаницев Н. А., Попов В. Я., Устенко Г. П. Фотосинтетическая продуктивность и урожайность яровой пшеницы при орошении в зависимости от сорта и удобрений.— «Тр. Волг. НИИ орош. землед.», 1972, 1, с. 73—78.
194. Строгонова Л. Е. О фотосинтезе кукурузы в полевых условиях.— В кн.: Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 71—87.
195. Строгонова Л. Е. О величине расхода органических веществ на дыхание в различных условиях минерального питания растений.— «Физиол. раст.», 1968, 15, вып. 2, с. 272—279.
196. Строгонова Л. Е. Влияние температуры на величину расхода органических веществ на дыхание растений.— «Физиол. раст.», 1972, 19, вып. 3, с. 629—638.
197. Сукачев В. Н. Основные современные проблемы биоценологии.— «Журн. общ. биол.», 1965, 26, № 3, с. 249—260.

198. Тарчевский И. А. Фотосинтез различных органов пшеницы и отток из них ассимилятов.— В кн.: Физиолого-биохимические процессы, определяющие величину и качество урожая у пшеницы и других колосовых злаков.— В кн.: Тезисы докл. Всесоюз. семинара. Казань, 1972, с. 5—7.

199. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л., «Наука», 1964. 236 с.

200. Тихомиров Б. А. Очерки по биологии растений Арктики. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963. 154 с.

201. Тимирязев К. А. Основные задачи физиологии растений. Избр. соч., т. I. М., Сельхозгиз, 1957, с. 284—406.

202. Тооминг Х. Некоторые вопросы распределения суммарной радиации внутри растительного покрова.— В кн.: Исследования по физике атмосферы. Тарту, Изд. ИФА АН ЭССР, 1959, № 1, с. 83—108.

203. Тооминг Х. Дневные и сезонные изменения альбедо некоторых естественных поверхностей Эстонской ССР.— «Исследования по физике атмосферы», № 2, 1960, с. 115—163.

204. Тооминг Х. Г. Приближенный метод определения ослабления и отражения ФАР и ближней инфракрасной радиации в посевах кукурузы по измерениям интегральной радиации.— В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., «Наука», 1966, с. 126—141.

205. Тооминг Х. Связь фотосинтеза, роста растений и геометрической структуры листьев растительного покрова с режимом солнечной радиации на разных широтах.— «Бот. журн.», 1967, 52, № 5, с. 606—616.

206. Тооминг Х. Адаптация растительных сообществ к интенсивности света и ее математическое моделирование.— «Журн. общ. биол.», 1968, 29, № 5, с. 549—563.

207. Тооминг Х. Некоторые черты взаимоотношений растений в растительном сообществе в связи с их фотосинтезом.— В кн.: Фотосинтез и продуктивность растительного покрова. Тарту, Изд. ИФА АН ЭССР, 1968, с. 46—74.

208. Тооминг Х. Связь геометрической структуры листьев с радиационным режимом, фотосинтезом и свойствами растительного покрова в географическом разрезе.— «Учен. зап. Тартуск. ГУ», 1968, 8, с. 30—58.

209. Тооминг Х. О теоретически возможном КПД фотосинтеза растений с учетом дыхания.— В кн.: Вопросы эффективности фотосинтеза. Тарту, Изд. ИФА АН ЭССР, 1969, с. 15—25.

210. Тооминг Х. О факторах, определяющих радиацию приспособления растений.— В кн.: Вопросы эффективности фотосинтеза. Тарту, Изд. ИФА АН ЭССР, 1969, с. 26—43.

211. Тооминг Х. Г. Определение поглощенной радиации и коэффициента полезного действия (коэффициента использования) ФАР в некоторых особых случаях.— В кн.: Методические указания по учету и контролю важнейших показателей процессов фотосинтетической деятельности растений в посевах. М., ВАСХНИЛ, 1969, с. 50—57.

212. Тооминг Х. Г. Конкуренция двух видов растений за фотосинтетически активную радиацию.— «Экология», 1972, № 4, с. 63—72.

213. Тооминг Х. Математическое моделирование структуры и продукционного процесса фитоценоза.— «Журн. общ. биол.», 1974, 35, № 2, с. 181—195.

214. Тооминг Х. Г. Перспективы прогноза эффективности изменения параметров растений и оценка максимального урожая.— В кн.: Программирование урожая сельскохозяйственных культур. М., «Колос», 1975, с. 403—414.

215. Тооминг Х. Г., Гуляев Б. И. Методика измерения фотосинтетической активной радиации. М., «Наука», 1967. 143 с.

216. Тооминг Х., Каллис А. Расчеты продуктивности и роста растительного покрова.— В кн.: Солнечная радиация и продуктивность растительного покрова. Тарту, Изд. ИФА АН ЭССР, 1972, с. 5—12.

217. Тооминг Х. Г., Каллис А. Г. Значение и некоторые результаты исследования КПД растений и растительного покрова.— В кн.: Основные проблемы биогеоценологии. М., «Наука», 1973, с. 203—213.

218. Тооминг Х. Г., Каллис А. Г. Теоретическая оценка влияния некоторых физиологических и морфологических характеристик на потенциальный урожай ячменя.— «С.-х. биол.», 1974, 9, № 6, с. 921—930.

219. Тооминг Х., Нийлиск Х. Коэффициенты перехода от интегральной радиации к ФАР в естественных условиях.— В кн.: Фотоактинометрические исследования растительного покрова. Таллин, «Валгус», 1967, с. 140—149.

220. Тооминг Х., Нильсон Т. Основы энергетической адаптации растительного покрова.— В кн.: Фотоактинометрические исследования растительного покрова. Таллин, «Валгус», 1967, с. 35—63.

221. Тооминг Х., Росс Ю. Радиационный режим посева кукурузы по ярусам и описывающие его приближенные формулы.— «Исследования по физике атмосферы», № 6, 1964, с. 63—80.

222. Тооминг Х., Росс Ю. Ослабление интегральной радиации различными посевами кукурузы.— В кн.: Вопросы радиационного режима растительного покрова. Тарту, Изд. ИФА АН ЭССР, 1965, с. 65—72.

223. Тооминг Х., Росс Ю. Определение коэффициента поглощения и использования ФАР посевами сельскохозяйственных культур.— В кн.: Методические указания по учету и контролю важнейших показателей процессов фотосинтетической деятельности растений в посевах. М., ВАСХНИЛ, 1969, с. 35—49.

224. Тоомре Р., Рааве Л. О массе корней луговых растений на сенокосах и пастбищах.— «Сб. научн. тр. ЭНИИЗим», 33, 1974, с. 65—80.

225. Тренбат Б. Р. Применение модели роста к проблемам продуктивности и устойчивости смешанных посевов. Оргкомитет XII Международного Конгресса по луговодству.— В кн.: Биологические и физиологические аспекты интенсификации лугопастбищного хозяйства. М., 1974, с. 346—359.

226. Удзиджима З. Турбулентный перенос водяных паров и двуокиси углерода в посевах кукурузы.— В кн.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М., «Наука», 1972, с. 466—479.

227. Устенко Г. П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах как основа формирования высоких урожаев.— В кн.: Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 37—70.

228. Устенко Г. П., Гайдуков Г. Ф. Формирование и работа фотосинтетического аппарата растений кукурузы в посевах.— В кн.: Проблемы фотосинтеза. М., Изд-во АН СССР, 1959, с. 461—468.

229. Утехин В. Д. Первичная биологическая продуктивность лесостепного ландшафта (теоретические проблемы и методы исследования).— «Автореф. на соиск. учен. степени канд. геогр. наук». М., 1973. 41 с.

230. Фрей Т. А. Калорийность растительных компонентов еловой экосистемы на стационаре Вооремаа (Эстония).— «Тезисы докл. V делег. Съезда Всесоюз. бот. о-ва». Киев, 1973, с. 283—284.

231. Хазанов В. С. О фотометрической оценке измерения по его действию на растения.— «Светотехника», 1971, № 5, с. 16—18.

232. Харпер Д. Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений.— В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М., «Мир», 1964.

233. Хваленский Ю. А., Сиротенко О. Д. Методика расчета фотосинтеза посевов сельскохозяйственных культур на основании стандартных метео-

рологических данных.— В кн.: Математические методы в агрометеорологии.— «Тр. ИЭМ», 1973, № 3(40), с. 32—42.

234. Хильми Г. Ф. Основы физики биосферы. Л., Гидрометеиздат, 1966. 300 с.

235. Цельникер Ю. Л. Проблемы изучения синтеза органического вещества лесными фитоценозами.— В кн.: Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М., «Наука», 1967, с. 5—14.

236. Цельникер Ю. Л. Адаптация лесных растений к затенению.— «Бот. журн.», 1968, 53, № 10, с. 1478—1491.

237. Цельникер Ю. Л. Радиационный режим под пологом леса. М., «Наука», 1969.

238. Чайлахян М. Х. Цветение и фотопериодизм растений.— «Успехи соврем. биол.», 1970, 69, № 2, с. 306—318.

239. Чернавская Н. М., Ничипорович А. А. О гармоническом сочетании условий освещенности и азотного питания.— В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., «Наука», 1966, с. 169—177.

240. Чирков Ю. И. Агрометеорологические условия и продуктивность кукурузы. Л., Гидрометеиздат, 1969. 251 с.

241. Чмора С. Н. Световые кривые фотосинтеза в посеве кукурузы.— В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., «Наука», 1966, с. 142—148.

242. Шабанов В. В. Биоклиматическое обоснование мелиорации. Л., Гидрометеиздат, 1973. 165 с.

243. Шамсиев А., Шапцев Е. В. Продуктивность посева сорго в зависимости от режима орошения в условиях Гиссарской долины (Таджикистан).— В кн.: Фотосинтез и использование солнечной энергии. М., «Наука», 1971, с. 66—69.

244. Шатилов И. С. Принципы программирования урожайности.— «Вестн. с.-х. науки», 1973, № 3, с. 8—14.

245. Шатилов И. С., Ваулин А. В. Динамика ассимилирующей поверхности и роль отдельных органов растений в формировании урожая ячменя.— «Изв. ТСХА», 1972, № 1, с. 21—30.

246. Шатилов И. С., Бибииков А. И. Аккумуляция фотосинтетически активной радиации свеклы.— «Изв. ТСХА», 1970, вып. 3, с. 220—228.

247. Шатилов И. С., Замараев А. Г., Игитова Н. С. Энергетическая продуктивность овса.— «Докл. Моск. с.-х. акад. им. Тимирязева», 1970, 159, с. 8—11.

248. Шатилов И. С. и др. Использование света полевыми культурами и травостоем многолетних пастбищ.— В кн.: Важнейшие проблемы фотосинтеза в растениеводстве. М., «Колос», 1970, с. 136—152.

249. Шатилов И. С., Каюмов М. К. Использование питательных веществ почвы и минеральных удобрений посевами озимой пшеницы.— «Изв. ТСХА», 1971, № 5, с. 18—23.

250. Шифрин К. С. К теории альбедо.— «Тр. ГГО», 1953, вып. 39(101), с. 244—257.

251. Шкорбатов Г. Л. Основные черты адаптации биологических систем.— «Журн. общ. биол.», 1971, 32, № 2, с. 131—142.

252. Шмальгаузен И. И. Основы эволюционного процесса в свете кибернетики.— В кн.: Проблемы кибернетики. М., Гос. изд-во физ.-мат. лит-ры, 1960, с. 121—149.

253. Шредингер Э. Что такое жизнь с точки зрения физики? М., Атомиздат, 1972. 88 с.

254. Шульгин И. А. Морфофизиологические приспособления растений к свету. М., Изд-во МГУ, 1963. 73 с.
255. Шульгин И. А. Солнечная радиация и растение. Л., Гидрометеиздат, 1967. 179 с.
256. Шульгин И. А. Об адаптации растений к солнечной радиации.— «Научн. докл. высш. школы, биол. науки», 1969, № 9, с. 7—25.
257. Шульгин И. А. Растение и солнце. Л. Гидрометеиздат, 1973. 251 с.
258. Шульгин И. А., Ходоренко Л. А. Формирование оптического аппарата зеленого листа в связи с энергетической адаптацией к солнечной радиации.— «Научн. докл. высш. школы, биол. науки», 1969, № 5, с. 87—92.
259. Шульгин И. А., Климов С. В., Ничипорович А. А. О физиологических особенностях длинностебельных и короткостебельных форм подсолнечника.— «Физиол. раст.», 1974, 21, вып. 5, с. 893—899.
260. Шульгин И. А., Климов С. В., Ничипорович А. А. Об адаптивности архитектуры растений к солнечной радиации.— «Физиол. раст.», 1975, 22, вып. 1, с. 40—48.
261. Щербан М. И. Альbedo некоторых сельскохозяйственных угодий.— «Тр. УкрНИГМИ», 1954, № 1.
262. Янишевский Ю. Д. Методы радиационных измерений для экологических целей.— «Тр. БИН», 1941, сер. 4, вып. 5, с. 22—45.
263. Янишевский Ю. Д. Актинометрические приборы и методы наблюдений. Л., Гидрометеиздат, 1957. 415 с.
264. Ярославцев И. Н. Альbedo естественного покрова почвы в Ташкенте.— «Изв. АН СССР, сер. геофиз.», 1952, № 1.
265. Acock B., Thornley J. H. M., Warren Wilson J. Photosynthesis and energy conversion.— In: Potential Crop Production. Ed. P. F. Wareing and J. P. Cooper. 1971.
266. Allen L. H., Stewart D. W., Lemon E. R. Photosynthesis in plant canopies: Effect of light response curves and radiation source geometry.— «Photosynthetica», 1974, 8(3), p. 184—207.
267. Anderson M. C. Radiation climate, crop architecture and photosynthesis.— In: Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity. Wageningen, Pudoc, 1970, p. 71—78.
268. Apel P., Lehmann Chr. Variabilität und Sortenspezifität der Photosyntheserate bei Sommergerste.— «Photosynthetica», 1969, 3, 3, p. 255—262.
269. Aung L. H. Root-shoot relationships.— In: The Plant Root and Its Environment. Ed. Carson E. W., Charlottesville, Univ. Press of Virginia, 1974, p. 29—61.
270. Baker D. N., Myhre D. L. Effects of leaf shape and boundary layer thickness on photosynthesis in cotton (*Gossypium hirsutum*).— «Physiol. plantarum», 1969, 22, N 5, p. 1043—1049.
271. Barnes D. K. a. o. Specific leaf weight differences in alfalfa associated with variety and plant age.— «Crop. Sci.», 1969, 9, p. 421—423.
272. Björkman O., Holmgren P. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats.— «Physiol. plantarum», 1963, 16, N 4, p. 889—914.
273. Björkman O., Pearcy R. W., Nobs M. A. Hybrids between *Atriplex* species with and without β -carboxylation photosynthesis.— «Carnegie Institution Year Book 1969—1970», 1971, 69, p. 640—648.
274. Black J. N. The interrelationship of solar radiation and leaf area index in determining the rate of dry matter production of swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum*).— «Austr. J. Agric. Res.», 1963, 14, N 1, p. 20—38.

275. Blackman G. E. The interaction of light intensity and nitrogen supply in the growth and metabolism of grasses and clover (*Trifolium repens*). I. The effects of light intensity and nitrogen supply on the clover content of a sward.—“Ann. Bot.”, 1938, 2, p. 257—280.

276. Blackman G. E. The application of the concepts of growth analysis to the assessment of productivity.—In: Funct. Terrestr. Ecosyst. Primary Prod. Level. Paris, 1968, p. 243—259.

277. Botkin D. B., Malone C. R. Efficiency of net primary production based on light intercepted during the growing season.—“Ecology”, 1968, 49, N 3, p. 438—444.

278. Boysen-Jensen P., Müller D. Über die Kohlensäureassimilation bei *Marchantia* und *Peltigera*.—“Jahrb. wiss. Bot.”, 1929, 70, p. 503—511.

279. Boysen-Jensen P. Die Stoffproduktion der Pflanzen. Jena, 1932.

280. Boyer J. S. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybeans.—“Plant Physiol.”, 1970, 46, p. 236—239.

281. Bray J. R., Sanger J. E., Archer A. L. The visible albedo of surfaces in Central Minnesota.—“Ecology”, 1966, 47, N 4, p. 524—531.

282. Brougham R. W. Effect of intensity of defoliation on regrowth of pasture.—“Austr. J. Agric. Res.”, 1956, 7, N 5, p. 377—387.

283. Brougham R. W. Interception of light by the foliage of pure and mixed stands of pasture species.—“Austr. J. Agric. Res.”, 1958, 9, p. 39—52.

284. Brown H. T., Escombe F. Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants.—“Philos. Trans.”, 1900, 193, p. 223—291.

285. Burnside C. A., Böhning R. H. The effect of prolonged shading on the light saturation curves of apparent photosynthesis in sun plants.—“Plant. Physiol.”, 1957, 32, p. 61—63.

286. Buttery B. R. Effects of variation in leaf area index on growth of maize and soybeans.—“Crop Sci.”, 1970, 10, N 1, p. 9—13.

287. Böhning R. H., Burnside E. A. The effect of light intensity on rate of apparent photosynthesis in leaves of sun and shade plants.—“Amer. J. Bot.”, 1956, 43, N 8, p. 557—561.

288. Chandler R. T. Plant morphology and stand geometry in relation to nitrogen.—In: Physiological Aspects of Crop Yield, Ed. R. C. Dinauer, Madison, Wisc., USA, 1969, p. 265—285.

289. Chartier Ph. Etude theorique de la photosynthèse globale de la feuille.—“C. R. Acad. Sc.”, 1966, D 263, 1, p. 44—47.

290. Chartier Ph. Lumière eau et production du matériel sèche du convert végétal.—“Annals agron.”, 1967, 18, 3, p. 301—331.

291. Chatterton N. J., Lee D. R., Hungerford W. S. Diurnal changes in SLW of *Medicago sativa* L. and *Zea mays* L.—“Crop Sci.”, 1972, 12, N 5, p. 576—578.

292. Chew R. M., Chew A. E. The primary productivity of a desert-shrub (*Larrea tridentata*) community.—“Ecol. Monogr.”, 1965, 35, p. 355—375.

293. Cooper J. P. Potential production and energy conversion in temperate and tropical grasses.—“Herb. Abstr.”, 1970, 40, p. 1—15.

294. Criswell J. G., Shibles R. M. Physiological basis for genotypic variation in net photosynthesis of oat leaves.—“Crop Sci.”, 1971, 11, N 4, p. 550—553.

295. Curry R. B. Dynamic simulation of plant growth. I. Development of a model.—“Trans. ASAE”, 1971, 14, N 5, p. 946—949.

296. Curry R. B., Chen L. H. Dynamic simulation of plant growth. II. Incorporation of actual daily weather and partitioning of net photosynthate.—"Trans. ASAE", 1971, 14, N 6, p. 1170—1174.

297. Davidson J. L., Donald C. M. The growth of swards of subterranean clover with particular reference to leaf area.—"Austr. J. Agric. Res.", 1958, 9, N 1, p. 53—73.

298. Davidson J. L., Philip J. R. Light and pasture growth.—In: Climatology and Microclimatology. UNESCO, 1958, p. 181—187.

299. Delaney R. H., Dobrenz A. K. Morphological and anatomical features of alfalfa leaves as related to CO₂ exchange.—"Crop Sci.", 1974, 14, N 3, p. 444—447.

300. Delaney R. H., Dobrenz A. K. Yield of alfalfa as related to carbon exchange.—"Agron. J.", 1974, 66, N 4, p. 498—500.

301. Denmead O. T. Transfer processes between vegetation and air. Measurement, interpretation and modelling.—In: Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity. Wageningen, Pudoc, 1970, p. 149—164.

302. Dirmhirn I. Zur spektralen Verteilung der Reflexion natürlicher Medien.—"Wetter u. Leben", 1957, 9, 3—5, s. 41—46.

303. Donald C. M. Competition for light in crops and pastures.—"Symp. Soc. Exp. Biol.", 1961, 15, p. 282—313.

304. Donald C. M. Competition among crop and pasture plants.—"Adv. in Agron.", 1963, 15, p. 1—114.

305. Donald C. M. The breeding of crop ideotypes.—"Euphytica", 1968, 17, p. 385—403.

306. Dornhoff G. M., Shibles R. M. Varietal differences in net photosynthesis of soybean leaves.—"Crop Sci.", 1970, 10, N 1, p. 42—45.

307. Dubetz S. An unusual photonastism induced by drought in *Phaseolus vulgaris*.—"Can. J. Bot.", 1969, 47, p. 1640—1641.

308. Duncan W. G. Model building in photosynthesis.—In: Harvesting the Sun. N. Y., Acad. Press, 1967, s. 309—314.

309. Duncan W. G. Cultural manipulation for higher yields.—In: Physiological Aspects of Crop Yield, Ed. R. C. Dinauer, Madison, Wisc. USA, 1969, p. 327—339.

310. Duncan W. G. a. o. A model for simulating photosynthesis in plant communities.—"Hilgardia", 1967, 38, N 4, p. 181—205.

311. Dykijova D. Productivity and solar energy conversion in reed-swamp stands in comparison with outdoor mass cultures of algae in the temperate climate Central Europe.—"Photosynthetica", 1971, 5(4), p. 329—340.

312. Dunstone R. L., Gifford R. M., Evans L. T. Photosynthetic characteristics of modern and primitive wheat species in relation to ontogeny and adaptation to light.—"Austr. J. Biol. Sci.", 1973, 26, p. 295—307.

313. Eagles C. F. Effect of light intensity on growth of natural populations of *Dactylis glomerata* L.—"Ann. Bot.", 1973, 37, p. 253—262.

314. Egunjobi J. E. Ecosystem processes in a stand of *Ulex europaeus* L. I.—"J. Ecol.", 1971, 59, 1, p. 31—38.

315. El-Sharkawy M. A., Loomis R. S., Williams W. A. Apparent reassimilation of respiratory carbon dioxide by different plant species.—"Physiol. plantarum", 1967, 20, N 1, p. 171—186.

316. Evans L. T., Dunstone R. L. Some physiological aspects of evolution in wheat.—"Austral. J. Biol. Sci.", 1970, 23, p. 725—741.

317. Frank A. B., Power J. F., Willis W. O. Effect of temperature and

plant water stress on photosynthesis, diffusion resistance, and leaf water potential in spring wheat.—"Agron. J.", 1973, 65, N 5, p. 777—780.

318. Gaastra P. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance.—"Meded. Landbouwhogeschool", Wageningen, 1959, 59, (13), p. 1—68.

319. Gaastra P. Photosynthesis of leaves and field crops.—"Neth. Agric. Sci.", 1962, 10, N 5, p. 311—324.

320. Garner W. W., Allard H. A. Effect of the relative length of day and night and other factors.—"J. Agric. Res.", 1920, 18, p.

321. Gloser J. The dependence of CO₂ exchange on density of irradiation, temperature and water saturation deficit in *Stipa* and *Bromus*.—"Photosynthetica", 1967, 1, (3—4), p. 171—178.

322. Golley F. B. Energy values of ecological materials.—"Ecology", 1961, 42, p. 581—584.

323. Haller E. 100-tsentnerise odraasaagi kujunemiseks vajalikest tingimustest. Eesti Põllumajanduse Akadeemia tead. tööde kogumik, 1971, Nr. 72, p. 3—11.

324. Hayashi K. Efficiencies of solar energy conversion in rice varieties.—In: Photosynthesis and Utilization of Solar Energy. Level III Experiments. Tokyo, 1968, p. 39—42.

325. Hayashi K. Efficiencies of solar energy conversion in rice varieties.—In: Photosynthesis and Utilization of Solar Energy. Level III Experiments. Tokyo, 1969, 1, p. 27—30.

326. Heichel G. H., Musgrave R. B. Varietal differences in net photosynthesis of *Zea mays* L.—"Crop Sci.", 1969, 9, p. 483—486.

327. Hillel D. Soil and water. Physical principles and processes. Academic Press, New York, London, 1971. 288 p.

328. Hiroi T., Monsi M. Dry matter economy of *Helianthus annuus* communities grown at varying densities and light intensities.—"J. Fac. Sci. Univ. Tokyo" III, 1966, 9, p. 241—285.

329. Hodanova D. Structure and development of sugar beet canopy. I. Leaf area—leaf angle relations.—"Photosynthetica", 1972, 6 (4), p. 401—409.

330. Holmgren P. Leaf factors affecting light-saturated photosynthesis in ecotypes of *Solidago virgaurea* from exposed and shaded habitats.—"Physiol. plantarum", 1968, 21, 3, p. 676—698.

331. Horie T. Vertical distribution of photosynthetic intensity within a sunflower community.—In: Photosynthesis and Utilization of Sol. En. Level III Experiments. Tokyo, 1968, p. 85—89.

332. Horie T., Udagawa T. Canopy architecture and radiation environment within sunflower communities.—In: Photosynthesis and Utilization of Solar Energy. Level III Experiments. Tokyo, 1970, p. 9—15.

333. Horie T., Udagawa T. Canopy photosynthesis of sunflower plants.—"Bull. Nat. Inst. Agric. Sci.", 1971, Ser. A, N 18, p. 1—54.

334. Hoyt P., Bradfield R. Effect of varying leaf area by defoliation and plant density on dry matter production in corn.—"Agron. J.", 1962, 54, p. 523—525.

335. Hughes A. P. A comparison of the effects of light intensity and duration on *Chrysanthemum morifolium* cv. Bright Golden Anne in controlled environments.—"Ann. Bot.", 1973, 37, p. 275—286.

336. Idso S. B., Baker D. G. The naturally varying energy environment and its effects upon net photosynthesis.—"Ecology", 1968, 49, N 2, p. 311—316.

337. Idso S. B. A theoretical framework for the photosynthetic modelling

of plant communities.—In: *Advancing Frontier of Plant Sciences*, 1969, 23, p. 91—118.

338. Impens I. I. Diurnal changes in the internal and external diffusion resistances of upper and lower leaves in a crop of beans. (*Phaseolus vulgaris* L.).—*"Oecologie plantarum"*, 1966, 1, N 2, p. 245—252.

339. Impens I., Lemeur R. The radiation balance of several field crops.—*"Arch. Met. Geoph. Biokl."*, 1969, Ser. B, 17, p. 261—268.

340. Inoue E. An aerodynamic measurement of photosynthesis over a paddy field.—In: *Proc. of 7 Japan Nat. Congress of Applied Mechanics*. 1957, p. 211—214.

341. Inoue E., Uchijima Z., Udagawa T., Horie T., Kobayashi K. CO₂-environment and CO₂-exchange within a corn canopy.—In: *Photosynthesis and Utilization of Solar Energy. Level III Experiments*. Tokyo, 1968, p. 1—8.

342. Inoue E. The "Assimatron", a newly devised instrument for measuring CO₂ flux in the surface air layer.—*"J. Agric. Met."*, Tokyo, 1969, 25, N 3, p. 165—172.

343. Isobe S. Preliminary studies of physical properties of plant communities.—*"Bulletin of the Nat. Inst. Agric. Sci."* (Japan), 1962, Ser. A, 9, p. 29—66.

344. Isobe S. An analytical approach to the expression of light intensity in plant communities.—*"J. Agric. Meteorol."*, 1962, 17, N 4, p. 143—150.

345. Ito A., Udagawa T., Uchijima Z. Phytometrical studies of crop canopies. II. Canopy structure of rice crops in relation to varieties and growing stage.—*"Proc. Crop Sci. Soc. Japan"*, 1973, 42(3), p. 334—342.

346. de Jager J. M., King K. M. Calculation of photosynthesis rate of a maize crop from environmental variables.—In: *Canadian comm. IBP Quelph. Project Fin. Rep. Training in Agromet. and Research on Photosynthesis of Crops in Relation to Productivity*. Ontario, 1974, p. 321—333.

347. Johnson R. R., Frey N. M., Moss D. N. Effect of water stress on photosynthesis and transpiration of flag leaves and spikes of barley and wheat. *"Crop Sci."*, 1974, 14, 5, p. 728—731.

348. Jordan C. F. Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. *"J. Ecol."*, 1971, 59, 1, p. 127—142.

349. Kallis A., Tooming H. Estimation of the influence of leaf photosynthetic parameters specific leaf weight and growth functions on yield.—*"Photosynthetica"*, 1974, 8(2), p. 91—103.

350. Kamel M. S. A physiological study of shading and density effects on the growth and efficiency of solar energy conversion in some field crops.—*"Meded. Landbouwhogeschool"*, Wageningen, 1959, 95(5), p. 1—101.

351. Kaminski A. Measurement of the amount of light energy absorbed by the potato (*Solanum tuberosum* L.). *"Ekol. polska"*, 1969, A17, 21, p. 373—379.

352. Kaminski A. Absorption of solar radiation by a rye field (*Secale cereale* L.).—*"Ekol. polska"*, 1970, 18, 10, p. 243—250.

353. Kariya K., Tsunoda S. Relationship of chlorophyll content, chloroplast area index and leaf photosynthesis rate in *Brassica*.—*"Tohoku J. Agric. Res."*, 1972, 23, N 1, p. 1—14.

354. Kasanaga H., Monsi M. On the light transmission of leaves, and its meaning for the production of matter in plant communities.—*"Jap. J. Bot."*, 1954, 14, p. 304—324.

355. Kerner A. von Merilaun. *Pflanzenleben*. 1. Leipzig, 1887.

356. Khan M. A., Tsunoda S. Evolutionary trends in leaf photosynthesis and related leaf characters among cultivated wheat species and its wild relatives.—*"Jap. J. Breed."*, 1970, 20, N 3, p. 133—140.

357. Khan M. A., Tsunoda S. Differences in leaf photosynthesis and leaf transpiration rates among six commercial wheat varieties of west Pakistan.—"Jap. J. Breed.", 1970, 20, N 6, p. 344—350.

358. Khan M. A., Tsunoda S. Growth analysis of commercially cultivated wheats of west Pakistan with special reference to a semi-dwarf modern wheat variety, Mexi-Pak.—"Tohoku J. Agric. Res.", 1970, 21, N 2, p. 60—72.

359. Khan M. A., Tsunoda S. Growth analysis of cultivated wheat species and their wild relatives with special reference to dry matter distribution among different plant organs and to leaf area expansion.—"Tohoku J. Agr. Res.", 1970, 21, N 2, p. 47—59.

360. Khan M. A., Tsunoda S. Comparative leaf anatomy of cultivated wheats and wild relatives with reference to their leaf photosynthetic rates.—"Japan J. Breed.", 1971, 21, N 3, p. 143—150.

361. King R. W., Evans L. T. Photosynthesis in artificial communities of wheat, lucerne, and subterranean clover plants.—"Austr. J. Biol. Sci.", 1967, 20, p. 623—635.

362. Kishitani S., Takano I., Tsunoda S. Optimum leaf-areal nitrogen content of single leaves for maximizing the photosynthesis rate of leaf canopies: a simulation in rice.—"Jap. J. Breed.", 1972, 22, N 1, p. 1—10.

363. Kucera C. L., Dahlman R. C., Koelling M. R. Total net productivity and turnover on an energy basis for tallgrass prairie.—"Ecology", 1967, 48, N 4, p. 536—541.

364. Kumura A. Changes in intensity and spectral composition of radiation penetrating through leaf canopy and photosynthesis response of leaf to light quality.—In: Photosynthesis and Utilization of Solar Energy. Level III Experiments, Tokyo, 1969, p. 17—19.

365. Kuroiwa S. A new calculation method for total photosynthesis of a plant community under illumination consisting of direct and diffused light.—In: Funct. Terrest. Ecosyst. at the Primary Prod. Level. Paris, UNESCO, 1968, p. 391—398.

366. Kuroiwa S. Theoretical analysis of light factor and photosynthesis in plant communities (3): Total photosynthesis of a foliage under parallel light in comparison with that under isotropic light conditions.—"J. Agric. Met.", Tokyo, 1968, 24, p. 75—90.

367. Kuroiwa S. Total photosynthesis of a foliage in relation to inclination of leaves.—In: Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity, Wageningen, Pudoc, 1970, p. 79—90.

368. van Laar H. H., Penning de Vries F. W. T. CO₂-assimilation light response curves of leaves; some experimental data. Instituut voor Biologisch-scheikundig onderzoek van Landbouwgewassen, Verslagen N 62, 1972.

369. Lake J. V., Anderson M. C. Dynamics of development of photosynthetic systems. Discussion.—In: Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity. Wageningen, Pudoc, 1970, p. 131—136.

370. Lemon E. R. Photosynthesis under field conditions. II. An aerodynamic method for determining the turbulent carbon dioxide exchange between the atmosphere and a corn field.—"Agron. J.", 1960, 52, p. 697—703.

371. Lemon E. Aerodynamic studies of CO₂ exchange between the atmosphere and the plant.—In: Harvesting the Sun: Photosynthesis in Plant Life. Academic Press, N. Y., 1967, p. 263—290.

372. Lieth H. The measurement of calorific values of biological material and the determination of ecological efficiency.—In: Funct. Terrest. Ecosyst. at the Primary Prod. Level, Paris, 1968, p. 233—242.

373. Loomis R. S., Williams W. A., Duncan W. G. Community archi-

- texture and the productivity of terrestrial plant communities.—In: *Harvesting the Sun*. New York, Acad. Press, 1967, p. 291—308.
374. Loomis R. S., Williams W. A. Productivity and the morphology of crop stands patterns with leaves.—In: *Physiological Aspects of Crop Yield*, Ed. R. C. Dinauer, Madison, Wisc. USA, 1969, p. 27—47.
375. Loomis R. S., Williams W. A., Hall A. E. Agricultural productivity.—“*Ann. Rev. Plant Physiol.*”, 1971, 22, p. 431—468.
376. Lotka A. J. *Elements of physical biology*. Baltimore, Williams and Wilkins, 1925.
377. Ludwig L. J., Saeki T., Evans L. T. Photosynthesis in artificial communities of cotton plants in relation to leaf area. 1. Experiments with progressive defoliation of mature plants.—“*Austr. J. Biol. Sci.*”, 1965, 18, p. 1103—1118.
378. Ludlow M. M., Wilson G. L. Photosynthesis of tropical pasture plants. I.—“*Austr. J. Biol. Sci.*”, 1971, 24, 3, p. 449—470.
379. Lundegårdh H. *Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben*. Jena, 1949. 484 S.
380. McCree K. J. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions.—In: *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity*, Wageningen, Pudoc, 1970, p. 221—230.
381. McCree K. J. The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants.—“*Agric. Met.*”, 1972, 11, N 9, p. 191—216.
382. McCree K. J. Test of current definitions of photosynthetically active radiation against photosynthesis data.—“*Agric. Met.*”, 1972, 11, N 10, p. 443—453.
383. McCree K. J. Equations for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum as function of dry weight photosynthetic rate, and temperature.—“*Crop Sci.*”, 1974, 14, N 4, p. 509—514.
384. McCree K. J., Loomis R. S. Photosynthesis in fluctuating light.—“*Ecology*”, 1969, 50, N 3, p. 422—428.
385. McCree K. J., Troughton J. H. Prediction of growth rate at different levels from measured photosynthesis and respiration rates.—“*Plant Physiol.*”, 1966, 41, N 4, p. 559—566.
386. McCree K. J., Troughton J. H. Non-existence of an optimum leaf area index for the production rate of white clover grown under constant conditions.—“*Plant Physiol.*”, 1966, 41, N 10, p. 1615—1622.
387. McPherson H. G., Slatyer R. O. Mechanisms regulating photosynthesis in *Pennisetum typhoides*.—“*Aust. J. Biol. Sci.*”, 1973, 26, p. 329—339.
388. Medina E. Relationships between nitrogen level, photosynthetic capacity, and carboxydismutase activity in *Atriplex patula* leaves.—“*Carnegie Institution Year Book*”, 1971, 69, p. 655—662.
389. Moldau H. Model of plant productivity at limited water supply considering adaptation.—“*Photosynthetica*”, 1971, 5 (1), p. 16—21.
390. Monsi M. Mathematical models of plant communities.—In: *Funct. Restr. Ecosyst. at the Primary Prod. Level*, Paris, UNESCO, 1968, p. 131—150.
391. Monsi M., Saeki T. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion.—“*Jap. J. Bot.*”, 1953, 14, S. 22—52.
392. Monsi M., Murata Y. Development of photosynthetic systems as influenced by distribution of matter.—In: *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity*, Wageningen, Pudoc, 1970, p. 115—130.
393. Monsi M., Uchijima Z., Oikawa T. Structure of foliage canopies and photosynthesis.—“*Ann. Rev. Ecol. Systematics*”, 1973, 4, p. 301—327.

394. Monteith J. L. The reflexion of short wave radiation by vegetation.—"Q. J. R. Met. Soc.", 1959, 85, p. 386—392.
395. Monteith J. L. Measurement and interpretation of carbon dioxide fluxes in the field.—"Neth. J. Agric. Sci.", 1962, 10, 334 p.
396. Monteith J. L. Gas exchange in plant communities.—In: Environmental Control of Plant Growth. N. Y., Academic Press, 1963, p. 95—112.
397. Monteith J. L. Light distribution and photosynthesis in field crops.—"Ann. Bot.", N. S., 1965, 29, N 5, p. 17—37.
398. Monteith J. L. Radiation and crops.—"Experim. Agric. Rev.", 1965, 1, p. 241—251.
399. Monteith J. L. Light interception and radiative exchange in crop stands.—In: Physiological Aspects of Crop Yield, Madison, Wisc. USA, 1969, p. 89—111.
400. Monteith J. L. Principles of environmental physics. London, Ed. E. Arnold, 1973. 179 p.
401. Mooney H. A. Carbon dioxide exchange of plants in natural environments.—"Bot. Rev.", 1972, 38, N 3, p. 455—469.
402. Mooney H. A. The carbon balance of plants.—"Ann. Rev. Ecol. and Systematics", 1972, 3, p. 315—346.
403. Mooney H. A., Billings W. D. Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*.—"Ecol. Monogr.", 1961, 31, N 1, p. 1—29.
404. Moss D. N. Laboratory measurements and breeding for photosynthetic efficiency.—In: Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity. Wageningen, Pudoc, 1970, p. 323—330.
405. Murata Y. Physiological responses to nitrogen in plants.—In: Physiological Aspects of Crop Yield. Madison, Wisc. USA, 1969, p. 235—259.
406. Murata Y. a. o. Estimation of dry matter increase of rice stands by continuous measurement using a large assimilation chamber.—In: Photosynthesis and Utilization of Solar Energy. Level III Experiments 1966—1967. 1968, p. 35—38.
407. Müller D. Die Kohlensäureassimilation bei arktischen Pflanzen und die Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur.—"Planta", 1928, N 6, S. 22—39.
408. Müller P., Nielsen J. Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. Det forstlige Forsøgsvæsen i Danmark, 1965, 29, p. 69—160.
409. Natr L. The accumulation of photosynthesis products in the assimilation tissue during prolonged light exposures.—In: European photobiology symposium. Photochemistry and photobiology in plant physiology. 1967, p. 71—73.
410. Natr L. The effect of plant density on grain yield and photosynthetic characteristics of spring barley.—"Rostlinná výroba", 19(XLVI), 1973, p. 839—846.
411. Newton J. E., Blackman G. E. The penetration of solar radiation through leaf canopies of different structure. "Ann. Bot.", 1970, 34, N 135, p. 329—348.
412. Niilisk H., Nilson T., Ross J. Radiation in plant canopies and its measurements.—In: Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity. Wageningen, Pudoc, 1970, p. 165—178.
413. Nilson T. A theoretical analysis of the frequency of gaps in plant stands.—"Agric. Met.", 1971, 7, N 8, p. 25—38.
414. Norman J. M., Müller E. E., Tanner C. B. Light intensity and sunfleck—size distribution in plant canopies.—"Agron. J.", 1971, 63, N 5, p. 743—748.

415. Odum E. P. Fundamentals of ecology. 2nd ed. Philadelphia, London, Saunders, 1966, 546 p.

416. Odum H. T., Pinkerton R. C. Time's speed regulator the optimum efficiency for maximum power output in physical and biological systems.—"Amer. Scientist", 1955, 43, p. 331—343.

417. Ojima M. Improvement of leaf photosynthesis in soybean varieties.—"Bull. Nat. Inst. Agr. Sci.", 1972, D 23, p. 97—154.

418. Okubo T., Oizumi K., Hoshino M. An observation on solar energy conversion in primary canopies of forage crops.—In: Photosynthesis and Utilization of Solar Energy. Level III Experiments. Tokyo, 1969, p. 37—39.

419. Ovington J. D., Heitkamp D. The accumulation of energy in forest plantations in Britain.—"J. Ecol.", 1960, 48, p. 3.

420. Ovington J. D., Lawrence D. B. Comparative chlorophyll and energy studies of prairie savanna oak-wood and maize field ecosystems.—"Ecology", 1967, 48, N 4, p. 515—524.

421. Paltridge G. W. A model of a growing pasture.—"Agric. Met.", 1970, 7, N 2, p. 93—130.

422. Paltridge G. W. Experiments on a mathematical model of a pasture.—"Agric. Met.", 1972, 10, N 112, p. 39—54.

423. Pearce R. B., Brown R. H., Blaser R. E. Relationships between leaf area index, light interception and net photosynthesis in orchardgrass.—"Crop Sci.", 1965, 5, p. 553—556.

424. Pearce R. B., Brown R. H., Blaser R. E. Photosynthesis in plant communities as influenced by leaf angle.—"Crop Sci.", 1967, 7, N 4, p. 321—324.

425. Pearce R. B. a. o. Specific leaf weight and photosynthesis in alfalfa.—"Crop Sci.", 1969, 9, 4, p. 423—426.

426. Pendleton J. W. a. o. Field investigations of the relationship of leaf angle in corn (*Zea mays L.*) to grain yield and apparent photosynthesis.—"Agron. J.", 1968, 60, N 4, p. 422—424.

427. Penman H. L. Water as a factor in productivity.—In: "Potential Crop Production". Ed. P. F. Wareing and J. P. Cooper, London, 1971, p. 89—99.

428. Penning de Vries F. W. T. Respiration and growth.—In: "Crop Processes in Controlled Environments". Ed. Rees, Cockshull, Hand and Hurd, London, Acad. Press, 1972, p. 327—347.

429. Penning de Vries F. W. T. Products, requirements and efficiency of biosynthesis, a quantitative approach.—"J. of Theor. Biol.", 1973, 45, p. 339—377.

430. Poskuta J., Indeka L. The movements of stomata of maize leaves as influence by the age, nitrogen nutrition and growth regulators.—"Bull. Acad. Polon. Sci.", Ser. Sci. biol., 1968, 16, N 12, p. 779—782.

431. Prioul J.-L. Réactions des feuilles de *Lolium multiflorum* à l'éclairement pendant la croissance et variation des résistances aux échanges gazeux photosynthétiques.—"Photosynthetica", 1971, 5 (4), p. 364—375.

432. Rijtema P. E. The effect of light and water potential on dry matter production of field crops.—In: Plant response to climatic factors. Proc. Uppsala Symp. 1970. UNESCO, 1970, p. 513—518.

433. Rijtema P. E., Endrödi. Calculation of production of potatoes.—"Neth. J. Agric. Sci.", 1970, 18, p. 26—36.

434. Risser P. G. Competitive relationships among herbaceous grassland plants.—"Bot. Rev.", 1969, 35, N 3, 251—284.

435. Robson M. J. The growth and development of simulated swards of

perennial ryegrass. 2. Carbon assimilation and respiration in a seedling sward.—“Ann. Bot.”, 1973, 37, p. 501—518.

436. Ryle G. J. A. a. o. The measurement and prediction of organ growth in a unicum barley.—“Ann. Bot.”, 1973, 37, p. 233—246.

437. Saeki T. Variation of photosynthetic activity with aging of leaves and total photosynthesis in a plant community.—“Bot. Mag.”, Tokyo, 1959, 72, N 856, p. 405—409.

438. Saeki T. Interrelationships between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community.—“Bot. Mag.”, Tokyo, 1960, 73, N 860, p. 55—63.

439. Sauberer F., Härtel O. Pflanze und Strahlung. Leipzig, 1959. 268 S.

440. Sawada S., Saeki T. An eco-physiological study of photosynthetic activities in summer-sown and autumn-sown wheat seedlings.—In: Photosynthesis and Utilization of Solar Energy. Level III Experiments 1966—1967, Tokyo, 1968, p. 93—95.

441. Sestak Z., Catsky J., Jarvis P. Plant photosynthetic production. Manual of Methods. The Hague. W. Junk, 1971, p. 818.

442. Shearman L. L., Eastin J. D., Sullivan C. Y., Kinbacher E. J. Carbon dioxide exchange in water-stressed sorghum.—“Crop. Sci.”, 1972, 12, p. 406—409.

443. Shibles R. M., Weber C. R. Leaf area, solar radiation interception and dry matter production by soybeans.—“Crop. Sci.”, 1965, 5, p. 575—577.

444. Sinclair T. R., Lemon E. R. Penetration of photosynthetically active radiation in corn canopies.—“Agron. J.”, 1974, 66, N 2, p. 201—205.

445. Smith P. J. a. o. Estimation of the respiration rate of a corn canopy.—In: Canadian comm. IBP, Guelph Project Fin. Rep. Training in Agromet. and Research on Photosynthesis of Crops in Relation to Productivity. Guelph, Ontario, 1974, p. 31—40.

446. Soribe F. I., Curry R. B. Simulation of lettuce growth in an air-supported plastic greenhouse.—“J. Agric. Engng. Res.”, 1973, 18, p. 133—140.

447. Stanhill G., Cox J. T. H., Moreshet S. The effect of crop and climatic factors on the radiation balance of an irrigated maize crop.—“J. Appl. Ecol.”, 1968, 5, p. 707—720.

448. Stern W. R., Donald C. M. Relationship of radiation, leaf area index and crop growth rate.—“Nature”, 1961, 189, N 4764, p. 597—598.

449. Stocker O. Assimilation und Atmung west-javanischer Tropenbäume.—“Planta”, 1935, 24, S. 402—445.

450. Stoy V. Photosynthesis, respiration and carbohydrate accumulation in spring wheat in relation to yield.—“Physiol. plantarum”, Suppl. 4, 1965.

451. Takano Y., Tsunoda S. Curvilinear regression of the leaf photosynthetic rate on leaf nitrogen content among strains of *Orysa* species.—“Jap. J. Breed.”, 1971, 21, N 2, p. 69—76.

452. Takeda T. Studies on the photosynthesis and production of dry matter in the community of rice plants.—“Jap. J. Bot.”, 1961, 17, N 3, p. 403—437.

453. Takeda K., Takami S. Radiation regime of sorgo canopy.—In: Photosynthesis and Utilization of Solar Energy. Level III Experiments, Tokyo, 1970, p. 20—23.

454. Talling J. F. Photosynthesis under natural conditions.—“Ann. Rev. Plant Physiol.”, 1961, 12, p. 133—154.

455. Tamiya H. Some theoretical notes on the kinetics of algal growth.—“Bot. Mag.”, Tokyo, 1951, 64, p. 167—173.

456. Tanase V. Efficiency of photosynthesis in some cultural plants.—"Rev. Roum. Biol. Ser. bot.", 1964, 9, 6, p. 409—419.
457. Tanner J. W. Productivity and morphology—discussion.—"Physiol. Aspects of Crop Yield", Madison, Wisc., 1969, p. 50—51.
458. Thorne G. N. Physiological factors limiting the yield of arable crops.—In: Potential Crop Production. Ed. P. F. Wareing and J. P. Cooper, London, 1971.
459. Thornley J. H. M. Respiration, growth and maintenance of plants.—"Nature", Lond., 1970, 227, N 5255, p. 304—305.
460. Troughton J. H., Slatyer R. O. Plant water status, leaf temperature and the calculated mesophyll resistance to carbon dioxide of cotton leaves.—"Austr. J. Biol. Sci.", 1969, 22, p. 815—827.
461. Tsunoda S. A developmental analysis of yielding ability in varieties of field crops.—"Jap. J. Breed.", 1959, 9, p. 237—244.
462. Tooming H. Mathematical model of plant photosynthesis considering adaptation.—"Photosynthetica", 1967, 1, 3—4, p. 233—240.
463. Tooming H. Mathematical description of net photosynthesis, growth and adaptation processes in the photosynthetic apparatus of plant communities.—In: Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity, Wageningen, Pudoc, 1970, p. 103—114.
464. Totsuka T., King K. M. Measurement of net photosynthesis and dry matter production in a corn field using a controlled environment field chamber.—In: Canadian comm. IBP Guelph Project Fin. Rep. Training in Agromet. and Research on Photosynthesis of Crops in Relation to Productivity. Guelph, Ontario, 1974, p. 25—30.
465. Uchijima Z. An improvement of semiempirical method of evaluating the total photosynthesis of a plant community.—"J. Agric. Met.", Tokyo, 1966, 22, 1, p. 15—22.
466. Uchijima Z. Carbon dioxide environment and flux within a corn crop canopy.—In: Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity, Wageningen, Pudoc, 1970, p. 179—196.
467. Uchijima Z. a. o. Studies of energy and gas exchange within crop canopies (8).—"J. Agric. Met.", Tokyo, 1970, 25, N 4, p. 215—228.
468. Ushijima T., Tazaki T. A comparative study on the photosynthetic rate in several higher plants.—In: Photosynthesis and Utilization of Solar Energy. Level III Experiments, Tokyo, 1968, p. 83—86.
469. Verhagen A. M. V., Wilson J. H., Britten E. J. Plant production in relation to foliage illumination.—"Ann. Bot.", 1963, 27, p. 627—640.
470. Vidović J. Effect of the change of leaf angle arrangement on productivity of maize (*Zea mays* L.) stands.—"Biol. plantarum" (Praha), 1974, 16(3), p. 174—183.
471. Waggoner P. E. Predicting the effect upon net photosynthesis of changes in leaf metabolism in physics.—"Crop Sci.", 1969, 9, p. 315—321.
472. Waggoner P. E., Reifsnyder W. E. Simulation of the temperature humidity and evaporation profiles in a leaf canopy.—"J. Appl. Met.", 1968, 7, p. 400—409.
473. Walter H. Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung. I. Jena, 1962.
474. Wassink E. C. Efficiency of light energy conversion in plant growth "Plant Physiol.", 1959, 34, p. 356—361.
475. Warren Wilson J. Ecological data on dry-matter production by plants and plant communities.—In: Collect and Process. Field Data. New York—London—Sydney, 1967, p. 77—123.

476. Watanabe I. Mechanism of varietal differences in photosynthetic rates and some chloroplast characters.—“Proc. Crop Sci. Soc. Jap.”, 1973, XXXXII, N 3, p. 377—386.

477. Watanabe I., Tabuchi K. Mechanism of varietal differences in photosynthetic rate of soybean leaves. III. Relationship between photosynthetic rate and some leaf characters such as fresh weight, dry weight or mesophyll volume per unit leaf area.—“Proc. Crop Sci. Soc. Jap.”, 1973, XXXXII, N 4, p. 437—441.

478. Watson D. J. The physiological basis of variation in yield.—“Advances in Agron.”, 1952, 4, p. 101—145.

479. Watson D. J. The dependence of net assimilation rate on leaf-area index.—“Annals of Bot.”, N. S., 1958, 22, N 85, p. 37—54.

480. Wien H. C., Wallace D. H. Light-induced leaf-let orientation in *Phaseolus vulgaris* L.—“Crop. Sci.”, 1973, 13, N 6, p. 721—724.

481. Wiesner J. Die heliotropischen Erscheinungen II. “Denkschriften der Kaiserl. Akademie in Wien”, 1880, 43.

482. Wiesner J. Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Cairo und Buitenzorg (Java).—In: Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akad. der Wissenschaften der Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe, 1895, 104.

483. Wiesner J. Untersuchungen über die Lichtgenuss der Pflanzen im arktischen Gebiete.—In: Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften der Mathematisch—Naturwissenschaftliche Classe, 1900, 109.

484. Wiesner J. Biologie der Blattstellung.—“Biolog. Zentralbl.”, 1903, 23, N 7.

485. Wiesner J. Der Lichtgenuss der Pflanzen. Leipzig, 1907.

486. Wilfong R. T., Brown R. H., Blaser R. E. Relationships between leaf area index and apparent photosynthesis in alfalfa (*Medicago sativa* L.) and ladino clover (*Trifolium repens* L.).—“Crop Sci.”, 1967, 7, p. 27—30.

487. Williams R. F. The physiology of plant growth with special reference to the content of net assimilation rate.—“Ann. Bot.”, London, N. S., 1946, 10, N 41.

488. Williams L. A., Loomis R. S., Lepley C. R. Vegetative growth of corn as affected by population density. II. Components of growth, net assimilation rate and leaf area index.—“Crop Sci.”, 1965, 5, p. 215—219.

489. Wilson D., Cooper J. P. Assimilation rate and growth of *Lolium* populations in the glasshouse in contrasting light intensities.—“Ann. Bot.”, 1969, 33, p. 951—965.

490. Wilson G. L., Ludlow M. M. Net photosynthetic rates of tropical grass and legume leaves.—In: Proceedings of the XI Internat. Grassland Congress, Univ. of Queensland, 1970, p. 534—538.

491. Whigham D. K., Woolley D. G. Effect of leaf orientation, leaf area, and plant densities on corn production. “Agron. J.”, 1974, 66, N 4, p. 482—486.

492. Whiteman P. C., Koller D. Species characteristics in whole plant resistances to water vapour and CO₂ diffusion.—“J. Appl. Ecol.”, 1967, 4, N 2, p. 363—377.

493. Winter S. R., Ohlrogge A. J. Leaf angle, leaf area, and corn (*Zea mays* L.) yield.—“Agron. J.”, 1973, 65, p. 395—398.

494. de Wit C. T. Transpiration and crop yields. Versl. Landbouwk. Onderz. No 64.6, Gravenhage, 1958. 88 p.

495. de Wit C. T. On competition. Versl. Landbouwk. Onderz. No 66.8, Wageningen, 1960. 82 p.

496. de Wit C. T. Photosynthesis of leaf canopies. "Agric. Res. Rep.", Wageningen, Pudoc, 1965, No 663, 1—57.

497. de Wit C. T. a. o. The simulation of photosynthetic systems.— In: Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity, Wageningen, Pudoc, 1970, p. 47—70.

498. de Wit C. T., Goudriaan J. Simulation of ecological processes. Wageningen, Pudoc, 1974. 159 p.

499. Woledge J., Jewiss C. R. The effect of temperature during growth on the subsequent rate of photosynthesis in leaves of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.).— "Ann. Bot.", 1969, 33, 133, p. 897—913.

500. Wolf D. D., Blaser R. E. Photosynthesis of plant parts of alfalfa canopies. "Crop Sci.", 1971, 11, N 1, p. 55—58.

501. Yocum C. S., Allen L. H., Lemon E. R. Photosynthesis under field conditions. VI. Solar radiation balance and photosynthetic efficiency.— "Agron. J.", 1964, 56, p. 249—253.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие редактора	3
Основные обозначения, используемые в книге	5
Введение	8

Глава I

Закономерности прихода солнечной радиации	11
1. Общие сведения о фотосинтетически активной радиации	—
2. Приход падающей суммарной радиации и ФАР	15

Глава II

Математическое моделирование зависимости продукционного процесса и урожая фитоценозов от режима ФАР	19
---	----

1. Задачи и цели создания математических моделей продукционного процесса и урожая	—
2. Концепция максимальной продуктивности растений	20
3. Блок-схема продукционного процесса	23
4. Режим солнечной радиации в фитоценозах	25
4.1. Некоторые показатели геометрической структуры фитоценозов	—
4.2. Основные показатели радиационного режима посевов	30
4.3. Пропускание прямой радиации Солнца фитоценозами	32
4.4. Формулы, описывающие пропускание рассеянной ФАР растительным покровом	36
4.5. Формулы, описывающие пропускание суммарной радиации	39
4.6. Метод перехода от интегральной радиации к ФАР и БИКР в фитоценозах. Формулы, описывающие пропускание ФАР в фитоценозе	41
4.7. Альbedo фитоценозов	43
4.8. Формулы для поглощенной в фитоценозе ФАР	44
5. Математическое моделирование фотосинтетического блока продукционного процесса	45
5.1. Функция фотосинтеза листа и ее моделирование	—
5.2. Функция дыхания	51
5.3. Связь параметров функций фотосинтеза и дыхания с удельной поверхностной плотностью листьев и содержанием в листьях азота и хлорофилла	56
5.4. Оптимальная удельная поверхностная плотность листьев	60
5.5. Оптимизация функций фотосинтеза и дыхания	63
5.6. Коэффициент затрат и газообмен	66
5.7. Радиация приспособления и газообмен	68

5.8. Связь радиации приспособления с анатомическими признаками листьев	73
5.9. Математическое моделирование фотосинтеза и газообмена целого фитоценоза	76
5.10. Необходимые предпосылки для математического моделирования структур и продуктивности естественных фитоценозов	83
6. Математическое моделирование ростового блока	85
6.1. Эмпирические и полуэмпирические уравнения роста	—
6.2. Уравнение Иванова	87
6.3. Уравнение Давидсона и Филипа	—
6.4. Уравнение Росса	88
6.5. Функции роста	91
6.6. Начальный период роста	95
6.7. Модель роста растений по де Виту	96

Глава III

Некоторые результаты математического моделирования газообмена и роста растений в фитоценозах	100
1. Зависимость фотосинтеза и газообмена РП от геометрической структуры и режима ФАР с учетом адаптации к ФАР	—
1.1. Зависимость фотосинтеза и газообмена РП от количества падающей радиации	—
1.2. Зависимость газообмена РП от площади и ориентации листьев	101
1.3. Идеальная геометрическая структура листы РП	105
1.4. Зависимость газообмена фитоценоза от ориентации листьев у растений с различной ИРП	109
1.5. Совместное влияние температуры и геометрической структуры РП на газообмен	111
1.6. Особенности газообмена на разных географических широтах	112
2. Оценка верхнего предела КПД листьев растений с учетом дыхания	115
3. КПД листьев и распространение растений	116
4. Некоторые тенденции роста растений, вызванные режимом ФАР	118

Глава IV

Эффективность использования ФАР фитоценозами	123
1. КПД фитоценозов	—
2. Коэффициент хозяйственной эффективности урожая	126
3. Верхний предел КПД и урожая посевов	127

Глава V

Некоторые принципы максимального использования ФАР посевами	129
1. Потенциальный урожай посевов	—
2. Основные условия эффективного использования ФАР растениями	132

2.1. Действительно возможный урожай	—
2.2. Оптимальный водный режим растений	133
2.3. Оптимальный баланс удобрений	138
3. Оптимальность площади листьев посевов	139
4. Оптимальные световые кривые газообмена листьев в посеве	147
5. Оптимизация роста растений в сложном фитоценозе	149
5.1. Элементарная модель совместного роста двух видов растений	150
5.2. Газообмен и рост растений при совместном выращивании их в разных условиях ФАР	154
6. Солнечная радиация и селекция	157
6.1. Некоторые принципы разведения зерновых культур	—
6.2. Прогноз эффективности изменения параметров растений	159
Заключение	167
Список литературы	169

CONTENTS

Foreword	3
List of main symbols	5
Introduction	8

Chapter I

Regularities of incident solar radiation	11
1. General information on photosynthetically active radiation (PhAR)	—
2. Incidence of total radiation and PhAR	15

Chapter II

Mathematical modelling of the dependence of the production process and of yield formation on the regime of PhAR	19
1. Aims and tasks for the mathematical description of the production process and the formation of the crop yield	—
2. Conception of the maximum productivity of plants	20
3. A blockscheme of the production process	23
4. Solar radiation regime in crops	25
4.1. Some characteristics of crop architecture	—
4.2. Basic characteristics of the crop radiation regime	30
4.3. Transmission of direct solar radiation in crops	32
4.4. Formulas describing the transmission of diffuse radiation in crops	36
4.5. Formulas describing the transmission of total radiation in crops	39
4.6. A method for the determination of PhAR and near infrared radiation from the total radiation in crops. Formulas describing the transmission of PhAR in crops	41
4.7. Albedo of crops	43
4.8. Formulas describing the absorption of PhAR in crops	44
5. Mathematical modelling of the photosynthetic block of the production process	45
5.1. Photosynthetic function of leaves	—
5.2. Respiration function	51
5.3. Dependence of photosynthetic and respiration functions on the specific leaf weight (SLW), the nitrogen and the chlorophyll content in leaves	56
5.4. Optimum SLW	60
5.5. Optimization of photosynthetic and respiration functions	63
5.6. Loss factor and the net photosynthesis rate	66
5.7. Irradiation density of adaptation (IDA) and the net photosynthesis rate	68

5.8. Dependence of IDA on the anatomical properties of leaves	73
5.9. Mathematical modelling of the gross and net photosynthesis of the crop	76
5.10. Prerequisites for mathematical modelling of the structure and productivity of natural phytocoenoses	83
6. Mathematical modelling of plant growth	85
6.1. Empirical and semiempirical growth equations	—
6.2. The Ivanov equation	87
6.3. The Davidson and Philip equation	87
6.4. The Ross equation	88
6.5. Growth functions	91
6.6. Initial growth period	95
6.7. Growth model of de Wit	96

Chapter III

Some results of the mathematical modelling of net photosynthesis and plant growth in phytocoenoses	100
1. Dependence of the gross and net photosynthesis on crop architecture and PhAR conditions considering the adaptation of plant to the PhAR	—
1.1. Dependence of the gross and net photosynthesis of the crop on PhAR conditions	—
1.2. Dependence of the net photosynthesis of the crop on LAI and the leaf arrangement	101
1.3. Optimum foliage architecture of the crop	105
1.4. Dependence of the net photosynthesis of the crop on the arrangement of leaves with different IDA	109
1.5. The combined influence of temperature and crop architecture on net photosynthesis	111
1.6. Peculiarities of net photosynthesis in different latitudes	112
2. Estimation of the maximum efficiency of PhAR energy conversion of plant leaves with regard to respiration	115
3. Efficiency of PhAR energy conversion by leaves and the distribution of plant species	116
4. Some tendencies in plant growth depending on the PhAR regime	118

Chapter IV

Efficiency of PhAR utilization in phytocoenoses	123
1. Efficiency of PhAR energy conversion of some phytocoenoses	—
2. Economic coefficient of yield	126
3. Crops maximum efficiency of PhAR energy conversion	127

Chapter V

Some principles of maximum utilization of PhAR in crops	129
1. Potential yield of crops	—
2. The principal precondition for efficient utilization of PhAR by plants	132

	2.1. Maximum possible crop yield	
	2.2. Optimum water regime of crops	
	2.3. Optimum nutrient balance of crops	
—	3. Optimum leaf area index of crops	
	4. Optimum light curves of the net photosynthesis of leaves in the crop	
	5. Optimization of plant growth in a plant community	
F	5.1. An elementary growth model of a simple community of	
	two species	
I	5.2. Net photosynthesis and plant growth in a simple com-	
	munity under different PhAR conditions	
I	6. Solar radiation and plant breeding	
	6.1. Some principles of cereal breeding	
	6.2. Prognosis of useful plant parameters	
	Conclusions	
	Reference	

Хейно Густавович Тооминг

СОЛНЕЧНАЯ РАДНАЦИЯ И ФОРМИРОВАНИЕ УРОЖАЯ

Отв. редактор Ю. К. Росс
 Редактор А. С. Андреева
 Художник В. Г. Бахтин
 Художественный редактор Б. А. Денисовский
 Технический редактор Л. М. Шишкова
 Корректор Л. И. Хромова
 ИБ № 531

Сдано в набор 25/I 1977 г. Подписано к печати 23/V 1977 г.
 М-20183. Формат 60×84¹/₁₆, бумага тип. № 1. Усл. печ. л. 11,39.
 Уч.-изд. л. 13,66. Тираж 2400 экз. Индекс АЛ-94. Заказ № 95.
 Цена 2 руб.
 Гидрометеиздат. 199053. Ленинград, 2-я линия, д. 23.

Ленинградская типография № 8 Союзполиграфпрома
 при Государственном комитете Совета Министров СССР
 по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.
 190000, Ленинград, Прачечный пер., 6.

133

138

139

147

149

150

154

157

159

167

169