

АКАДЕМИЯ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ФИЗИКИ И АСТРОНОМИИ

**ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ
ПРОДУКТИВНОСТЬ
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА**

ТАРТУ 1969



РАБОТЫ ПО
МЕЖДУНАРОДНОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ
ПРОГРАММЕ

CONTRIBUTION TO THE
INTERNATIONAL BIOLOGICAL
PROGRAMME

РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

ТАБЛ. 1989

ТАБЛ. 1989

ESTONIAN ACADEMY OF SCIENCES
INSTITUTE OF PHYSICS AND
ASTRONOMY

**PHOTOSYNTHETIC PRODUCTIVITY
OF PLANT STAND**

TARTU 1969

X
A-15783 III

АКАДЕМИЯ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ФИЗИКИ И АСТРОНОМИИ

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

ТАРТУ 1969

2100000

Редакционная коллегия

Ю. Росс (председатель), Ю. Мулламаа, Х. Тооминг, О. Авасте, Ч. Виллманн, А. Лайск

Отв. редактор Х. Молдау

Редактор Л. Рийвес

Печатается по постановлению Редакционно-издательского совета
Академии наук Эстонской ССР

ЕИСО № 762

Редколлегия серии "Исследования по физике атмосферы" сообщает, что начиная с 7-го номера серия заменяется тематическими сборниками по отдельным вопросам актинометрии, биоактинометрии и оптики атмосферы.

Тематические сборники будут издаваться по-прежнему нерегулярно из расчета 1-2 сборника в год. Просим настоящий тематический сборник включить в каталоги библиотек как 16-ый номер бывшей серии "Исследования по физике атмосферы".

Все замечания и пожелания редколлегия просит направлять по адресу: ЭССР, Тярвере, Тартуская астрофизическая обсерватория им. В.Я. Струве.

The Editorial Board of the series "Investigations on Atmospheric Physics" of the Institute of Physics and Astronomy of the Estonian Academy of Sciences is drawing your attention to the fact that beginning with the 7th issue the series is replaced by topical collections on actinometry, bioactinometry and atmospheric optics.

These collections will be published as earlier once or twice a year. We ask you to include the present collection in your catalogues as the 16th issue of the series "Investigations of Atmospheric Physics".

All remarks and recommendations concerning these collections are to be sent to the Editorial Board using the following address:

Estonian S.S.R., Tõrevere, W. Struve Tartu Astrophysical Observatory.

239913

РАСЧЕТ ФОТОСИНТЕЗА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА. II

Ю. Росс, З. Бихеле

Приводится усовершенствованная математическая модель фотосинтеза и продуктивности растительного покрова, а также результаты расчетов, произведенных на основании этой модели. Фотосинтез и продуктивность рассчитаны для растительных покровов различной толщины с горизонтальной, вертикальной и расномерной ориентацией листьев, в зависимости от прихода солнечной радиации, от температуры и коэффициента поглощения листом ФАР, при различных значениях максимально возможного фотосинтеза и наклона световой кривой.

Введение

Для расчета фотосинтеза, дыхания и продуктивности (газообмена CO_2) растительного покрова (РП) предложен ряд математических моделей [1-30], отличающихся друг от друга степенью детализации при учете тех или иных факторов, оказывающих влияние на фотосинтез и продуктивность. В первых работах по математическому моделированию фотосинтетической деятельности РП основное внимание уделено учету радиации (Monsi, Saeki [1], Davidson, Philip [2], Saeki [3], Kuroiwa, Monsi [4], Росс [5,6]), в ходе дальнейшего развития теории сделаны попытки учесть влияние геометрической структуры РП (Росс, Бихеле [7], Kuroiwa [8-10]), режимов CO_2 и турбулентного обмена (Будико [1], Будико, Гандин [12-14]), температуры (Idso, Baker [15,16], Kuroiwa [9], de Wit [17]), диффузионных сопротивлений листа и транспирации (Chertier [18-20]), адаптации к свету и взаимосвязи между фотосинтезом и дыханием (Тооминг [21-23], Тооминг, Нильсон [24]); также начаты расчеты суточного и вегетационного хода фотосинтеза и продуктивности

РП (Monteith [25], de Wit [17], Idso, Baker [15,16], Kuroiwa [9]). Наиболее многосторонний и комплексный учет различных факторов проделан в работах de Wit [26], Uchijima [27], Будыко, Гандин, Ефимова [28], Duncan, Loomis, Williams, Nanao [29], Менжулин [30].

Однако все модели, предлагаемые в работах, являются довольно схематичными и недостаточно учитывают многие особенности столь сложного и изменчивого процесса, как продуктивность РП. Поэтому, по мере накопления новых экспериментальных данных, необходимо в дальнейшем усовершенствовать модели фотосинтеза РП. В первую очередь следовало бы обратить внимание на учет следующих факторов:

- а) дыхания не только фотосинтезирующих, но и нефотосинтезирующих органов;
- б) взаимосвязи между фотосинтезом и дыханием;
- в) более детального раскрытия функции фотосинтеза листа с учетом диффузионных сопротивлений и причин их изменяемости;
- г) изменения параметров фотосинтеза и дыхания по отдельным ярусам РП, в связи со световой адаптацией и биологическим возрастом.

В настоящей работе, являющейся продолжением работ [5-7], предлагается новая, усовершенствованная модель для расчета фотосинтеза РП. По сравнению с вариантом модели, предложенным в работе [7], здесь вводятся следующие уточнения:

1. Более детально учтена рассеянная в РП радиация.
2. При переходе от интегральной радиации к фотосинтетически активной радиации (ФАР), учтена зависимость переходного коэффициента от высоты Солнца.
3. Проанализирована зависимость фотосинтеза РП от коэффициента поглощения листом ФАР.
4. Несколько детализирована функция фотосинтеза листа, причем учтена зависимость фотосинтеза от температуры и уменьшение максимально возможного фотосинтеза (при насыщении CO_2 и ФАР) с глубиной РП.
5. Изменение концентрации CO_2 по глубине учтено приближенно.

6. Дыхание рассматривается как результат двух составляющих: первая пропорциональна плато световой кривой фотосинтеза листа, вторая не связана с фотосинтезом, зависит от температуры и глубины РП.

7. Расчеты выполнены отдельно для ясной и пасмурной погоды.

На основе усовершенствованной здесь модели произведены количественные расчеты и проанализирована зависимость фотосинтеза, дыхания и продуктивности от ряда факторов.

1. Учет фотосинтетически активной радиации (ФАР)

ФАР, поглощенная листом (Π_o), находящимся в ярком пятне внутри РП и ориентированным в направлении $\vec{\tau}_L = (\varphi_L, \varphi_L)$, целесообразно разделить, согласно [31], на следующие составляющие:

$$\Pi_o = \Pi_{so} + \Pi_{si} + \Pi_{do} + \Pi_{di}, \quad (1)$$

где Π_{so} - прямая солнечная ФАР, поглощенная листом, Π_{si} - дополнительная ФАР, возникшая вследствие рассеяния в РП прямой солнечной радиации, Π_{do} - рассеянная ФАР неба и Π_{di} - дополнительная ФАР, возникшая вследствие рассеяния в РП рассеянной радиации неба.

Перечисленные величины определяются формулами (2)-(5):

$$\Pi_{so} = \kappa \kappa_s S_o |\cos(\vec{\tau}_L \hat{\vec{\tau}}_o)|, \quad (2)$$

где $\cos(\vec{\tau}_L \hat{\vec{\tau}}_o) = \cos \varphi_L \sin h_o + \sin \varphi_L \cos h_o \cos(\varphi_L - \varphi_o)$,

$\vec{\tau}_L \hat{\vec{\tau}}_o$ - угол между направлениями листовой нормали и лучей Солнца, $\vec{\tau}_o = (h_o, \varphi_o)$ - направление лучей Солнца, h_o - высота Солнца, φ_o - азимут Солнца, $\vec{\tau}_L = (\varphi_L, \varphi_L)$ - направление нормали к верхней стороне листа, φ_L - угол наклона листовой нормали, φ_L - азимут нормали, S_o - падающий на РП поток прямой солнечной радиации, κ - коэффициент поглощения листом ФАР, κ_s - переходный коэффициент ФАР для прямой солнечной радиации, зависящий от высоты Солнца h_o , согласно [32], следующим образом (табл. I):

Т а б л и ц а I

h_0 (в град.)	5	10	20	30	40	50	60	90
κ_s	0.20	0.28	0.37	0.40	0.42	0.425	0.43	0.43

Дополнительная ФАР от рассеяния в РП прямой солнечной радиации

$$J_{si} = 0.5 \kappa (1 - \kappa) \kappa_s S_0 (J_{is} + J_{2s}), \quad (3)$$

где

$$J_{is} = \frac{G(\vec{\tau}_0)}{\sin h_0 - G(\vec{\tau}_0)} \left\{ \exp \left[-\frac{L G(\vec{\tau}_0)}{\sin h_0} \right] - \exp(-L) \right\},$$

$$J_{2s} = \frac{G(\vec{\tau}_0)}{\sin h_0 + G(\vec{\tau}_0)} \exp \left[-\frac{L G(\vec{\tau}_0)}{\sin h_0} \right],$$

L - глубина РП в единицах относительной площади листьев,
 $G(\vec{\tau}_0) = \frac{1}{2\pi} \int_{2\pi} g(\vec{\tau}_L) |\cos(\vec{\tau}_L, \vec{\tau}_0)| d\Omega_L$ - эффективная проекция единицы площади листьев, находящихся в единице объема на глубине L в направлении $\vec{\tau}_0$, $d\Omega_L = \sin \vartheta_L d\vartheta_L d\varphi_L$, $g(\vec{\tau}_L)$ - функция распределения пространственной ориентации листовых нормалей $\vec{\tau}_L = (\vartheta_L, \varphi_L)$.

Выражения для J_{is} и J_{2s} , согласно работе [32], получены при следующих приближенных предположениях:

а) дополнительное радиационное поле, возникающее в РП при рассеянии на фитоэлементах прямой солнечной радиации, изотропно;

б) РП густой и

в) фитоэлементы РП (листья) матовые.

Рассеянная ФАР неба

$$J_{D0} = \frac{\kappa \kappa_D D_0}{\pi} \int_{2\pi} \exp \left[-\frac{G(\vec{\tau}') L}{\cos \vartheta'} \right] |\cos(\vec{\tau}', \vec{\tau}_L)| d\Omega', \quad (4)$$

где D_0 - поток рассеянной радиации неба над РП, $\kappa_D = 0.6$ - коэффициент ФАР для рассеянной радиации.

Дополнительная ФАР от рассеяния в РП рассеянной радиации неба

$$D_{Di} = 0.5 \kappa (1 - \kappa) \kappa_D D_0 (J_{1D} + J_{2D}), \quad (5)$$

где

$$J_{1D} = \frac{1}{2 \cos \vartheta_3 - 1} \left[\exp\left(-\frac{L}{2 \cos \vartheta_3}\right) - \exp(-L) \right],$$

$$J_{2D} = \frac{1}{2 \cos \vartheta_3 + 1} \exp\left(-\frac{L}{2 \cos \vartheta_3}\right).$$

Выражения для J_{1D} и J_{2D} получены при следующих приближенных предположениях:

- дополнительное радиационное поле, возникающее в РП вследствие рассеяния на фитоэлементах рассеянной радиации неба, изотропно;
- при расчете поглощенной в листе радиации, диффузные потоки радиации можно заменить эквивалентным потоком параллельных лучей под зенитным углом ϑ_3 , причем в данной работе принято $\vartheta_3 = 55^\circ$;
- РП густой и
- фитоэлементы РП (листья) матовые.

В темных пятнах внутри РП, когда на лист не попадает прямая солнечная радиация, поглощенная листом ФАР равна

$$\Pi_D = \Pi_{Si} + \Pi_{D0} + \Pi_{Di}.$$

При расчетах фотосинтеза в пасмурную погоду, поглощенная радиация складывается из двух последних членов

$$\Pi_D = \Pi_{D0} + \Pi_{Di}.$$

Из выражений (I)-(5) видно, что зависимость поглощенной листом радиации от ориентации листа $\vec{\tau}_L$ учитывается членами Π_{S0} и Π_{D0} , вносящими основной вклад в поглощенную листом ФАР.

Как известно [33], у молодых листьев коэффициент поглощения примерно на 20% ниже, чем у взрослых. Это обстоятельство учтено через зависимость κ от L эмпирической функцией

$$\kappa(L) = \kappa_0 (1 - 0.2e^{-3L}). \quad (6)$$

Рассмотрим три частных случая ориентации листьев, для которых проведены вычисления фотосинтеза.

А. Горизонтальные листья.

Согласно работе [34], в этом случае $G(\vec{\tau}_0) = \sin h_0$ и вместо (2)–(5) получим соответственно

$$\left. \begin{aligned} \Pi_{SO} &= \kappa \kappa_S S_0 \sin h_0, \\ \Pi_{Si} &= 0.5 \kappa (1 - \kappa) \kappa_S S_0 (L + 0.5) e^{-L} \sin h_0, \\ \Pi_{DO} &= \kappa \kappa_D D_0 e^{-L}, \\ \Pi_{Di} &= 0.5 \kappa (1 - \kappa) \kappa_D D_0 (7.27e^{-0.87L} - 6.8e^{-L}). \end{aligned} \right\} \quad (7)$$

Б. Листья вертикальные и распределение их по азимуту равномерное.

Согласно работе [34], $G(\vec{\tau}_0) = 2 \cosh h_0 / \pi$ и вместо (2)–(5) получим

$$\left. \begin{aligned} \Pi_{SO} &= \kappa \kappa_S S_0 \cos h_0 / \cos(\varphi_0 - \varphi), \\ \Pi_{Si} &= \kappa (1 - \kappa) \kappa_S S_0 \sin h_0 \cosh h_0 \left[\frac{\exp(-2L \operatorname{tg} \varphi_0 / \pi) - \exp(-L)}{\sin h_0 - 2 \cos h_0 / \pi} + \right. \\ &\quad \left. + \frac{\exp(-2L \operatorname{tg} \varphi_0 / \pi)}{\sin h_0 + 2 \cos h_0 / \pi} \right], \\ \Pi_{DO} &= 4 \kappa \kappa_D D_0 \frac{1}{\pi} \int_0^{\pi/2} \exp(-2L \operatorname{tg} \varphi' / \pi) \sin^2 \varphi' d\varphi'. \end{aligned} \right\} \quad (8)$$

Поглощенная радиация Π_{Di} не зависит от ориентации листьев и определяется по формуле (7).

В. Ориентация листьев равномерная по всем направлениям.

В этом случае по работе [34] $G(\vec{r}_0) = 1/2$ и вместо (2)–(5) получим

$$\left. \begin{aligned} \Pi_{S0} &= \kappa \kappa_S S_0 / \cos(\hat{\vec{r}}_L \vec{r}_0) / , \\ \Pi_{Si} &= 0.25 \kappa (1 - \kappa) \kappa_S S_0 \sinh h_0 \left[\frac{\exp(-L \operatorname{cosec} h_0 / 2) - \exp(-L)}{\sin h_0 - 0.5} + \right. \\ &\quad \left. + \frac{\exp(-L \operatorname{cosec} h_0 / 2)}{\sin h_0 + 0.5} \right] , \\ \Pi_{D0} &= \kappa \kappa_D D_0 \frac{1}{\pi} \int_0^{2\pi} \int_0^{\pi/2} \exp(-L \sec \vartheta / 2) / \cos(\hat{\vec{r}}_L \vec{r}') / d\Omega' . \end{aligned} \right\} \quad (9)$$

Изложенная схема учета радиации основана на делении радиационного поля внутри РП на две области: область ярких пятен, где $\Pi_0 = \Pi_{S0} + \Pi_{Si} + \Pi_{D0} + \Pi_{Di}$, и область тени, где отсутствует прямая солнечная радиация в виде параллельных лучей и $\Pi_n = \Pi_{Si} + \Pi_{D0} + \Pi_{Di}$. В действительности, ввиду конечных размеров солнечного диска, переход от яркого пятна к затененной области внутри РП не скачкообразный, а постепенный. Возникает дополнительная область полутени, в которой интенсивность радиации зависит от размеров, ориентации и расстояния вышележащих фитоэлементов (листьев). Кроме того, при выводе формул (3)–(5) в работе [34] РП рассматривался как горизонтально-однородная мутная среда, где размещение фитоэлементов носит случайный характер и поэтому ослабление радиации описывается экспоненциальным законом. На самом же деле, РП состоит из отдельных растений, не случайно размещенных на поверхности почвы. Кроме того, листья на растении также рас-

положены не случайно, а образуют определенную структуру, имеют определенные размеры и т.д. Поэтому выбранная схема учета радиации в фотосинтезе РП в некоторых аспектах лишь приближенно соответствует действительности. Однако достаточно точный учет двух последних обстоятельств представляет собой весьма трудную задачу как в принципиальном, так и в математическом отношении, и ее решение является делом будущего.

2. Функция фотосинтеза листа

В большинстве математических моделей функция фотосинтеза листа ϕ_L дается формулой

$$\phi_L = \frac{1}{\frac{1}{\alpha c} + \frac{1}{\alpha \Gamma}},$$

где c — концентрация CO_2 в окружающем лист воздухе, α — наклон световой кривой фотосинтеза, α — наклон углекислотной кривой фотосинтеза, причем αc дает плато световой кривой фотосинтеза. При этом значение α определяется суммой диффузионных сопротивлений листа.

Недостатком приведенной формулы является то обстоятельство, что при $c \rightarrow \infty$ и $\Gamma \rightarrow \infty$ также и $\phi_L \rightarrow \infty$. В действительности же в этом случае фотосинтез листа приближается к конечному значению фотосинтеза ϕ_p . Функция фотосинтеза листа в более общем виде дана в работах [18-20, 30].

В настоящей работе функция фотосинтеза листа принята в виде

$$\phi_L = \frac{1}{\frac{1}{\phi_p} + \frac{1}{\alpha c} + \frac{1}{\alpha \Gamma}}. \quad (10)$$

В частных случаях, при малых Γ фотосинтез листа $\phi_L \approx \alpha \Gamma$, при малых c фотосинтез $\phi_L \approx \alpha c$. При больших значениях радиации Γ получим выражение для плато световой кривой в виде

$$\phi_{Lp} = \frac{1}{\frac{1}{\phi_p} + \frac{1}{\alpha c}}. \quad (10a)$$

При $C \rightarrow \infty$, фотосинтез листа $\Phi_L \rightarrow \frac{1}{\frac{1}{\Phi_p} + \frac{1}{aP}}$. При одновременно больших P и C , фотосинтез листа $\Phi_L \approx \Phi_p$. Таким образом, Φ_p характеризует пропускную способность биохимического аппарата фотосинтеза листа.

Зависимость фотосинтеза листа от температуры учитывается формулой (10) через параметры Φ_p и α .

На основе анализа результатов измерений Чмори и Оя [35], проведенных на листьях кукурузы в Таджикистане, для зависимости наклона световой кривой α от температуры принят следующий вид:

$$\alpha = \begin{cases} \alpha_0 & \text{при } t_L < 40^\circ, \\ \alpha_0 \frac{52 - t_L}{12} & \text{при } 40^\circ \leq t_L \leq 52^\circ, \end{cases} \quad (11)$$

где t_L - температура листа. Параметр α_0 может иметь дневной ход.

Для фотосинтеза листа Φ_p при $P \rightarrow \infty$ и $C \rightarrow \infty$ принято следующее выражение:

$$\Phi_p(t_L, L) = \Phi_0 \cdot \Phi_1(L) \cdot \Phi_2(t_L). \quad (12)$$

Функция $\Phi_1(L)$ в (12) характеризует изменение фотосинтетического аппарата листа как в связи со старением его, так и в связи со световой адаптацией. Как известно [36,37], фотосинтез молодых листьев, находящихся преимущественно в верхних слоях РП (малые значения L), также как и старых листьев (большие значения L) меньше, чем взрослых листьев. Адаптация фотосинтетического аппарата листа к свету в РП происходит следующим образом. Первые листья, по мере роста растения, остаются в более глубоких слоях РП и все более затеняются верхними листьями. Поэтому по мере развития РП их световой режим постоянно ухудшается, ввиду чего снижается плато световых кривых [38]. Старение листа и его световая адаптация учтены функцией $\Phi_1(L)$, которая нами принята в виде

$$\Phi_1(L) = [1 + 0.5(1 - e^{-2L})] e^{-0.2L}. \quad (13)$$

В табл. 2 даны значения $\Phi_1(L)$ для разных глубин РП.

Т а б л и ц а 2

L	0	0.1	0.2	0.5	1	2	4	8
Φ_1	1	1.07	1.12	1.19	1.17	1.00	0.67	0.30

Для учета влияния температуры листа на его потенциальный фотосинтез В. Оя предлагает, на основе анализа данных, полученных в климатических условиях Таджикистана [35], следующую эмпирическую формулу

$$\Phi_2(t_L) = 0.2(6t_\phi - t_\phi^6), \quad (14)$$

где $t_\phi = \frac{t_L - t_o}{t_{on} - t_o}$, t_o - пороговая температура фотосинтеза (в наших расчетах принято $t_o = 2^\circ\text{C}$), t_{on} - оптимальная температура фотосинтеза (по данным [35] для кукурузы $t_{on} = 38^\circ\text{C}$). Отсюда видно, что $0 \leq \Phi_2(t_L) \leq 1$, а при $t_L = t_{on}$ $\Phi_2 = 1$. Из формул (II)-(I3) следует, что Φ_o - максимально возможный фотосинтез самых верхних листьев РП.

Величина α в расчетах считается постоянной, что является недостатком принятой нами функции фотосинтеза. Это вызвано тем, что в 1967 г., при начале разработки расчетной схемы, в нашем распоряжении не было надежных количественных данных о зависимости α от влияющих на нее факторов. В действительности, согласно работе [19], $1/\alpha$ является суммой всех диффузионных сопротивлений на пути углекислого газа из окружающего воздуха через устьица листа в хлоропласты, причем эти сопротивления зависят как от внешних, так и от внутренних параметров. Учет диффузионных сопротивлений является предметом наших дальнейших исследований.

3. Функция дыхания листа

Учет дыхания является одной из наиболее слабых сторон всех описанных в литературе моделей продуктивности. Это объ-

ясняется тем, что в современной физиологии растений многие аспекты дыхательного процесса и его взаимосвязи с фотосинтезом еще принципиально не ясны, не говоря уже о их математическом моделировании. Поэтому пока при математическом моделировании продуктивности приходится ограничиваться весьма примитивными схемами.

Обычно продуктивность (газообмен CO_2 листа) F_L принимается в виде

$$F_L = \phi_L - R_L, \quad (15)$$

где R_L - интенсивность дыхания в $\text{мг CO}_2 \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{дм}^{-2}$. Значение R_L считается либо постоянным [1-3], либо зависящим от температуры листа [9, 17], или берутся различные значения R_L для верхних и нижних листьев РП [29].

В данной работе предпринята попытка связать дыхание с фотосинтезом, основываясь на работах Тооминга [21-24], согласно которым дыхание листьев пропорционально плато световой кривой фотосинтеза. Поэтому функция дыхания листа может быть представлена в следующем виде:

$$R_L = R_1 + R_2, \quad (16)$$

где $R_1 = c_1 \phi_{Ln}, \phi_{Ln}$ - плато световой кривой фотосинтеза листа (Юа), c_1 - параметр, характеризующий степень взаимосвязи между фотосинтезом и дыханием. По сообщению Тооминга, c_1 - наибольший у молодых листьев и убывает по мере старения листа. Для учета этой зависимости нами принята следующая формула:

$$c_1(L) = c_1^0 [1 - 0.4(1 - e^{-L})]. \quad (17)$$

Отсюда вытекает, что для молодых листьев $c_1(0) = c_1^0$; для старых листьев, при $L \rightarrow \infty$, $c_1 \rightarrow 0.6 c_1^0$. В наших расчетах принято $c_1^0 = 0.15$. Член R_2 выражения (16) зависит от температуры листа экспоненциально и убывает также с глубиной L . Этот член нами представлен следующим выражением:

$$R_2(t_L, L) = R_0 \exp[\beta_t t_L - \beta_L L], \quad (18)$$

где R_0 - интенсивность дыхания молодых листьев при $t_L = 0^\circ\text{C}$.
В расчетах взято $\beta_t = 0.06$, $\beta_L = 1/3$ и $R_0 = 0.2$.

Предложенная нами функция дыхания приближенно учитывает закономерности, известные в настоящее время из экспериментальных данных. Однако недостатком ее является формальный, эмпирический характер. Поэтому по мере накопления новых данных ее следует уточнять.

4. Функция фотосинтеза растительного покрова

Согласно принятой нами модели [5-7], фотосинтез РП ϕ рассчитывается путем суммирования фотосинтеза ϕ_k по отдельным горизонтальным слоям, причем суммирование начинается сверху, т.е.

$$\phi = \int_0^{L_0} \phi_k(L) dL, \quad (19)$$

где L_0 - относительная площадь листьев всего РП. В пределах горизонтального слоя фотосинтез рассчитывается отдельно для листьев, находящихся в ярких пятнах, и для листьев, находящихся в затененных областях. Доля площади ярких пятен α_s на глубине L определяется, согласно работам [7, 34], формулой

$$\alpha_s(L) = \exp[-LG(\bar{\tau}_0) \operatorname{cosec} h_0]. \quad (20)$$

Следовательно, доля затененных пятен будет $1 - \alpha_s$.

Фотосинтез листьев ϕ_k^0 , находящихся на глубине L в слое единичной толщины и расположенных в ярком пятне единичной площади, равен

$$\phi_k^0 = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} g(\bar{\tau}_L) \phi_L^0(\bar{\tau}_L) d\Omega_L, \quad (21)$$

где, согласно (10),

$$\phi_L^0 = \frac{1}{\frac{1}{\phi_p} + \frac{1}{\alpha_s} + \frac{1}{\alpha\pi_0}}.$$

Аналогично для затененной области

$$\phi_K^n = \frac{1}{2\pi} \int g(\vec{\tau}_L) \phi_L^n(\vec{\tau}_L) d\Omega_L, \quad (22)$$

где

$$\phi_L^n = \frac{1}{\frac{1}{\phi_p} + \frac{1}{\alpha c} + \frac{1}{a\pi_n}}.$$

Таким образом, фотосинтез единичного слоя будет

$$\phi_K(L) = \alpha_s \phi_K^0 + (1 - \alpha_s) \phi_K^n. \quad (23)$$

При пасмурной погоде вопрос упрощается, так как $\phi_K^n = 0$. В этом случае фотосинтез будет

$$\phi_D = \int_0^{L_0} \phi_L^D(L) dL, \quad (24)$$

где

$$\phi_L^D = \frac{1}{\frac{1}{\phi_p} + \frac{1}{\alpha c} + \frac{1}{a\pi_0}}.$$

При расчетах предполагалось, что температура всех листьев одинакова по всему РП.

Изменение концентрации CO_2 по глубине РП учитывается приближенно. Из теоретических работ [28, 30] вытекает, что реальные РП хорошо вентилируются. Поэтому изменение концентрации CO_2 с глубиной мало по сравнению с ее суточным ходом над РП. Это подтверждается и экспериментальными данными [39-42]. Кроме того, в нижних слоях РП изменение концентрации CO_2 мало сказывается на фотосинтезе всего РП, так как на глубине фотосинтез мал из-за недостатка радиации. В нашей модели вертикальный профиль C дается следующим образом:

$$C(L) = \begin{cases} C_0 - 7L & \text{при } 0 \leq L \leq 2, \\ C_0 - 14 & \text{при } L > 2, \end{cases}$$

где C выражается в $\mu\text{рт}$. Такой профиль характеризует околополуденную ситуацию хорошо фотосинтезирующего РП. Концентрация CO_2 над РП C_0 имеет суточный ход. В наших расчетах принято $C_0 = 300 \mu\text{рт}$.

5. Функция дыхания листы РП

Расчет дыхания листьев всего РП проще, чем расчет его фотосинтеза, так как отпадает интегрирование по листовым нормальям. Учитывая формулы (16)–(18), для дыхания листы получим

$$R = \int_0^{L_0} c_1 \phi_{Ln} dL + \int_0^{L_0} R_2(L) dL =$$

$$= \int_0^{L_0} \frac{c_1(L) dL}{\frac{1}{\phi_p(L, t_L)} + \frac{1}{\alpha c(L)}} + \frac{R_0}{\beta_L} \exp(\beta_L t_L) [t - \exp(-\beta_L L_0)]. \quad (25)$$

Недостатком принятой модели является то, что она учитывает только дыхание листьев. Поэтому газообмен CO_2 листы $F = \phi - R$, принятый в данной работе в качестве характеристики продуктивности РП, на самом деле дает завышенные значения продуктивности. Однако это обстоятельство не мешает применять его для сравнительных сопоставлений и для выяснения общих закономерностей влияния различных факторов на продуктивность РП.

6. Выбор параметров

Фотосинтез и газообмен CO_2 (продуктивность) РП рассчитывались в ясную и пасмурную погоду для трех случаев ориентации листьев: 1) все листья горизонтальные, 2) все листья вертикальные и равномерно распределены по азимуту и 3) ориентированы равномерно по всем направлениям. При этом значения параметров, входящих в приведенные функции, варьировались следующим образом:

1. Высота Солнца $h_0 = 5, 10, 25, 50, 90^\circ$. Для вертикальных листьев дополнительно $h_0 = 40, 65, 75, 85^\circ$.
2. Поток прямой радиации Солнца на перпендикулярную к лучам поверхность $S_0 = 0.43, 0.69, 1.08, 1.33, 1.42$ кал·см⁻²·мин⁻¹.
3. Поток рассеянной радиации при пасмурной погоде $D_0 = 0.12, 0.4, 0.6, 0.8$ кал·см⁻²·мин⁻¹.

4. Для ясной погоды отношение $D_0/S_0 = \boxed{0.12}$, 0.2, 0.4, 0.6.
5. Поток суммарной радиации $Q_0 = S_0 \sin h_0 + D_0$. Вариации Q_0 определяются вариациями S_0 , D_0 и h_0 .
6. Коэффициент поглощения ФАР взрослым листом $\mu_0 = 0.2$, 0.4, 0.6, $\boxed{0.8}$, 1.0.
7. Температура листа t_L меняется от 5 до 50°C.
8. Максимально возможный фотосинтез самых верхних листьев $\phi_0 = 20, 50, \boxed{100}, 200$ мг $\text{CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$.
9. Наклон световой кривой фотосинтеза $\alpha_0 = 100, 200, \boxed{300}, 400, 600$ мг $\text{CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ / кал ФАР $\cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$.
10. Наклон углекислотной кривой фотосинтеза $\alpha = 0.15, \boxed{0.3}, 0.8$ мг $\text{CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ / ppm CO_2 .
11. Относительная площадь листьев $L_0 = 0.25, 0.5, 1, 2, 3, 6$.

Значения параметров, обведенных рамками, принимаются за стандартные. Вычисление функций ϕ , R и F производилось на ЭВМ.

7. Результаты расчетов

Фотосинтез и продуктивность в отдельных слоях РП. На рис. I изображено изменение отдельных составляющих фотосинтеза с глубиной РП для листьев с равномерной ориентацией. Из графиков видно, что фотосинтез слоя листьев единичной толщины ϕ_K^0 , где все листья освещены солнцем (кривая 2), имеет наибольшее значение. Его ход определяется в основном изменением плато световой кривой $\phi_{ЛП}$, определяемым формулой (10а) (кривая 1). Согласно принятой модели (формулы (10а) и (13)), плато световой кривой для молодых листьев (верхний слой РП) на 20% ниже, чем для взрослых. Значение $\phi_{ЛП}$ достигает максимума при $L = 0.65$. В нижних слоях, в связи со старением и пожелтением листьев, $\phi_{ЛП}$ убывает и при $L = 6$ составляет лишь 60% от максимального значения.

Фотосинтез затененных листьев ϕ_K^{η} , находящихся в слое единичной толщины, значительно меньше (кривая 3), чем освещенных, и уменьшается с глубиной из-за экспоненциального убыва-

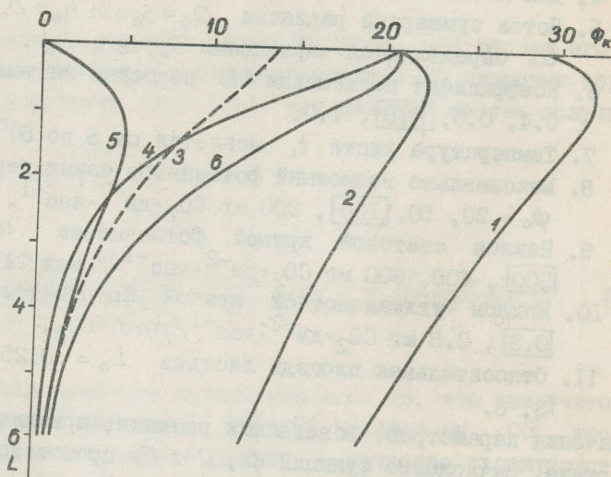


Рис. I. Зависимость отдельных составляющих фотосинтеза слоя единичной толщины РП от глубины L (равномерная ориентация листьев, высота Солнца $h_0 = 50^\circ$, температура листа $t_L = 15^\circ\text{C}$, остальные параметры стандартные): 1 - Φ_{LP} - плато световой кривой; 2 - Φ_K^0 - фотосинтез слоя единичной толщины, полностью освещенного прямыми лучами Солнца; 3 - Φ_K^n - фотосинтез полностью затененного слоя единичной толщины; 4 - $\alpha_s \Phi_K^0$ - фотосинтез листьев, находящихся в ярких пятнах; 5 - $(1-\alpha_s) \Phi_K^n$ - фотосинтез листьев, находящихся в затененных пятнах; 6 - $\Phi_K = \alpha_s \Phi_K^0 + (1-\alpha_s) \Phi_K^n$ - суммарный фотосинтез слоя единичной толщины. Значения фотосинтеза выражены в $\text{мг CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$.

ния рассеянной радиации.

Однако при расчете фотосинтеза отдельного слоя РП, принимается во внимание и доля площади ярких пятен α_s в данном слое, которая согласно (20) уменьшается экспоненциально с глубиной. Поэтому из сравнения фотосинтеза листьев, находящихся в ярких $\alpha_s \phi_K^0$ и темных $(1-\alpha_s) \phi_K^0$ пятнах (кривые 4 и 5), вытекает, что в суммарном фотосинтезе слоя $\phi_K = \alpha_s \phi_K^0 + (1-\alpha_s) \phi_K^0$ (кривая 6) решающую роль играют освещенные солнцем листья в редком и низком РП ($L < 1.5$), или в верхних слоях густого и высокого РП. Внутри РП, начиная с глубины $L = 2.5$, где концентрация ярких пятен уже мала, общий фотосинтез затененных листьев превышает фотосинтез освещенных. Точка пересечения кривых 4 и 5 зависит от высоты Солнца, геометрической структуры РП, температуры и др. факторов. Она смещается в сторону более высоких значений фотосинтеза с повышением температуры, и вниз в более глубокие слои РП с уменьшением h_0 .

Для оценки роли ярких пятен и затененных областей в фотосинтезе отдельных слоев РП приведена табл. 3, на основании которой можно сделать следующие выводы:

1. В верхних слоях РП фотосинтез в ярких пятнах в несколько раз превышает фотосинтез затененных областей. С глубиной L РП роль ярких пятен быстро убывает и на глубине $L = 1 \div 3$ вклад ярких пятен и затененных областей примерно одинаков. В более глубоких слоях доминируют затененные области.

2. В РП с горизонтальными листьями изменение высоты Солнца от 25° до 50° мало сказывается на вертикальном распределении отдельных составляющих фотосинтеза, в РП с вертикальными листьями, наоборот, фотосинтез сильно зависит от высоты Солнца. Так при $h_0 = 25^\circ$ роль нижних слоев в фотосинтезе РП незначительна, еще более ничтожна в нем доля ярких пятен; при $h_0 = 50^\circ$ фотосинтез в отдельных слоях почти одинаков, что обусловлено наличием большего количества ярких пятен в нижних слоях РП. В результате этого при больших высотах Солнца РП с вертикальной ориентацией листьев имеет явное преимущество по сравнению с РП, в котором все листья горизонтальны. Исключение составляют те случаи, когда h_0 приближается к 90° .

Т а б л и ц а 3

Ориентация листьев	Горизонтальная						Вертикальная					
h_0 (в град.)	25			50			25			50		
ΔL	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
0 - 0.5	9.1	0.87	6.75	11.2	0.87	6.63	8.8	0.84	5.44	9.9	0.93	12.60
0.5 - I	7.2	0.66	2.07	9.2	0.67	2.00	6.2	0.60	1.51	8.7	0.82	4.40
0 - I	16.3	0.78	3.57	20.4	0.78	3.50	15.0	0.74	2.91	18.6	0.88	6.95
I - 2	8.8	0.50	1.01	11.8	0.48	0.92	7.1	0.39	0.63	13.0	0.69	2.28
2 - 3	4.0	0.37	0.59	5.8	0.32	0.48	3.4	0.18	0.23	8.3	0.57	1.32
3 - 4	1.8	0.29	0.41	2.8	0.24	0.32	1.8	0.09	0.10	5.3	0.48	0.94
4 - 5	0.8	0.23	0.31	1.2	0.18	0.22	1.0	0.04	0.04	3.2	0.41	0.69
5 - 6	0.3	0.19	0.23	0.5	0.13	0.16	0.6	0.02	0.02	2.0	0.35	0.54
0 - 6	32.0			42.5			28.9			50.4		

Здесь

 $A = \Phi_K$ - фотосинтез горизонтального слоя РП единичной толщины, $B = \alpha_s \Phi_K^0 / \Phi_K$ - доля фотосинтеза листьев, находящихся в ярких пятнах слоя, $C = \alpha_s \Phi_K^0 / (1 - \alpha_s) \Phi_K^n$ - отношение фотосинтеза листьев, находящихся в ярких пятнах и затененных областях слоя.

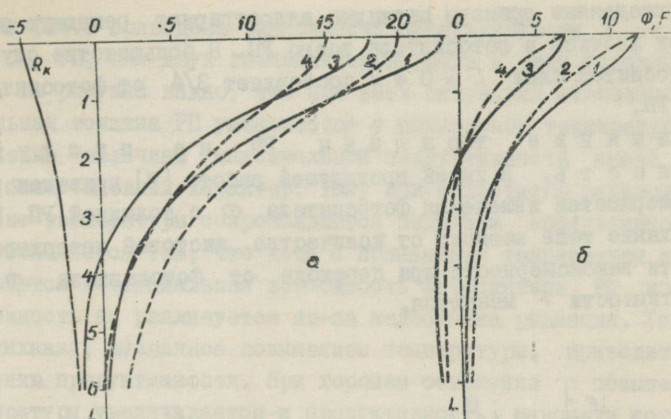


Рис. 2. Зависимость фотосинтеза ϕ_K (кривые 1 и 2), дыхания R_K и продуктивности F_K (кривые 3 и 4) слоя единичной толщины от глубины L РП ($h_0 = 50^\circ$, $t_L = 15^\circ\text{C}$, остальные параметры стандартные): а - безоблачное небо, $Q_0 = 1.18 \text{ кал}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{мин}^{-1}$; б - пасмурное небо, $D_0 = 0.16 \text{ кал}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{мин}^{-1}$. Кривые 1 и 3 - горизонтальные, кривые 2 и 4 - вертикальные листья.

На рис. 2 изображен ход функций фотосинтеза, дыхания и продуктивности единичного слоя по глубине РП, при $h_0 = 50^\circ$. Из рисунка вытекает, что по сравнению с РП с горизонтальными листьями как фотосинтез, так и продуктивность РП с вертикальными листьями распределяются более равномерно по глубине L . Нулевой уровень продуктивности $\phi = R$ при горизонтальных листьях размещается на глубине $L = 3.6$, а при вертикальных листьях на глубине $L = 5.7$.

При такой же высоте Солнца, но пасмурном небе, нулевой уровень продуктивности из-за недостатка ФАР приходится на глубину $L = 2.2$ и практически не зависит от ориентации листьев.

Приведенные примеры наглядно иллюстрируют решающую роль верхних листьев в фотосинтезе всего РП. В большинстве случаев фотосинтез слоя $L = 0 \div 2$ составляет $3/4$ от фотосинтеза всего РП.

Влияние толщины РП на продуктивность. В нашей предыдущей работе [7] приведен ряд закономерностей изменения фотосинтеза ϕ с толщиной РП. Так как дыхание тоже зависит от количества листовой поверхности L_0 , эти закономерности при переходе от фотосинтеза ϕ к продуктивности F меняются.

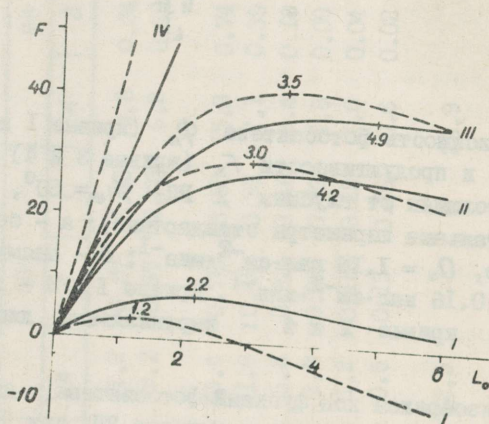


Рис. 3. Зависимость продуктивности РП от его толщины L_0 при трех условиях погоды (листья горизонтальные, $h_0 = 50^\circ$, остальные параметры стандартные): I - пасмурная погода, $Q_0 = D_0 = 0.16$ кал·см⁻²·мин⁻¹; II - ясная погода, $Q_0 = 1.18$ кал·см⁻²·мин⁻¹, $D_0/S_0 = 0.12$; III - ясная погода, $Q_0 = 1.65$ кал·см⁻²·мин⁻¹, $D_0/S_0 = 0.40$; IV - световое насыщение, $Q_0 \rightarrow \infty$. — $t_L = 15^\circ\text{C}$, --- $t_L = 38^\circ\text{C}$.

На рис. 3 приведена зависимость продуктивности F от толщины L_0 РП, для двух значений температур и трех условий погоды. Из рисунка видно, что при всех ситуациях освещения, оптимальная толщина РП уменьшается с повышением температуры. Но изменение величины максимальной продуктивности имеет при этом более сложный характер. Так, при недостатке радиации повышение температуры сопровождается падением продуктивности. Это объясняется тем, что хотя с повышением температуры и увеличивается потенциальная возможность фотосинтеза РП, но эта возможность не реализуется из-за недостатка радиации. Усиление дыхания, вызванное повышением температуры, приводит к снижению продуктивности. При хорошем освещении с повышением температуры увеличивается и продуктивность, максимум которой одновременно смещается в сторону больших значений L_0 . При световом насыщении ($Q_0 \rightarrow \infty$) продуктивность зависит от L_0 линейно.

На основании рис. 3 можно прийти к следующему общему выводу: любое средство, содействующее повышению продуктивности РП при заданном оптимальном значении L_0 , дает возможность еще оптимизировать это значение L_0 , что в свою очередь ведет к новому росту продуктивности.

Влияние угла наклона листьев. Ряд закономерностей влияния ориентации листьев на фотосинтез РП был выяснен нами в предыдущей работе [7] и они сохраняются и для данной модели.

На рис. 4 представлена зависимость фотосинтеза ϕ и продуктивности F РП от его толщины L_0 для разной ориентации листьев. Анализ этого рисунка позволяет сделать следующие выводы:

1. При достаточной ФАР (большие высоты Солнца, кривые I и II) угол наклона листьев, обеспечивающий максимальную продуктивность, зависит от толщины РП. В редком и низком РП ($L_0 < 2$) при горизонтальном расположении листьев фотосинтез на 15-20% больше, чем при вертикальном расположении листьев. В густом и высоком РП картина обратная - более продуктивным является РП с вертикальными листьями.

2. Если ФАР нехватает (низкие высоты Солнца, кривые III),

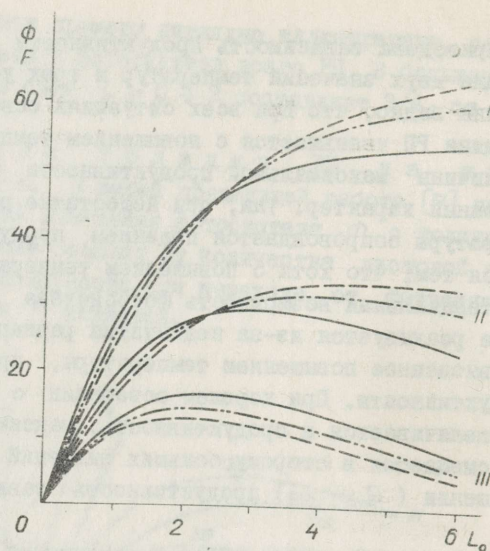


Рис. 4. Зависимость фотосинтеза ϕ и продуктивности F РП от его толщины L_0 при $t_L = 38^\circ\text{C}$ (остальные параметры стандартные): I — фотосинтез при $h_0 = 50^\circ$, II — продуктивность при $h_0 = 50^\circ$, III — продуктивность при $h_0 = 25^\circ$. — горизонтальные листья, --- равномерная ориентация листьев, -.- вертикальные листья.

то при любой толщине РП большую продуктивность обеспечивает горизонтальная структура листьев.

3. Продуктивность РП, имеющего равномерную ориентацию листьев, во всех случаях находится между значениями, соответствующими горизонтальному и вертикальному расположению листьев. Следовательно, продуктивность РП с фактическими ориентациями листьев также находится в этих пределах. Это верно в предположении, что ориентация листьев одинакова во всех го-

горизонтальных слоях РП. Послойная вариация ориентации листьев позволяет достичь еще более высоких значений продуктивности [43, 44]. Однако вопрос об "идеальной" листве, обеспечивающей максимальную продуктивность РП, в общем случае не решен.

Пример на рис. 4 соответствует высокой температуре и большим затратам энергии на дыхание. Поскольку последнее не связано с радиацией, то при недостатке ФАР (кривые III) большая листовая поверхность невыгодна.

Зависимость фотосинтеза РП от количества падающей радиации. Как видно из рис. 5, где изображена зависимость фотосинтеза всего РП от падающего на него потока интегральной радиации Q_0 , фотосинтез РП имеет большие значения, если на РП падает только рассеянная радиация одинаковой интенсивности (кривые Ia, б). Это объясняется двумя причинами.

Во-первых, при расчете рассеянной ФАР в данной модели берется переходный коэффициент $K_D = 0.60$, тогда как переходный коэффициент K_s от прямой солнечной радиации к прямой ФАР изменяется от 0.20 до 0.43, в зависимости от высоты Солнца (см. табл. I).

Во-вторых, причиной расхождения между ϕ^D и ϕ^o является различная геометрическая структура падающей радиации в РП. Равномерное распределение по небосводу рассеянной радиации обеспечивает, как правило, более равномерное распределение ее в отдельных слоях РП, а следовательно, и большую величину фотосинтеза, чем при ясном небе и таком же значении потока суммарной радиации, состоящей из прямой и рассеянной радиации. В последнем случае многое зависит от угла наклона солнечных лучей, т.е. от высоты Солнца. Таким образом, расхождение между кривыми Ia и 2a определяется различными значениями коэффициента K_D , равными соответственно 0.60 и 0.44, а расхождение между кривыми 2a и 3a, в основном, — различной пространственной структурой падающего потока суммарной радиации. Подробный анализ влияния пространственной структуры падающей радиации на фотосинтез РП приведен в работе Куроива [10].

Из рис. 5 вытекает, что в ясную погоду существенное влияние на фотосинтез оказывает ориентация листьев в РП (кривые

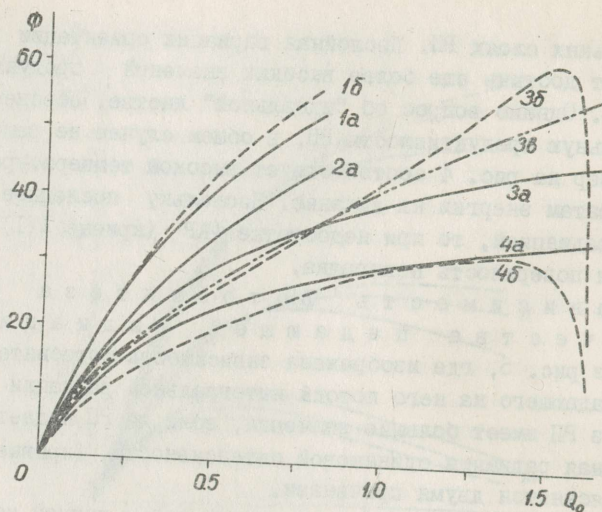


Рис. 5. Зависимость фотосинтеза РП от падающего на него потока интегральной радиации Q_0 при $t_L = 15^\circ\text{C}$ и стандартных параметрах. Фотосинтез РП в пасмурную погоду, $L_0 = 6$: 1 — коэффициент перехода рассеянной ФАР $K_D = 0.60$, 2 — $K_D = 0.44$. Фотосинтез РП в ясную погоду при $D_0/S_0 = 0.12$: 3 — толщина РП $L_0 = 6$, 4 — $L_0 = 2$. а — листья горизонтальные, б — листья вертикальные, в — равномерная ориентация.

За, б, в и 4а, б). Зависимость фотосинтеза РП с вертикальными листьями от потока суммарной радиации имеет специфический вид, отличный от подобных зависимостей для РП с иными структурами листьев. Это объясняется тем, что при приближении Солнца к зениту, угол между листовой нормалью и направлением лучей Солнца приближается к $\pi/2$, а следовательно, $\cos(\vec{\tau}_L, \vec{\tau}_0) \rightarrow 0$ и $\phi^0 \rightarrow 0$, а $\phi_K \rightarrow (1 - \alpha_s) \phi_K^n$. Поэтому в общем случае нельзя сказать, что световая кривая фотосинтеза РП похожа на световую

кривую отдельного листа. Вид световой кривой фотосинтеза всего РП зависит также и от геометрической структуры РП и от пространственной структуры потока суммарной радиации в нем.

Рис. 5 позволяет сделать следующие общие выводы:

1. При густом и высоком РП и наличии только рассеянной радиации, больше фотосинтезирует РП с вертикальными листьями, чем РП с горизонтальными листьями.

2. При наличии также прямой солнечной радиации, картина принимает более сложный вид: при слабых потоках радиации больше фотосинтезирует РП с горизонтальными листьями, а при сильных потоках ($Q_0 > 0.9 \text{ кал}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{мин}^{-1}$), наоборот.

3. При редком и низком РП и всех значениях радиации фотосинтез РП с горизонтальными листьями больше, чем при других ориентациях.

Влияние параметров ϕ_0 , α и α . Максимально возможный фотосинтез ϕ_0 и наклон световой кривой фотосинтеза листа α , отражающий квантовый выход процесса, являются, прежде всего, характеристиками видовых различий и состояния фотосинтетического аппарата листа. В некоторой степени они характеризуют также процесс длительной адаптации листа к условиям среды. По данным Чморы [35, 36] они имеют некоторый дневной ритм с максимумом в середине дня.

На рис. 6 изображена зависимость фотосинтеза ϕ РП от максимально возможного фотосинтеза листа ϕ_0 при различных значениях наклона световой кривой α . Из рисунка следует, что зависимость ϕ от ϕ_0 и α носят характер насыщения.

На том же рисунке приведена зависимость дыхания R от ϕ_0 , определенная по формуле (25) и обусловленная взаимосвязью между дыханием и плато световой кривой.

Параметр α в формуле (10), как было сказано, определяется суммой диффузионных сопротивлений листа на пути CO_2 из прилистового воздушного слоя к хлоропластам. Его влияние на фотосинтез РП иллюстрирует рис. 7, где представлена зависимость фотосинтеза от толщины L_0 РП при трех значениях α . Значение $\alpha = 0.80$ соответствует листу кукурузы в условиях Таджикистана, $\alpha = 0.30$ - листу кукурузы в условиях Эстонии и $\alpha = 0.15$ - листу гибридной брассики в условиях Эстонии.

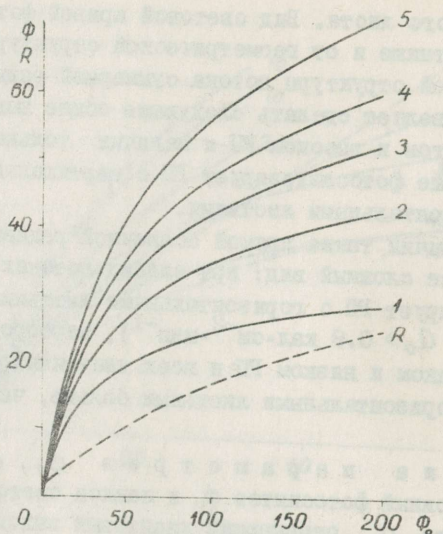


Рис. 6. Зависимость фотосинтеза РП с горизонтальными листьями от максимально возможного фотосинтеза листа Φ_0 при различных значениях наклона световой кривой α ($h_0 = 50^\circ$, $t_L = 15^\circ\text{C}$, $L_0 = 6$, $\kappa_0 = 0.8$, $\alpha = 0.3$): 1 - 100, 2 - 200, 3 - 300, 4 - 400, 5 - 600; R - зависимость дыхания R РП от Φ_0 при тех же значениях параметров.

Из рис. 7 видно, что влияние изменения α на фотосинтез РП зависит от величины ФАР. При низких интенсивностях ФАР это влияние совсем незначительно (II семейство кривых).

Температурная зависимость фотосинтеза, дыхания и продуктивности. Согласно выбранной модели, температурная зависи-

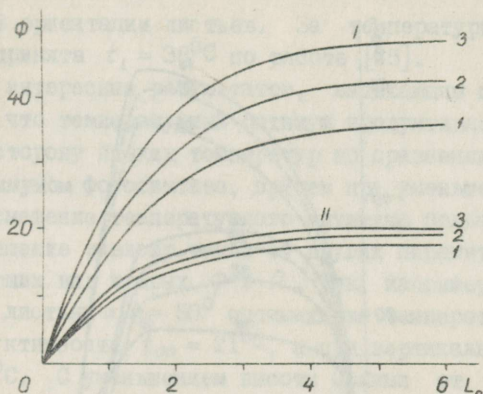


Рис. 7. Зависимость фотосинтеза РП от его толщины L_0 при различных значениях наклона углекислотной кривой фотосинтеза листа α (листья горизонтальные, $t_L = 15^\circ\text{C}$, остальные параметры стандартные): I - ясная погода, $h_{\odot} = 50^\circ$, $Q_0 = 1.18 \text{ кал}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{мин}^{-1}$; II - пасмурная погода, $D_0 = 0.16 \text{ кал}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{мин}^{-1}$. 1 - $\alpha = 0.15$, 2 - $\alpha = 0.30$, 3 - $\alpha = 0.80$.

мость фотосинтеза всего РП обуславливается температурной зависимостью фотосинтеза отдельных листьев. В функцию фотосинтеза листа (10) температурная зависимость входит через параметры $\phi_p(t_L)$ и $a(t_L)$.

Согласно выражению (25), оба члена функции дыхания зависят от температуры. Первый член повторяет ход температурной зависимости плато световой кривой $\phi_{LN}(t_L)$, второй член зависит от температуры экспоненциально.

На рис. 8 приведены кривые температурной зависимости фотосинтеза, дыхания и продуктивности для высокого и густого РП

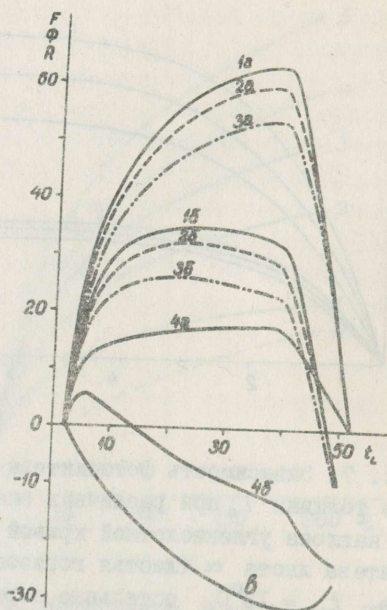


Рис. 8. Зависимость фотосинтеза Φ (кривые а), продуктивности F (кривые б) и дыхания R (кривая в) РП от температуры t , при $L_0 = 6$ (остальные параметры стандартные): 1 - вертикальные листья, $h_0 = 50^\circ$; 2 - равномерная ориентация листьев, $h_0 = 50^\circ$; 3 - горизонтальные листья, $h_0 = 50^\circ$; 4 - горизонтальные листья, $h_0 = 10^\circ$.

при различной ориентации листьев. За температурный оптимум фотосинтеза принята $t_L = 38^\circ\text{C}$ по работе [35].

Наиболее интересным результатом, вытекающим из рис. 8, является то, что температурный оптимум продуктивности заметно смещен в сторону низких температур по сравнению с температурным оптимумом фотосинтеза, причем при уменьшении прихода радиации смещение температурного оптимума больше. Кроме того, это смещение зависит также от других параметров модели, определяющих вид кривых ϕ и R . Так, например, при горизонтальных листьях и $h_0 = 50^\circ$ оптимальная температура максимальной продуктивности $t_{on} = 21^\circ\text{C}$, а при вертикальных листьях $t_{on} = 27^\circ\text{C}$. С уменьшением высоты Солнца от 50 до 10° , в РП с горизонтальными листьями оптимальная температура максимальной продуктивности падает от 21 до 6°C . Как показывают расчеты, при увеличении фитоплощади от $L_0 = 2$ до $L_0 = 6$, оптимальная температура максимальной продуктивности при $h_0 = 50^\circ$ понижается от 33 до 21° .

Скачкообразный ход кривых ϕ и F рис. 8 обусловлен тем, что функция $a(t_L)$ аппроксимирована приближенно формулой (II).

В приведенных примерах не столь важны абсолютные значения рассматриваемых величин, сколь сам характер явлений, позволяющий сделать некоторые интересные выводы экологического характера.

Во-первых, если температурная зависимость фотосинтеза и дыхания фитоэлементов РП неизменна, то при изменении других параметров продуктивности (как, например, количества суммарной фитомассы, условий освещения, структуры РП и т.д.) меняются температурная зависимость и температурный оптимум продуктивности всего РП.

Во-вторых, при уменьшении прихода ФАР (уменьшение h_0) температурный оптимум продуктивности падает. Возможно, что при этом проявляется свойство РП сохранять способность к максимальной продуктивности в связи с изменением внешних условий. Ведь в природных условиях уменьшение прихода радиации сопровождается понижением температуры и, если взаимосвязь между фотосинтезом и дыханием имеет такой характер, что при

новой, более низкой температуре система заново настраивается на максимальную работу, то это указывает на высокую степень приспособляемости растений.

В-третьих, при постоянных условиях внешней среды температурный оптимум продуктивности РП смещается в сторону низких температур с увеличением фитомассы РП.

Интересно отметить, что при достаточной радиации из-за взаимной компенсации фотосинтеза и дыхания температурная зависимость продуктивности слабо выражена. В нашем примере в довольно широком интервале температур от 15 до 40°C продуктивность весьма мало зависит от температуры и в первом приближении этой зависимостью можно пренебречь.

Коэффициент поглощения листом ФАР и фотосинтез РП. Представляет интерес специально рассмотреть вопрос о влиянии коэффициента поглощения листом ФАР на фотосинтез РП. Если предположить, что листья в области ФАР почти черные ($\kappa_0 \approx 1$), то РП полностью поглощает всю ФАР и альбедо его близко к нулю. Это выгодно в том смысле, что вся падающая на РП ФАР поглощается и потери радиации за счет ее отражения обратно в атмосферу отсутствуют. Но с другой стороны, в этом случае распределение ФАР по отдельным слоям РП наиболее неравномерное вследствие интенсивного поглощения в самых верхних слоях. Поэтому в средних и нижних слоях фотосинтез сильно уменьшается из-за недостатка ФАР.

Если же предположить, что листья слабо поглощают ФАР, то отражение радиации от РП будет велико, но зато распределение ФАР по отдельным слоям станет более равномерным и условия для фотосинтеза в средних и нижних слоях улучшатся.

На основе приведенных качественных рассуждений можно прийти к заключению, что должно существовать некоторое оптимальное значение коэффициента поглощения листа κ_0 , которое при неизменных значениях других параметров обеспечивает максимальный фотосинтез РП. В связи с этим возникает вопрос, каково значение оптимального κ_0 и как оно зависит от ориентации листьев в РП, от высоты Солнца h_0 и от других параметров модели, а также вопрос о том, в какой мере реальные коэффициенты поглощения листа близки к оптимальным.

Расчеты де Вита [26] показали, что при равномерной ориентации листьев и $h_0 = 45^\circ$ фотосинтез РП возрастает на 30% при уменьшении коэффициента поглощения от 1 до 0.6. Следовательно, согласно модели де Вита, оптимальный коэффициент поглощения листом ФАР $\kappa_{оп} < 0.6$, в то время как κ_0 реальных листьев находится в пределах от 0.6 до 0.9.

Для определения величины $\kappa_{оп}$ нами на основе принятой модели выполнен ряд расчетов, некоторые результаты которых представлены на рис. 9, где приведена зависимость фотосинте-

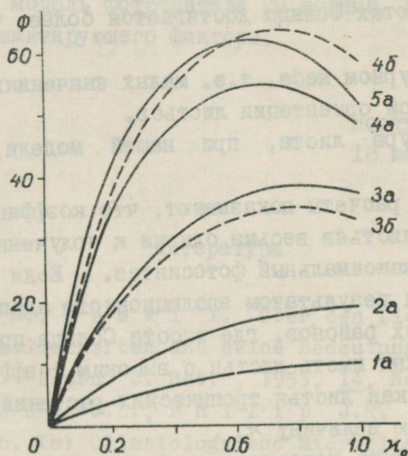


Рис. 9. Зависимость фотосинтеза РП от коэффициента поглощения листом ФАР κ_0 при $L_0 = 6$, $t_L = 38^\circ\text{C}$ и различных высотах Солнца h_0 (остальные параметры стандартные): 1 — $h_0 = 5^\circ$, 2 — $h_0 = 10^\circ$, 3 — $h_0 = 25^\circ$, 4 — $h_0 = 50^\circ$, 5 — $h_0 = 90^\circ$; а — горизонтальные листья, б — вертикальные листья.

за РП от коэффициента поглощения взрослого листа κ_o при различных высотах Солнца.

Анализ рис. 9 и результатов расчетов позволяет сделать следующие выводы:

1. При малых высотах Солнца $h_o < 20^\circ$ наибольший фотосинтез дал бы РП с черными листьями, независимо от их ориентации.
2. При увеличении высоты Солнца, а следовательно, и прихода ФАР величина κ_{on} несколько уменьшается, будучи равной при горизонтальных листьях 0.85 при $h_o = 25^\circ$, 0.7 при $h_o = 50^\circ$ и 0.65 при $h_o = 90^\circ$.
3. В РП с вертикальными листьями максимальный фотосинтез при больших высотах Солнца достигается более черными листьями.
4. При пасмурном небе, т.е. малых значениях прихода ФАР, $\kappa_{on} = 1$ при любой ориентации листьев.
5. Температура листа, при нашей модели, на κ_{on} не влияет.

Приведенные расчеты показывают, что коэффициенты поглощения реальных листьев весьма близки к полученным нами κ_{on} , обеспечивающим максимальный фотосинтез. Если предположить, что это является результатом эволюционного адаптирования, то растения северных районов, где высота Солнца преимущественно не большая, должны иметь листья с высоким коэффициентом поглощения, тогда как листья тропических растений должны иметь несколько меньшую величину κ_o .

Следует отметить некоторое несогласие наших расчетов с расчетами де Вита. В нашем случае, если $h_o = 50^\circ$, фотосинтез РП как при горизонтальной, так и при вертикальной ориентации листьев увеличивается лишь на 10% при уменьшении κ_o от 1 до 0.7, а при $\kappa_o < 0.7$ фотосинтез уже падает. Вероятно, это связано с особенностями учета ФАР в обеих моделях, однако детальный анализ несогласия невозможен без данных промежуточных расчетов, не приведенных в работе де Вита.

Закключение

В ходе дальнейшего усовершенствования модели необходимо:

- а) учесть изменение функции распределения пространственной ориентации листовых нормалей $g_L(\vec{\tau}_L)$ с высотой РП;
- б) учесть дыхание нефотосинтезирующих органов;
- в) выразить угол наклона α углекислотной кривой фотосинтеза в виде суммы диффузионных сопротивлений и учесть влияние различных факторов на диффузионные сопротивления;
- г) рассчитать дневной ход фотосинтеза, дыхания и продуктивности РП при различных условиях погоды;
- д) включить в модель фотосинтеза РП водный режим растений в качестве лимитирующего фактора.

Поступила в редакцию
18 марта 1969 г.

Литература

1. M o n s i M., S a e k i I. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. "Japan. J. Bot.", 1953, 14, No.1, 22-52.
2. D a v i d s o n J.L., P h i l i p J.R. Light and pasture growth. In: Climatology and Microclimatology. UNESCO 1958, 181-187.
3. S a e k i T. Interrelationships between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. "Bot. Mag., Tokyo", 1960, 73, No.860, 55-63.
4. K u r o i w a S., M o n s i M. Theoretical analysis of light factor and photosynthesis in plant communities. (2) Diurnal changes of extinction coefficient and photosynthesis. "J. Agric. Meteorol.", 1963, 19, No.1, 15-21.
5. P o s s Ю. К математической теории фотосинтеза растительного покрова. "Докл. АН СССР", 1964, 157, № 5, I239-I242.
6. P o s s Ю. Некоторые вопросы математической теории фо-

- тосинтеза растительного покрова. В сб. "Вопросы радиационного режима растительного покрова". Тарту, 1965, 5-24.
7. Р о с с Ю., Б и х е л е З. Расчет фотосинтеза растительного покрова. I. В сб. "Фотосинтез и продуктивность растительного покрова". Тарту, 1968, 75-110.
 8. K u r o i w a S. A new calculation method for total photosynthesis of a plant community under illumination consisting of direct and diffused light. In: Proceedings of the Copenhagen symposium of ecosystems. Ed. by F.E. Eckardt. Paris, UNESCO, 1968, 391-398.
 9. K u r o i w a S. Theoretical evaluation of dry-matter production of a canopy under insolation- and temperature-climate: a summary. In: Agroclimatological methods. Proceedings of the Reading symposium. Paris, UNESCO, 1968, 331-332.
 10. K u r o i w a 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 condition. "J. Agric. Meteorol.", 1968, 24, No.2, 23-38.
 - II. Б у д ы к о М.И. К теории влияния климатических факторов на фотосинтез. "Докл. АН СССР", 1964, 158, № 2, 331-334.
 12. Б у д ы к о М.И., Г а н д и н Л.С. Об учете закономерностей физики атмосферы в агрометеорологических исследованиях. "Метеорол. и гидрология", 1964, № II, 3-II.
 13. Б у д ы к о М.И., Г а н д и н Л.С. К теории фотосинтеза в слое растительного покрова. "Докл. АН СССР", 1965, 164, № 2, 454-457.
 14. Б у д ы к о М.И., Г а н д и н Л.С. Влияние климатических факторов на растительный покров. "Изв. АН СССР. Сер. геогр.", 1966, № I, 3-10.
 15. I d s o S.B., B a k e r D.G. Method for calculating the photosynthetic response of a crop to light intensity and leaf temperature by an energy flow analysis of the meteorological parameters. "Agron. J.", 1967, 59, No.1, 13-21.

16. I d s o S.B., B a k e r D.G. The naturally varying energy environment and its effects upon net photosynthesis. "Ecology", 1968, 49, No.2, 311-316.
17. d e W i t C.T. Photosynthesis of crop surfaces. "Advanc. Sci.", 1966, 23, No.109, 159-162.
18. C h a r t i e r P. Etude théorique de la photosynthèse globale de la feuille. "Compt. rend. Acad. Sci.", 1966, D 263, No.1, 44-47.
19. C h a r t i e r P. Étude théorique de l'assimilation brute de la feuille. "Ann. physiol. végét.", 1966, 8, No.3, 167-195.
20. C h a r t i e r P. Lumière, eau et production de matière sèche du couvert végétal. "Ann. agron.", 1967, 18, No.3, 301-331.
21. T o o m i n g H. Mathematical model of plant photosynthesis considering adaptation. "Photosynthetica", 1967, 1, No.3-4, 233-240.
22. Т о о м и н г Х. Адаптация растительных сообществ к интенсивности света и ее математическое моделирование. "Ж. общ. биол.", 1968, 19, № 5, 549-563.
23. Т о о м и н г Х. Некоторые черты взаимоотношений растений в растительном сообществе в связи с их фотосинтезом. В сб. "Фотосинтез и продуктивность растительного покрова". Тарту, 1968, 46-74.
24. Т о о м и н г Х., Н и л ь с о н Т. Основы энергетической адаптации растительного покрова к свету, В сб. "Фитоактинометрические исследования растительного покрова". Таллин, "Валгус", 1967, 35-63.
25. M o n t e i t h J.I. Light distribution and photosynthesis in field crops. "Ann. Bot.", 1965, 29, No.113, 17-37.
26. d e W i t C.T. Photosynthesis of leaf canopies. "Agric. Res. Rep.", Wageningen, 1965, No.663, 1-57.
27. U c h i j i m a Z. An improvement of semiempirical method of evaluating the total photosynthesis of a plant community. "J. Agric. Meteorol.", 1966, 22, No.1, 15-22.

28. Будыко М.И., Гандин Л.С., Ефимова Н.А. Применение физических методов для разработки агроклиматических показателей. "Метеорол. и гидрология", 1966, № 5, 3-10.
29. Duncan W.C., Loomis R.S., Williams W.A., Nauen R. A model for simulating photosynthesis in plant communities. "Hilgardia", 1967, 38, 181-205.
30. Менжулин Г.В. Методы расчета фотосинтеза растительных сообществ при достаточном увлажнении. "Тр. Гл. геофиз. обсерв.", 1968, вып. 229, 81-103.
31. Росс Ю., Нильсон Т. Расчет фотосинтетически активной радиации (ФАР) в растительном покрове. В сб. "Режим солнечной радиации в растительном покрове" Тарту, 1968, 5-54.
32. Тооминг Х., Нийлиск Херберт. Коэффициенты перехода от интегральной радиации к ФАР в естественных условиях. В сб. "Фитоактинометрические исследования растительного покрова". Таллин, "Валгус", 1967, 140-149.
33. Брандт А.Б., Тагеева С.В. Оптические параметры растительных организмов, М., "Наука", 1967.
34. Росс Ю., Нильсон Т. Пропускание прямой радиации Солнца сельскохозяйственными посевами. В сб. "Вопросы радиационного режима растительного покрова". Тарту, 1965, 25-64.
35. Чмора С.Н., Оя В.М. Изучение температурной зависимости фотосинтеза листа. "Физиол. растений", 1967, 14, № 4, 603-611.
36. Saeki T. Variation of photosynthetic activity with aging of leaves and total photosynthesis in a plant community. "Bot. Mag., Tokyo", 1959, 72, No.856, 404-408.
37. Nogetsu K., Osima J., Midorikawa B., Tezuka J., Sakamoto M., Mototani I., Kimura M. Growth analytical studies on the artificial communities of *Helianthus tuberosus* with different densities. "Japan. J. Bot.", 1960, 17, No.2, 278-305.

38. Björkman O., Holmgren P. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. "Physiol. plantarum", 1963, 16, No.4, 889-914.
39. Карпушкин Л.Г. Определение вертикального углекислотного профиля в посевах. В сб. "Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности". М., "Наука", 1966, 149-156.
40. Uchijima Z., Udagawa T., Horie T., Kobayashi K. Studies of energy and gas exchange within crop canopies. 1. CO₂-environment in corn plant canopy. "J. Agric. Meteorol.", 1967, 23, No.3, 1-10.
41. Inoue E., Uchijima Z., Udagawa T., Horie T., Kobayashi K. Studies of energy and gas exchange within crop canopies. 2. CO₂ flux within and above a corn plant canopy. "J. Agric. Meteorol.", 1968, 23, No.4, 15-26.
42. Гиршович Ю.Е., Кобак К.И. Исследование фотосинтетической деятельности агрофитоценозы. "Тр. Гл. геофиз. observ.", 1968, вып. 229, 48-62.
43. Verhagen A.M.W., Wilson J.H., Britten E.J. Plant production in relation to foliage illumination. "Ann. Bot.", 1963, 27, No.108, 627-640.
44. Нильсон Т. Об оптимальной геометрической структуре растительного покрова. В сб. "Режим солнечной радиации в растительном покрове". Тарту, 1968, 112-146.
45. Чмора С.Н. Световые кривые фотосинтеза в посеве кукурузы. В сб. "Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности". М., "Наука", 1966, 142-148.

Calculation of the Photosynthesis of Leaf Canopies. II

J. Ross and S. Bichele

An improved mathematical model for the calculation of photosynthesis ϕ , respiration R and the net photosynthesis $F = \phi - R$ of leaf canopies is presented. The leaf photosynthesis function ϕ_L is given by formula (10), where the following notations are used: ϕ_p - potential leaf photosynthesis, α - conductivity of the CO_2 diffusion from air to chloroplasts, C - CO_2 concentration in bulk air, ϵ - efficiency of photosynthesis and Π - photosynthetically active radiation (PhAR) absorbed by leaves.

The photosynthetically active radiation absorbed is calculated from equations (1) to (9) separately for sunlit and shaded leaves and separately for the sunny and the overcast sky.

Potential leaf photosynthesis ϕ_p depends on the leaf temperature t_L and on the downward cumulative leaf area index L , and it is given by formulas (12) to (14).

In the leaf respiration function (16) R_1 characterizes the relationship between respiration and photosynthesis and R_2 represents maintenance respiration.

According to Tooming [21-24], it may be assumed that $R_1 = C_1 \phi_{Ln}$, ϕ_{Ln} being photosynthesis at high light intensities and C_1 being given by equation (17). The exponential temperature-dependence and the age-dependence of the maintenance respiration R_2 in different leaf layers are considered (Eq. (18)).

Photosynthesis is calculated separately for sunlit and shaded leaves, taking into consideration leaf inclination and orientation. The area of sunflecks α_s is given by equation (20).

In Figs. 1 and 2 the vertical profiles of canopy photosynthesis, respiration and net photosynthesis are presented.

The effect of canopy density on net photosynthesis in various conditions of illumination (Fig. 3) and at different canopy architectures (Fig. 4) is demonstrated.

In Fig. 5 the effect of total incident radiation flux density on photosynthesis at various leaf inclinations is shown.

The effect of leaf temperature on photosynthesis, respiration and net photosynthesis is illustrated in Fig. 9.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ В ПОСЕВАХ

Ю. Росс, В. Росс

Предлагается новый способ косвенного определения функций $u_L(z)$ и $L(z)$, характеризующих вертикальное распределение листовой поверхности в посевах. На основе данных о частотном распределении высот растений и относительном распределении листовой поверхности по высоте отдельного растения разработана методика для монопосевов, которая в принципе может быть применена и для более сложных систем.

Наиболее важной характеристикой геометрической структуры растительного покрова (РП) следует считать функцию вертикального распределения листовой поверхности $u_L(z)$. Это объясняется, с одной стороны, ролью листьев как основных фотосинтезирующих органов, а с другой, вкладом вертикальной структуры в образование радиационного режима РП, влиянием вертикальной структуры на транспирацию, теплообмен между РП и воздухом, снабжение РП углекислым газом и т.д.

Функция $u_L(z)$ называется плотностью площади листьев (англ. "foliage density") и она дает площадь листьев в единице объема пространства, заполненного листьями. Измеряется она в $\text{дм}^2 \cdot \text{дм}^{-3}$. Интегрирование u_L -функции по высоте от поверхности земли $z = 0$ до верхней границы листвы $z = z_0$ дает площадь листьев в столбе с единичным поперечным сечением

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

и называется относительной площадью листьев (англ. "leaf area index").

Экспериментальное определение вертикального распределения листовой поверхности в РП является трудоемкой задачей и часто связано с уничтожением значительного числа растений, что не желательно. Поэтому начаты поиски косвенных методов [1-4], один из которых, разработанный для монопосевов, излагается ниже.

За основу нами берется вертикальное распределение площади листьев отдельного растения $S_L(z)$. Эта функция дает площадь листьев в слое единичной толщины одного растения и измеряется в $\text{дм}^2 \cdot \text{дм}^{-1} \cdot \text{раст}^{-1}$. Через $S_L(z)$ суммарная площадь листьев отдельного растения выражается как

$$s_L = \int_0^h S_L(z) dz, \quad (2)$$

где h - высота растения.

Экспериментальные данные показывают, что функция $S_L(z)$ является весьма изменчивой величиной. Растения разных видов или одного и того же вида на разных этапах развития отличаются по многим показателям и прямое сравнение кривых $S_L(z)$, полученных из непосредственных измерений, весьма затруднительно. В связи с этим возникает вопрос: нельзя ли функцию $S_L(z)$ выразить через какие-либо более доступные для прямых измерений и менее изменчивые характеристики растений?

В качестве таковых нами выбраны высота h и площадь листьев s_L растения. Функцию $S_L(z)$ принято выражать в виде

$$S_L(z) = \frac{s_L}{h} \bar{S}_L(\bar{z}), \quad (3)$$

где $\bar{z} = z/h$ - относительная высота растения, $\bar{S}_L(\bar{z})$ - нормированная функция вертикального распределения площади листьев отдельного растения.

Учитывая (3), получим вместо (2) условие нормирования для $\bar{S}_L(\bar{z})$ в следующем виде:

$$\int_0^1 \bar{S}_L(\bar{z}) d\bar{z} = 1.$$

Выражение (3) вместе с условием (4) приводит кривые $S_L(z)$ растений с различной высотой и площадью листьев к виду $\bar{S}_L(\bar{z})$, позволяющему легко осуществить их сопоставление. Если разброс функции $\bar{S}_L(\bar{z})$ не увеличивается по сравнению с разбросом функции $S_L(z)$, то относительное вертикальное распределение площади листьев данного вида растений в данный момент времени можно характеризовать одной осредненной кривой $\bar{S}_L(\bar{z})$, причем абсолютное вертикальное распределение задается формулой (3).

По вышеизложенной схеме были обработаны все наши экспериментальные данные, причем за $S_L(z)$ бралась осредненная кривая по 5-20-ти растениям. Результаты в виде средних кривых $\bar{S}_L(\bar{z})$ представлены на рис. 1-3. Пределы вариации можно оценить по точкам, каждая из которых соответствует средним значениям функции $\bar{S}_L(\bar{z})$ на данном уровне $\bar{z}_i = z_i/h_k$ 5-20-ти растений с одинаковой высотой h_k . Как показали расчеты, распределение значений функции $\bar{S}_L(\bar{z})$ на всех относительных высотах $\bar{z}$ близко к нормальному. В качестве иллюстрации на рис. 2 (кривая 3) показано рассеивание значений $\bar{S}_L(\bar{z} = 0.5)$.

Кривые функции $\bar{S}_L(\bar{z})$ к у к у р у з ы изображены на рис. 1 (густой и редкий посевы) и рис. 2 (редкий посев). Из рисунков видно, что ход функции $\bar{S}_L(\bar{z})$ в течение вегетации меняется, причем по-разному в густом и редком посевах.

Данные по густому посеву получены в Эстонии в 1966 (28.0 раст. $\cdot$ м⁻²) и 1967 г. (21.9 раст. $\cdot$ м⁻²). По мере развития посева максимум кривой распределения площади листьев смещается с $\bar{z} = 0.45$ в фазе 5-го листа на $\bar{z} = 0.75-0.8$ в фазе цветения метелки. В то же время начинается интенсивное вымирание нижних листьев и нижняя граница кривой постепенно повышается, а значение максимума $\bar{S}_L(\bar{z})$ вследствие этого возрастает. Кривая II на рис. 1 получена в период продолжительной засухи, вследствие чего рост посева прекратился и габитус растений (положение листьев) в некоторой мере из-

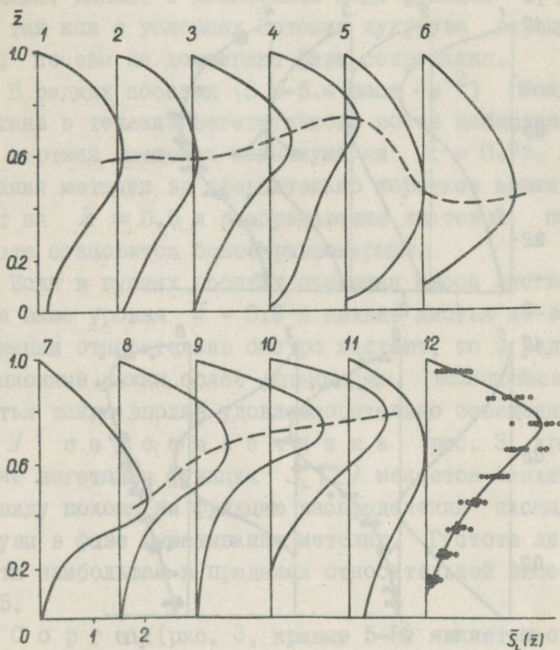


Рис. 1. Средние нормированные функции вертикального распределения площади листьев $\bar{S}_L(\bar{z})$ растений кукурузы в Таджикистане (кривые 1-6, редкий посев) и Эстонии (кривые 7-12, густой посев): 1 - 6.06.1965, 8-9-ый лист; 2 - 11.06.1965, 10-ый лист; 3 - 23.06.1965, 14-ый лист; 4 - 13.07.1965 цветение метелки; 5 - 22.07.1965, цветение початка; 6 - 11.08.1965, молочная спелость, 7 - 28.06.1966, 5-6-ой лист; 8 - 3.07.1966, 8-ой лист; 9 - 24.07.-4.08.1966, 14-ый лист; 10 - 26.08.1966, цветение метелки; 11 - 12.07.1967, 5-ый лист; 12 - 19.-21.08.1967, цветение метелки.

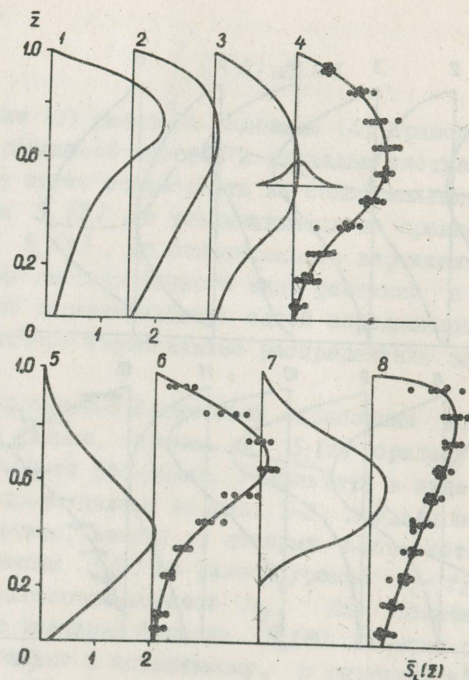


Рис. 2. Средние нормированные функции вертикального распределения площади листьев $\bar{S}_L(\bar{z})$: 1 - кукуруза, 9.-II. 07.1964, 13-й лист; 2 - кукуруза, 20.-22.07.1964, выметывание метелки; 3 - кукуруза, 28.07.-14.08.1964, молочная спелость; 4 - кукуруза, 17.-23 08.1964, восковая спелость (все в Молдавии); 5 - хлопчатник, 8.08.1965, цветение (в Таджикистане); 6 - гибридная брюква, 8.-9.08.1966, закрытие междурядий; 7 - гибридная брюква, 23. 08.1967, пожелтение нижних листьев; 8 - картофель, 16.08.1966, цветение (все в Эстонии).

менился. Данные о дальнейшем ходе функции $\bar{S}_L(\bar{z})$ отсутствуют, так как в условиях Эстонии кукуруза выращивается на силос; посевы не достигают фазы созревания.

В редких посевах (3.9–5.4 раст. м⁻²) Молдавии и Таджикистана в течение вегетативного роста наблюдалась аналогичная картина смещения максимума на $\bar{z} = 0.75$, но после выметывания метелки за сравнительно короткое время максимум падает на $\bar{z} \approx 0.5$ и распределение листовой поверхности по высоте становится более равномерным.

Если в густых посевах основная масса листьев сосредоточена выше уровня $\bar{z} = 0.6$ и нижние листья из-за недостатка радиации относительно быстро желтеют, то в редких посевах радиационный режим более равномерен, вследствие чего нижние листья также вполне удовлетворительно освещены.

У подсолнечника (рис. 3, кривые I–4) в течение вегетации функция $\bar{S}_L(\bar{z})$ меняется меньше и по внешнему виду похожа на функцию распределения площади листьев кукурузы в фазе выметывания метелки. Густота листовой поверхности наибольшая в пределах относительной высоты $\bar{z} = 0.75$ –0.85.

Сорго (рис. 3, кривые 5–8) является своеобразным видом. Хотя внешне сорго очень напоминает кукурузу, функции $\bar{S}_L(\bar{z})$ их совсем не похожи. Эта культура характеризуется, во-первых, наличием двух максимумов, один из которых находится в нижней части посева и по мере развития его смещается с $\bar{z} = 0.2$ на $\bar{z} = 0.35$, а другой, больший максимум находится на высоте $\bar{z} = 0.75$ –0.9. Отметим, что в начальные фазы развития нижний максимум отсутствует (кривая 5). Второй характерной чертой оказывается то, что из всех изученных нами культур вертикальное распределение площади листьев у сорго ближе всего к равномерному. К сожалению, мы не располагаем данными о характеристиках, описывающих габитус растений сорго и позволяющих объяснить наличие двух максимумов. Можно думать, что главная причина заключается в характере распределения листьев на стебле.

На гибридной брюкке измерения проводились дважды (рис. 2, кривые 6 и 7). В фазе закрытия между-

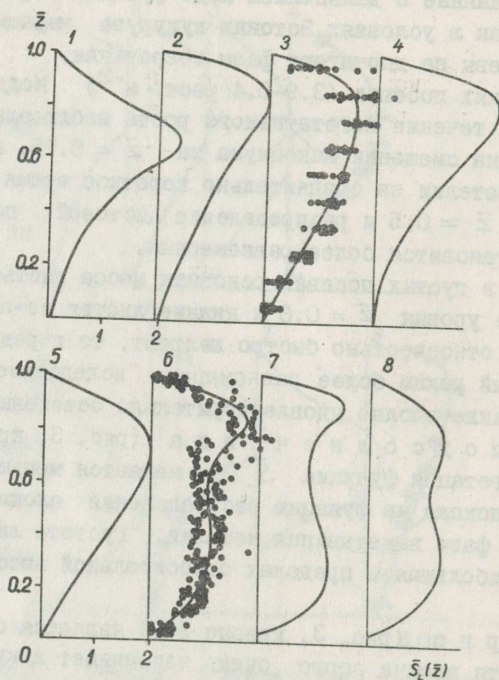


Рис. 3. Средние нормированные функции вертикального распределения площади листьев $\bar{S}_L(\bar{z})$ растений подсолнечника (кривые 1-4) и сорго (кривые 5-8) в Таджикистане, 1965 г.: 1 - 9.06, 16-ый лист; 2 - 27.06, 28-ой лист; 3 - 12.-13.07, образование соцветий; 4 - 14.08, созревание; 5 - 1.-10.07, 10-ый лист; 6 - 15.-16.07, выметывание метелки; 7 - 23.07, выметывание метелки; 8 - 29.-30.07, цветение.

рядий вертикальное распределение площади листьев гибридной брюквы похоже на функцию $\bar{S}_L(\bar{z})$ кукурузы в фазе образования 9-13-ого листа, а с наступлением фазы интенсивного вымирания нижних листьев кривая функции $\bar{S}_L(\bar{z})$ гибридной брюквы почти симметрична по отношению к максимуму $\bar{S}_L(\bar{z} = 0.55)/_{max} = 2.3$, причем нижний конец кривой находится на высоте $\bar{z} = 0.2$.

У хлопчатника (рис. 2, кривая 5) большинство листьев расположено в нижних ярусах (высота максимума $\bar{z} = 0.4$), а у картофеля (рис. 2, кривая 8), наоборот, в верхних слоях (максимум - $\bar{z} = 0.9$).

Представленные здесь результаты показывают, что, несмотря на большое многообразие, можно выявить некоторые закономерности в распределении площади листьев по высоте внутри видов и некоторые различия (или общие черты) между видами. Интересно, что внешне похожие виды (кукуруза и сорго) имеют резко отличающиеся $\bar{S}_L$ -функции, и, наоборот, нормированные функции вертикального распределения площади листьев сильно различающихся по своему габитусу видов (кукуруза, подсолнечник и гибридная брюква) могут почти совпадать.

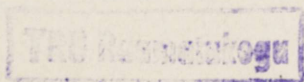
На основе вышеизложенного можно утверждать, что в фиксированный момент времени нормированная функция $\bar{S}_L(\bar{z})$ по сравнению с функцией $S_L(z)$ является более устойчивой величиной, не зависящей от высоты растения h и от суммарной площади листьев S_L .

Кроме того, выяснилось, что между характеристиками h и S_L существует коррелятивная связь (рис. 4), задаваемая регрессионным уравнением

$$S_L = a_1 h - a_0. \quad (5)$$

Значения коэффициентов a_1 и a_0 для некоторых посевов приведены в табл. I. В общем коэффициент a_1 зависит от фенофазы и, вероятно, также от условий выращивания.

Из сказанного следует, что довольно трудоемкое определение S_L можно заменить измерением высот h . Отметим, что величина h не очень стабильная характеристика. Высота наи-



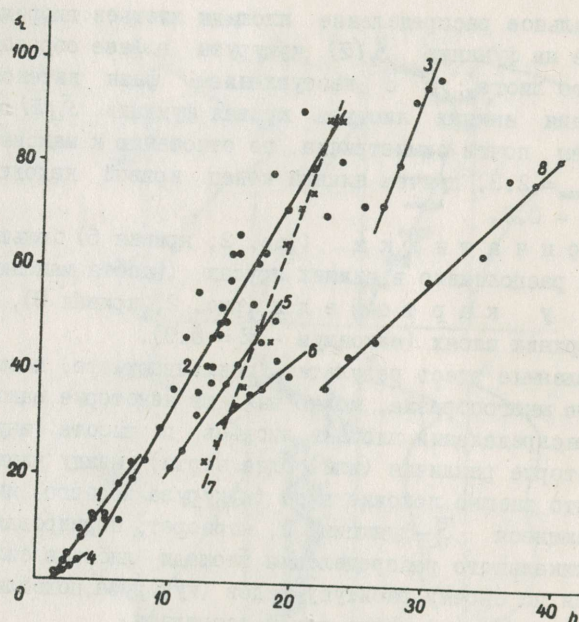


Рис. 4. Зависимость между высотой h (в дм) и суммарной площадью листьев S_L (в дм²) растения: 1 - кукуруза, 6.-II.06.1965, 9-II-ый лист; 2 - кукуруза, 23.06.-13.07.1965, 14-ый лист; 3 - кукуруза, 22.07.1965, цветение метелки (все в Таджикистане); 4 - кукуруза, 28.06.1966, 9-ый лист; 5 - кукуруза, 27.07.-4.08.1966, цветение метелки (обе в Эстонии); 6 - кукуруза, 17.-23.08.1964, молочно-восковая спелость (в Молдавии); 7 - подсолнечник, 12.-13.07.1965, цветение; 8 - сорго, 29.-30.07.1965, цветение (обе в Таджикистане).

Т а б л и ц а I

Коэффициенты регрессионного уравнения (6) для некоторых посевов

Вид	Место	Дата	Фенофаза	a_1	a_0
Кукуруза	М*	28.07-14.08.1964	Цветение початка	2.3	2.5
	М	17.-23.08.1964	Молочная спелость	2.3	-5.0
	Т	6.06.1965	9-ый лист	3.6	4.7
	Т	11.06.1965	10-ый лист	3.6	5.4
	Т	23.06.1965	13-ый лист	5.4	22.6
	Т	10.07.1965	Выметывание метелки	5.7	27.3
	Т	23.07.1965	Цветение початка	7.7	131.0
Подсолнечник	Э	27.07-4.08.1966	13-ый лист	4.1	22.2
	Т	9.06.1965	14-ый лист	1.6	0
	Т	27.06.1965	28-ой лист	5.5	27.5
	Т	12.-13.07.1965	Образование соцветий	7	70
	Т	14.08.1965	Созревание	9	144
Сорго	Т	29.-30.07.1965	Выметывание метелки	2.5	16.2
Картофель	Э	16.08.1966	Цветение	4.1	7.4

* М - Молдавия

Т - Таджикистан

Э - Эстония

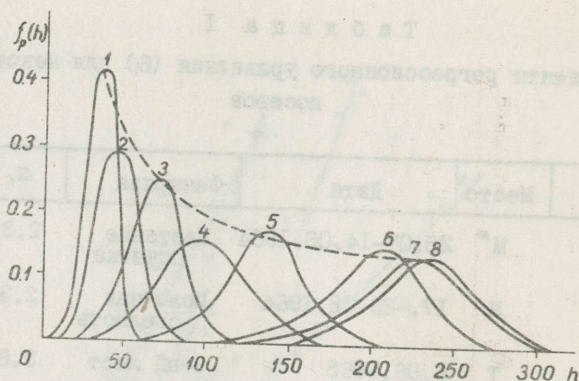


Рис. 5. Динамика функции распределения высот растений $f_p(h)$ в посевах кукурузы в течение вегетации. Таджикистан, 1965 г.: 1 — 4.06, 8-ой лист; 2 — 11.06, 10-ый лист; 3 — 17.06, 12-ый лист; 4 — 25.06, 14-ый лист; 5 — 2.07, выметывание метелки; 6 — 16.07, цветение метелки; 7 — 23.07, цветение початка; 8 — 6.-19.08, молочная и восковая спелость.

высшей точки верхних листьев в естественном положении может за короткое время меняться в довольно широких пределах и определяется точно лишь при безветрии.

Результаты статистического анализа характеристики h представлены в табл. 2 и на рис. 5. Исходный материал накоплен из генеральной совокупности посева путем случайной выборки. Фактические объемы выборок N_B состояли из 148-200 растений и за исключением 25-го июня отвечали требованиям объема достаточно большой выборки N_B^* , обеспечивающего желаемую точность измерений (в данном случае относительная погрешность $\varepsilon = 0.05$ с вероятностью $P = 0.99$). Как видно из табл. 2, коэффициент вариации v в течение рассматриваемого периода (от фазы появления 7-го

Т а б л и ц а 2

Изменение некоторых статистик высоты h посева кукурузы в течение вегетации.

Таджикистан, 1965 г.

Дата	$\bar{h}$	σ_h	N_B	A_α	A	E_α	E	ν	N_B^*	$\pm$	Фенофаза
31.05	24.4	6.4	200	0.37	0.03	0.64	0.18	0.26	180	+	7-ой лист
4.06	33.6	8.7	200	0.37	0.07	0.64	-0.51	0.26	180	+	8-ой лист
11.06	44.8	12.0	200	0.37	0.19	0.64	0.10	0.27	194	+	10-ый лист
17.06	66.9	16.5	200	0.37	0.02	0.64	-0.07	0.25	166	+	12-ый лист
25.06	96.4	26.9	200	0.37	0.24	0.64	-0.23	0.28	208	+	14-ый лист
2.07	134.7	24.8	200	0.37	-0.15	0.64	0.52	0.18	87	+	Выметывание метелки
16.07	198.8	33.2	150	0.39	-0.71	0.72	0.58	0.17	77	-	Цветение метелки
23.07	224.7	36.3	151	0.39	-0.36	0.72	0.41	0.16	68	+	Цветение початка
30.07	231.6	35.2	150	0.39	-0.76	0.72	0.44	0.15	60	-	Молочная спелость
6.08	232.4	33.4	148	0.40	-0.17	0.72	2.07	0.14	53	-	Молочная спелость
13.08	225.0	39.7	150	0.39	-0.35	0.72	2.37	0.18	87	-	Восковая спелость
19.08	237.2	27.0	150	0.39	-0.38	0.72	-0.08	0.11	33	+	Восковая спелость

листа до восковой спелости) уменьшается в два раза, что указывает на значительное увеличение однородности посева. Это означает, что если в начале указанного периода наблюдений выборка должна была состоять из 200 растений, то в конце вегетации она могла быть в 50-60 растений.

Соответствие полученного эмпирического распределения высот h нормальному проверялось по коэффициентам асимметрии A и эксцесса E . Распределение считается нормальным, если выполняется условие

$$A = E = 0. \quad (6)$$

Но выборка всегда несколько отличается от генеральной совокупности. Таким образом, хотя в генеральной совокупности распределение нормальное и выполнено условие (6), эмпирическое распределение может иметь отличные от нуля коэффициенты асимметрии и эксцесса. За критерий нормальности выборочной совокупности следует принимать [5]

$$\left. \begin{aligned} A &< A_{\alpha}(N_B) = S_A(N_B) u_{\alpha} \\ E &< E_{\alpha}(N_B) = S_E(N_B) u_{\alpha} \end{aligned} \right\}, \quad (7)$$

где S_A — стандартное отклонение коэффициента асимметрии выборочной совокупности, оценивающее соответствующую величину генеральной совокупности, S_E — то же для коэффициента эксцесса, u_{α} — граничное значение доверительного интервала при уровне значимости α . Из (7) следует, что критические значения коэффициентов A_{α} и E_{α} зависят только от объема выборки N_B . Сравнение коэффициентов A и E фактических выборок с их критическими значениями A_{α} и E_{α} показывает, что в большинстве случаев условие (7) удовлетворяется (знак "+" в предпоследней графе) и только в единичных случаях одно из неравенств не выполняется (знак "-").

На основе табл. 2 можно утверждать, что характеристика h удовлетворительно подчиняется закону нормального распределения. Это значит, что функцию распределения высот h можно представить в виде

$$f_p(h) = \frac{1}{\sigma_h \sqrt{2\pi}} \exp \left[-\frac{(h-\bar{h})^2}{2\sigma_h^2} \right]. \quad (8)$$

Верхнюю границу листы посева z_0 необходимо также рассматривать как статистическую величину, выражающуюся через среднюю высоту $\bar{h}$ с точностью 95.5% таким образом:

$$z_0 = \bar{h} + 2\sigma_h. \quad (9)$$

Возникает вопрос, как связать вертикальное распределение листовой поверхности РП $u_L(z)$ с вертикальным распределением листовой поверхности отдельного растения $S_L(z)$?

Если бы удалось определить среднее вертикальное распределение площади листьев в РП $\langle S_L(z) \rangle$, приведенное к одному растению, то

$$u_L(z) = N_p \langle S_L(z) \rangle, \quad (10)$$

где N_p — плотность посева в раст. м⁻².

Одна из возможностей осреднения заключается в использовании выражения (3). Из статистического анализа экспериментальных данных вытекает, что приближенно вид функции $\bar{S}_L(\bar{z})$ не зависит от величин h и z_L . В таком случае осреднение можно провести отдельно по h и z_L , но при осреднении $S_L(z)$ по (3) следует учитывать, что $\bar{z} = z/h$. Так как h и z_L связаны между собой соотношением (5), то осреднение z_L/h сводится к осреднению по h .

Учитывая вышеизложенное, получим вместо (10)

$$\begin{aligned} u_L(z) &= N_p \int_0^{z_0} \frac{z_L}{h} \bar{S}_L(\bar{z}) f_p(h) dh = \\ &= N_p \int_{\bar{h}+2\sigma_h}^{\bar{h}+2\sigma_h} \left(a_1 - \frac{a_0}{h} \right) \bar{S}_L\left(\frac{z}{h}\right) f_p(h) dh, \end{aligned} \quad (11)$$

где $f_p(h)$ задается формулой (8).

Выражение (II) является окончательным результатом и позволяет рассчитывать функцию $u_L(z)$ РП, если из эксперимента определены следующие величины:

- а) средняя нормированная функция $\bar{S}_L(\bar{z})$;
- б) функция распределения высот растений $f_p(h)$;
- в) регрессионное уравнение, связывающее суммарную площадь листьев растения s_L с ее высотой h .

Величины $f_p(h)$ и s_L определяются сравнительно просто и при этом растения не срезаются. Определение $\bar{S}_L(\bar{z})$ довольно трудоемкое и связано с уничтожением растений. Точность предложенного метода зависит, прежде всего, от надежности осреднения функции $\bar{S}_L(\bar{z})$, и в среднем $u_L(z)$ определяется с ошибкой 10%.

Поступила в редакцию
27 мая 1969 г.

Литература

1. S a e k i T., K u r o i w a S. On the establishment of the vertical distribution of photosynthetic system in a plant community. "Bot. Mag., Tokyo", 1959, 72, No. 848, 27-35.
2. W a r r e n W i l s o n J. Analysis of the spatial distribution of foliage by two-dimensional point quadrats. "New Phytologist", 1959, 58, 92-101.
3. W a r r e n W i l s o n J. Estimation of foliage denseness and foliage angle by inclined point quadrats. "Austr. J. Bot.", 1963, 11, No. 1, 95-105.
4. U d a g a w a T., U c h i j i m a Z., H o r i e T., K o b a y a s h i K. Canopy structure of corn plant. In: "Photosynthesis and utilization of solar energy. Level III experiments." Tokyo, 1968, 20-24.
5. У р б а х В.Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М., изд. АН СССР, 1963.

Vertical Distribution of Leaf Area in Crop Stands

J. Ross and V. Ross

The vertical distribution of the leaf area in crop stands can be calculated in an indirect way (Eq. 11) if the mean leaf area vertical distribution for a single plant, the distribution function of plant height in crop stands and the regression equation between plant height and total plant leaf area (Eq. 5) are known.

The following symbols are used:

$u_L(z)$ - foliage density in $\text{dm}^2 \cdot \text{dm}^{-3}$; L_0 - the leaf area index in $\text{dm}^2 \cdot \text{dm}^{-2}$; $S_L(z)$ - the leaf area vertical distribution of a single plant in $\text{dm}^2 \cdot \text{dm}^{-1} \cdot \text{plant}^{-1}$; $\bar{S}_L(\bar{z})$ - the function of the leaf area vertical distribution of a single plant standardized according to Eq. (4); $\langle S_L(z) \rangle$ - the mean leaf area vertical distribution in crops computed per single plant in $\text{dm}^2 \cdot \text{dm}^{-1} \cdot \text{plant}^{-1}$; s_L - the total leaf area of a single plant in dm^2 ; $f_p(h)$ - the distribution function of the maximum height of leaves h of plants in the natural position in crops; N_p - crop density in $\text{plant} \cdot \text{dm}^{-2}$.

It may be concluded from the experimental data that at a particular moment of time the standardized leaf area vertical distribution function $\bar{S}_L(\bar{z})$ has a comparatively constant form, not depending on the quantities s_L and h (Figs. 1-3). At the same time, there is a linear regression between s_L and h (Fig. 4). The regression coefficients are given in Table 1. The results of a statistical analysis (Table 2) indicate that the height h as a random variable is in a first approximation subject to the normal distribution and therefore its distribution function may be given in the form of Eq. (8).

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРИЕНТАЦИЯ ЛИСТЬЕВ В ПОСЕВАХ

Ю. Росс, В. Росс

Приводятся экспериментальные данные о пространственной ориентации листьев по углу наклона и азимуту в некоторых сельскохозяйственных посевах. Вводится новое понятие "индекс угла наклона листовой поверхности" χ_L для классификации кривых функции распределения $g_L(\varphi_L)$. Предлагается новая методика определения эффективной проекции листовой поверхности $G_L(h_e)$ в направлении Солнца при помощи индекса χ_L .

Изучение радиационного режима растительного покрова требует знания не только пространственного распределения листовой поверхности, но и ее ориентации. Последняя характеризуется направлением нормали $\vec{r}_L$ к верхней стороне листа, причем $\vec{r}_L$ задается двумя координатами: углом наклона нормали φ_L , отсчитываемым от оси z , изменяющимся от 0 до $\pi/2$, углом азимута φ_L , который отсчитывается от направления на север по часовой стрелке в пределах $0 \div 2\pi$. На произвольной высоте z распределение нормалей задается функцией $g_L(z, \vec{r}_L)/2\pi$ работы [I] с условием нормирования

$$\frac{1}{2\pi} \int_{2\pi} g_L(z, \vec{r}_L) d\Omega_L = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} d\varphi_L \int_0^{\pi/2} g_L(z, \varphi_L, \varphi_L) \sin \varphi_L d\varphi_L = 1, \quad (I)$$

где $d\Omega_L = \sin \varphi_L d\varphi_L d\varphi_L$ — элементарный телесный угол вокруг произвольного направления $\vec{r}_L$. Функция g_L указывает, какая доля суммарной площади листьев в единице объема на высоте z ориентирована в единичный телесный угол в направле-

нии $\tilde{r}_L$. Если величины ϑ_L и φ_L независимы, то

$$g_L(z, \vartheta_L, \varphi_L) = g'_L(z, \vartheta_L) g''_L(z, \varphi_L). \quad (2)$$

В дальнейшем вместо $g'_L(z, \vartheta_L)$ будем пользоваться функцией

$$g_L^*(z, \vartheta_L) = g'_L(z, \vartheta_L) \sin \vartheta_L \quad (3)$$

с условием нормирования

$$\int_0^{\pi/2} g_L^*(z, \vartheta_L) d\vartheta_L = 1,$$

причем $g_L^* d\vartheta_L$ указывает, какая доля суммарной площади листьев имеет угол наклона в промежутке ϑ_L и $\vartheta_L + d\vartheta_L$.

Хотя для листьев предположение независимости величин ϑ_L и φ_L точно не реализуется, можно в первом приближении пренебречь этой зависимостью и изучить отдельно функции распределения нормалей по углу наклона и азимуту [2].

Работы по ориентации площади листьев немногочисленны и проведены в основном за последнее десятилетие. В большинстве своем они ограничиваются исследованием распределения углов наклона $g_L(\vartheta_L)$ или определением среднего значения $\bar{\vartheta}_L$ [3-8]. Работы по всестороннему изучению функции $g_L(z, \tilde{r}_L)/2\pi$ фактически отсутствуют.

В Институте физики и астрономии АН Эстонской ССР работы по изучению ориентации листьев в посевах различных сельскохозяйственных культур были начаты в 1962 г. Целью этих работ ставилось выяснение закономерностей распределения площади листьев по углу наклона и азимуту, характер их изменения с высотой и в течение вегетации. Исследуемыми культурами были кукуруза, подсолнечник, сорго, хлопчатник, гибридная брюква, конские бобы и картофель, причем основное внимание уделялось кукурузе и подсолнечнику. Ориентация площади листьев определялась при помощи приспособления Лайска [9] одновременно по ϑ_L и φ_L на базе отдельных растений, которые в случае необходимости делились на слои по высоте. Растения выбирались случайно, чтобы наряду со средними значениями для отдельного

растения и посева получить и изменчивости между растениями. Первые результаты опубликованы в работе [2] и в настоящей работе представлены в виде сводных данных.

Приступим к изложению фактического материала.

К у к у р у з а. По кукурузе имеется наибольший фактический материал, накопленный на посевах разной густоты, для отдельных сортов, выращенных в различных климатических условиях.

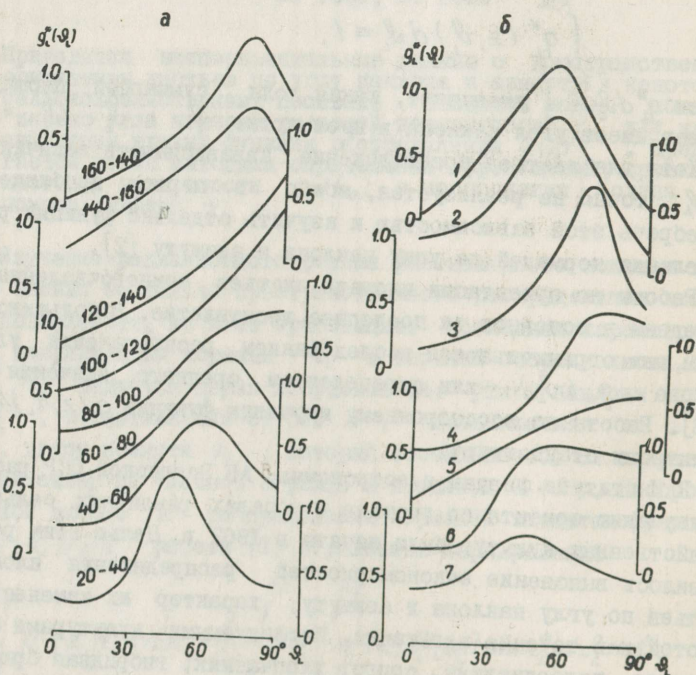
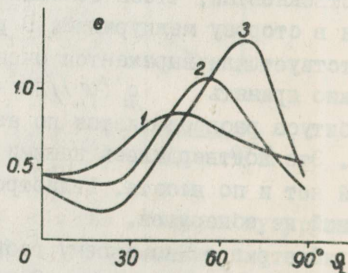
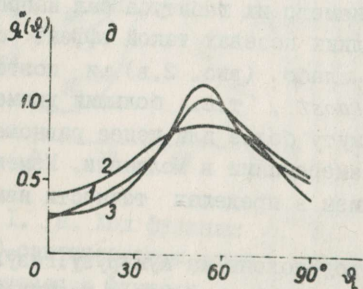
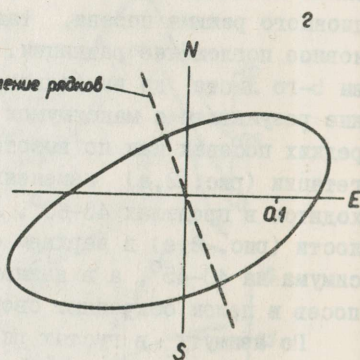
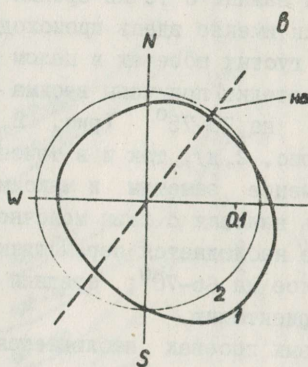
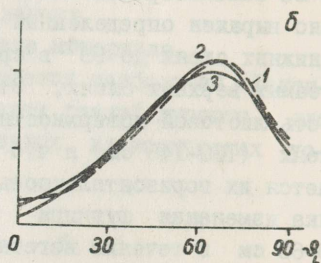
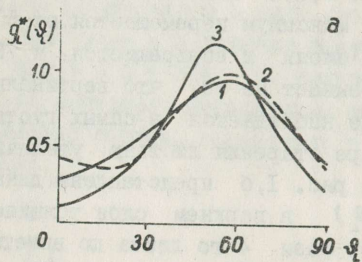


Рис. I. а. Ход функции $g_l^*(\varphi_l)$ в густом посеве кукурузы по 20-сантиметровым слоям. Фенофаза — выметывание метелки; б. Изменение функции $g_l^*(\varphi_l)$ в верхнем слое толщиной 50-60 см густого посева кукурузы в течение вегетации: 1 — 4 л., 2 — 5 л., 3 — 7 л., 4 — 9 л., 5 — 10 л., 6 — 12 л., 7 — редкий посев (Молдавия), молочная спелость.

Детальное исследование вертикального изменения функции $g_L^*(z, \chi_L)$ проведено в Эстонии для густого посева кукурузы по 20-сантиметровым слоям (рис. 1, а). Как видно, по высоте явно выражен определенный ход. Максимум перемещается от 50° в нижних слоях до 90° в средних слоях и возвращается к 75° в самых верхних слоях. Это указывает на то, что вертикальность листовой поверхности чаще наблюдается в самых густых слоях (100–140 см) и что по мере старения листьев увеличивается их горизонтальность. На рис. 1, б представлена динамика изменения функции $g_L^*(\chi_L)$ в верхнем слое толщиной 50–60 см в течение вегетации от фазы 4-го листа до выметывания метелки. Этот слой самый важный с точки зрения радиационного режима посева, так как именно здесь происходит основное поглощение радиации. В густых посевах в целом от фазы 5-го листа до выметывания метелки получены весьма сходные результаты с максимумом χ_L на 70 – 75° (рис. 2, б). В редких посевах как по высоте (рис. 2, д), так и в течение вегетации (рис. 2, а) изменения менее заметны и максимум находится в пределах 45 – 60° . Лишь начиная с фазы молочной спелости (рис. 2, е) в верхнем слое наблюдается перемещение максимума на 40 – 45° , а в нижнем слое на 65 – 70° ; средний слой и посев в целом сохраняют свою ориентацию.

По азимуту в густых рядковых посевах наблюдается явная вытянутость функции $g_L''(\varphi_L)/2\pi$ в направлении междурядий (рис. 2, г). Это означает, что растения ориентированы преимущественно так, чтобы больший диаметр их габитуса был направлен в сторону междурядий. В редких посевах такой эффект отсутствует или выражается очень слабо (рис. 2, в) и поэтому можно принять $g_L''(\varphi_L)/2\pi \approx \text{const}$, т.е. больший диаметр габитуса распределяется по азимуту более или менее равномерно. Это подтвердилось нашими измерениями в Молдавии. Изменений нет и по высоте. Гелиотропизм в пределах точности измерений не обнаружен.

С о р г о по своему габитусу похоже на кукурузу. Результаты по ориентации (рис. 3) почти такие же, как у редких посевов кукурузы. В азимутальной зависимости наблюдается небольшая вытянутость в направлении междурядий. По визуальным



наблюдениям можно предположить наличие гелиотропизма у сорго, но нашими измерениями это не подтвердилось. Причиной может быть то, что применяемое приспособление не позволяет с требуемой точностью провести измерения для сильно гофрированных листьев, наблюдаемых у сорго.

К а р т о ф е л ь имеет преимущественно горизонтальные листья (рис. 3, в). Роль вертикальных листьев мала. Максимум функции $g_L^*(\varphi_L)$ находится в промежутке $35-40^\circ$. Азимутальная зависимость не исследовалась.

Г и б р и д н а я б р ю к в а. По мере развития максимум угла наклона перемещается от 40° в фазе утолщения подсемядольного колена до 55° в фазе закрытия междурядий и доля вертикальных листьев увеличивается (рис. 4, а). По азимуту наблюдается вытянутость в направлении междурядий (рис. 4, в).

К о н с к и е б о б н. Измерения проводились только в фазе цветения. Существует заметное различие между кривыми функции $g_L^*(\varphi_L)$, полученными до полудня (высота Солнца $h_\odot = 38^\circ$) и вечером ($h_\odot = 15^\circ$) (рис. 4, б). Некоторая вытянутость функции $g_L''(\varphi_L)/2\pi$ намечается в сторону Солнца. Это может быть обусловлено гелиотропизмом.

П о д с о л н е ч н и к оказался самым интересным видом в отношении ориентации листьев и поэтому остановимся на нем

Рис. 2. Ориентация листовой поверхности в посевах кукурузы:
а. Функция $g_L^*(\varphi_L)$ редких посевов: 1 - 9-й лист (Таджикистан), 2 - выметывание метелки, 3 - молочная спелость (обе в Молдавии);

б. То же густых посевов: 1 - 5-й лист, 2 - цветение початка, 3 - цветение метелки (все в Эстонии);

в. Функция $g_L''(\varphi_L)/2\pi$ редкого посева (1) и равномерное распределение (2);

г. То же густого посева;

д. Функция $g_L^*(\varphi_L)$ редкого посева по отдельным слоям (Молдавия, выметывание метелки): 1 - верхний, 2 - средний, 3 - нижний слой;

е. То же в фазе молочной спелости.

несколько подробнее. Широко распространено мнение о том, что корзинки подсолнечника следят за движением Солнца. Однако инструментальные наблюдения не вполне подтверждают это.

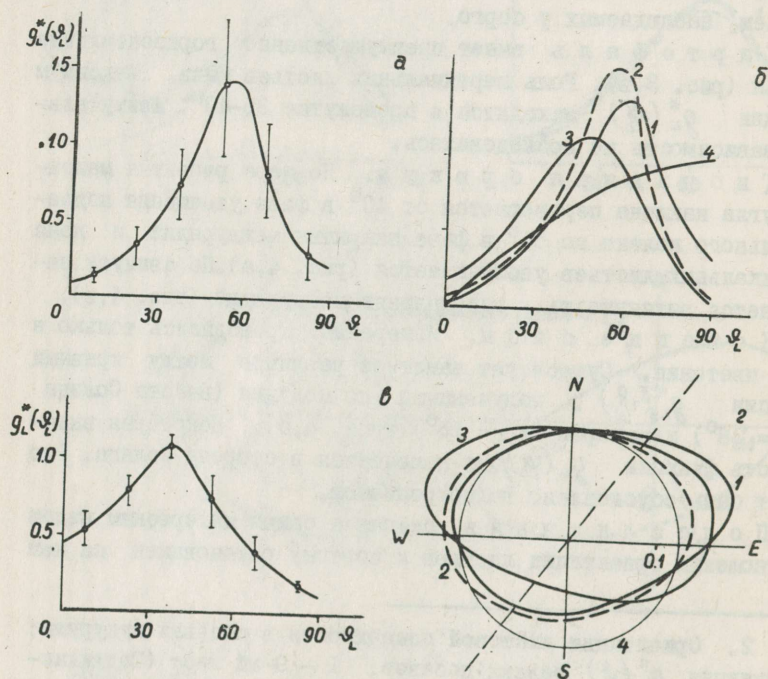


Рис. 3. Ориентация листовой поверхности в посевах сорго и картофеля:

а. Функция $g_L^*(\varphi_L)$ посева сорго, выметывание метелки, (Таджикистан). Вертикальными штрихами здесь и в дальнейшем даны стандартные отклонения;

б. То же по отдельным слоям: 1 - нижний, 2 - средний, 3 - верхний слой, 4 - равномерное распределение;

в. Функция $g_L^*(\varphi_L)$ посева картофеля (Эстония), цветение;

г. Функция $g_L^*(\varphi_L)/2\pi$ посева сорго по слоям (обозначения см. б.).

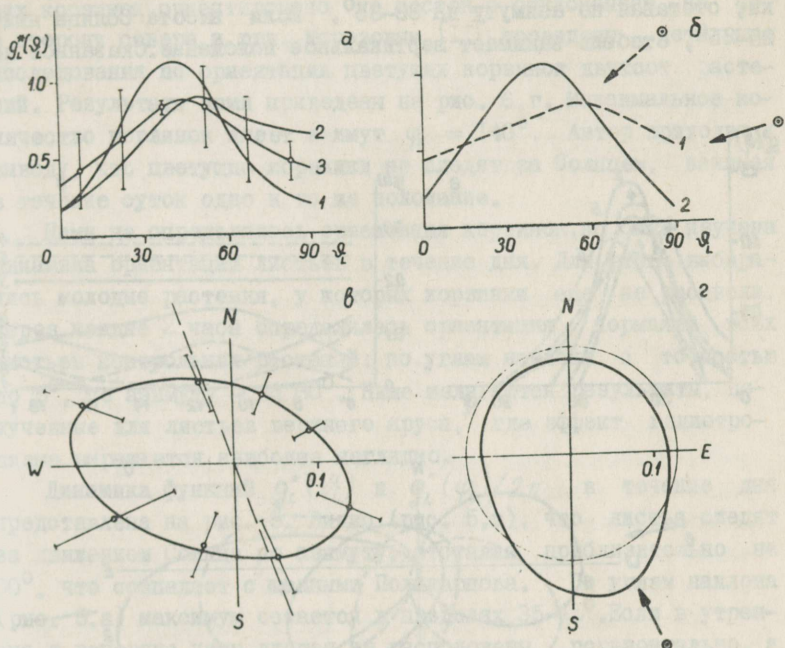


Рис. 4. Ориентация листовой поверхности в посевах гибридной брjквы и конских бобов (Эстония):

а. Функция $g_L^*(\varphi_L)$ посева гибридной брjквы: 1 - утолщение подсемядольного колена, 2 - закрытие междурядий, 3 - пожелтение нижних листьев;

б. Функция $g_L^*(\varphi_L)$ посева конских бобов при разных высотах Солнца: 1 - утром, $h_\odot = 38^\circ$, 2 - вечером, $h_\odot = 15^\circ$. Фаза-цветение-созревание;

в. Функция $g_L^*(\varphi_L)/2\pi$ посева гибридной брjквы, утолщение подсемядольного колена;

г. Функция $g_L^*(\varphi_L)/2\pi$ посева конских бобов, цветение-созревание. Время - II часов.

По данным работы [10] за Солнцем следует верхний конец стебля в период от появления всходов до начала цветения корзинок, отставая по азимуту на $30-35^\circ$. Если высота Солнца ниже $20-25^\circ$, стебель занимает вертикальное положение. Сказанное не

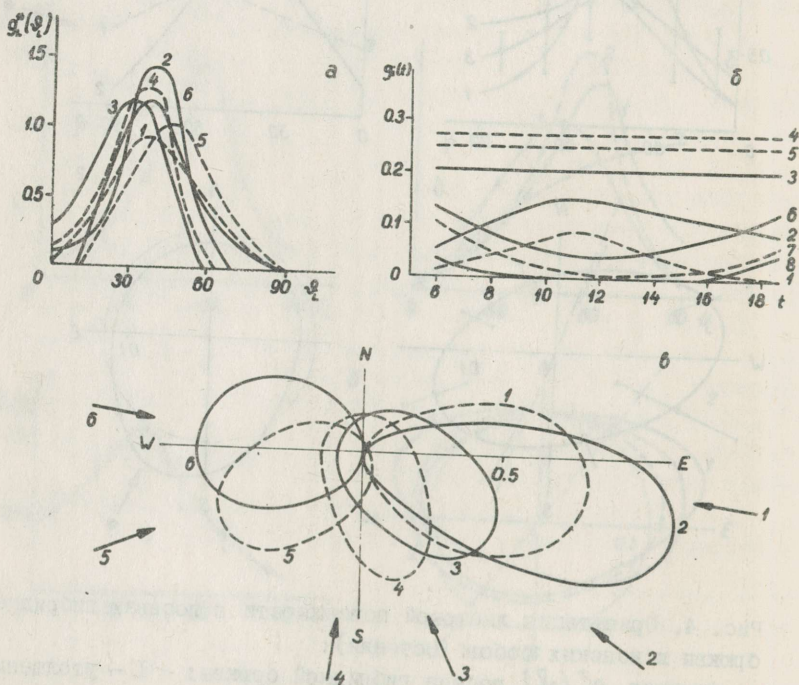


Рис. 5. Динамика ориентации листовой поверхности подсолнечника в течение дня (Таджикистан):

а. и в. По углам наклона и азимуту соответственно. Цифрами обозначено время: 1 - 6.30, 2 - 8.30, 3 - 10.30, 4 - 12.30, 5 - 16.30, 6 - 18.30;

б. Доля листовой поверхности, ориентированной под разными углами наклона: 1 - $0-10^\circ$, 2 - $10-20^\circ$, 3 - $20-30^\circ$, 4 - $30-40^\circ$, 5 - $40-50^\circ$, 6 - $50-60^\circ$, 7 - $60-70^\circ$, 8 - $70-90^\circ$.

подтверждается, если растение имеет несколько корзинок. Подавляющее большинство расцветающих, цветущих и отцветающих корзинок ориентировано на восток с отклонением на 45° в сторону севера и юга. Морозовым [II] проведены детальные исследования по ориентации цветущих корзинок двухсот растений. Результаты нами приведены на рис. 6, г. Максимальное количество корзинок имеет азимут $\varphi_k = 140^\circ$. Автор приходит к выводу, что цветущие корзинки не следят за Солнцем, занимая в течение суток одно и то же положение.

Нами не определялась ориентация корзинок, но была изучена динамика ориентации листьев в течение дня. Для этого выбирались молодые растения, у которых корзинки еще не расцвели. Через каждые 2 часа определялась ориентация нормалей всех листьев контрольных растений: по углам наклона с точностью до 5° , по азимуту — до 30° . Ниже излагаются результаты, полученные для листьев верхнего яруса, где эффект гелиотропизма выражается наиболее наглядно.

Динамика функций $g_L^*(\psi_L)$ и $g_L^*(\varphi_L)/2\pi$ в течение дня представлена на рис. 5. Видно (рис. 5, в), что листья следят за движением Солнца по азимуту, отставая приблизительно на 30° , что совпадает с данными Поликарпова. По углам наклона (рис. 5, а) максимум остается в пределах $35-45^\circ$. Если в утренние и вечерние часы листья не расположены горизонтально, а большинство из них имеет ориентацию близкую к вертикальной, то в середине дня, наоборот, доля горизонтально ориентированных листьев значительна, а расположенных вертикально не встречается. Сказанное хорошо иллюстрирует рис. 5, б, где показана динамика относительного веса доли листьев, имеющих определенный угол наклона. Следует отметить, что из-за ограниченного объема исходного материала имеет место большое рассеяние и поэтому представленные кривые приходится рассматривать как ориентировочные.

При гелиотропизме листья ориентированы определенным образом по отношению к прямым лучам Солнца. Если аналогично g_L -функции определить новую функцию $q_L(\xi_L)$, где ξ_L — угол между листовой нормалью и направлением Солнца $\vec{r}_0$, то можно предположить, что ввиду гелиотропизма $q_L(\xi_L) \approx \text{const}$ в те-

чение дня. Угол наклона ξ_L вычисляется по данным эксперимента как

$$\xi_L = \arccos \widehat{\vec{n}_0 \vec{n}_L}, \quad (4)$$

где

$$\cos \widehat{\vec{n}_0 \vec{n}_L} = \cos \vartheta_0 \cos \vartheta_L + \sin \vartheta_0 \sin \vartheta_L \cos(\varphi_0 - \varphi_L). \quad (5)$$

Из рис. 6, а видно, что функции $q_L(\xi_L)$ характерна определенная динамика в течение дня. Кроме утренних и вечерних часов максимум функции находится около $\xi_L = 30^\circ$. Существует тесная связь между $\xi_{L \max}$ и высотой Солнца h_0 (рис. 6, в). При $h_0 > 25-30^\circ$ почти во всех наблюдавшихся случаях $\xi_{L \max}$ остается в пределах $25-35^\circ$, а со снижением Солнца ниже 25° быстро перемещается в сторону больших значений ξ_L . Как распределяются доли листовой поверхности, ориентированные под различными углами ξ_L , в течение дня (t — местное время), показывает рис. 6, б. Отсюда также видно, что ход ориентации в отдельных интервалах по отношению к середине дня не симметричен.

Из сказанного вытекает, что листья верхнего яруса подсолнечника активно следят за движением Солнца с фазовым сдвигом примерно в 30° , если $h_0 > 25^\circ$. По мере снижения Солнца ниже 25° листья все больше принимают свое нормальное положение. У листьев среднего яруса гелиотропизм выражен меньше, а в нижнем ярусе совсем отсутствует. По данным Шимана [12] гелиотропизм листьев выражен также у листьев клена явора.

В работе [13] отмечено, что аморфа, глициния и белая акация ориентируют свои листья в соответствии с интенсивностью и спектральным составом падающей радиации. По данным [13] разность между зенитным расстоянием Солнца и зенитным углом вектора суммарной радиации увеличивается с уменьшением высоты Солнца h_0 и зависит от альбедо подстилающей поверхности и длины волны. На основании сказанного можно объяснить рис. 6, в, если правильно предположение, что листья подсолнечника ориентируются определенным образом по отношению к вектору интен-

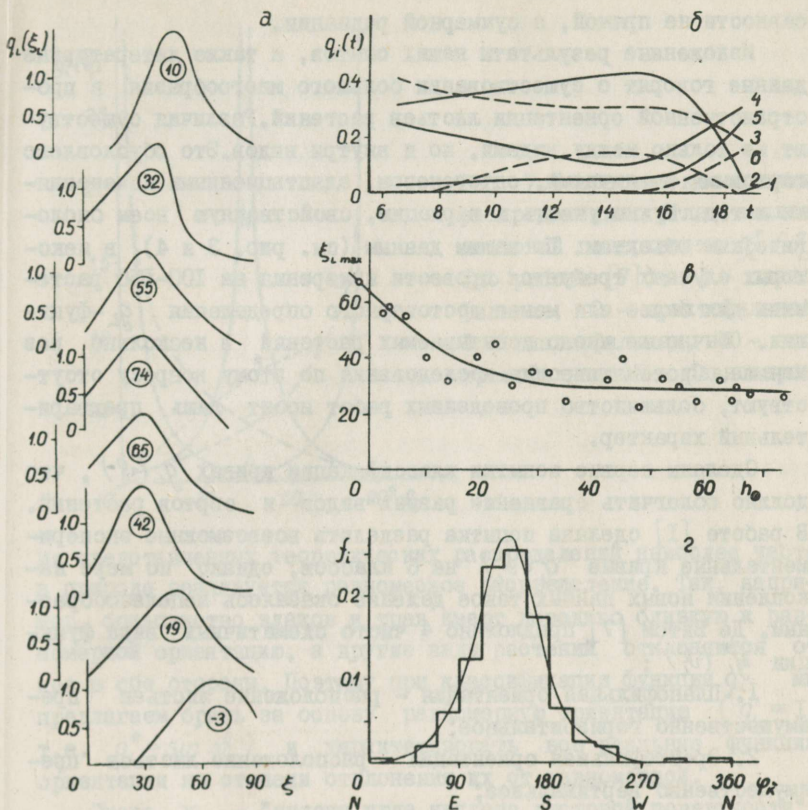


Рис. 6. а. Динамика функции $q_L(\xi_L)$ в течение дня. Цифры в кругах обозначают высоту Солнца h_θ ;
 б. Доля листовой поверхности, ориентированной под разными углами по отношению прямых лучей Солнца: 1 - 0-15°, 2 - 15-30°, 3 - 30-45°, 4 - 45-60°, 5 - 60-75°, 6 - 75-90°;
 в. Зависимость угла ξ_{Lmax} от высоты Солнца;
 г. Азимутальная ориентация корзинок подсолнечника (по данным работы [II]).

сивности не прямой, а суммарной радиации.

Изложенные результаты наших опытов, а также литературные данные говорят о существовании большого многообразия в пространственной ориентации листьев растений. Различия существуют не только между видами, но и внутри видов. Это обусловлено сортовыми различиями, онтогенезом, адаптационными изменениями и т.д. Нужно учесть и вариацию, свойственную всем биологическим объектам. По нашим данным (см. рис. 3 и 4) в некоторых случаях требуется провести измерения на 100–150 растениях для более или менее достоверного определения g_L -функции. Обычно же число испытываемых растений в несколько раз меньше. Систематические исследования по этому вопросу отсутствуют, большинство проведенных работ носит лишь предварительный характер.

Сделаны первые попытки классификации кривых $g_L(\varphi_L)$, что должно облегчить сравнение разных видов и сортов растений. В работе [1] сделана попытка разделить всевозможные экспериментальные кривые $g_L(\varphi_L)$ на 6 классов, однако по мере накопления новых данных такое деление оказалось нецелесообразным. Де Витом [7] предложено 4 чисто схематичных вида функции $g_L^*(\varphi_L)$:

1. Платифильная ориентация – расположение листьев преимущественно горизонтальное;
2. Эректофильная ориентация – расположение листьев преимущественно вертикальное;
3. Плагифильная ориентация – наклонное расположение листьев преимущественно под углом 45° ;
4. Экстремофильная ориентация – двухвершинная кривая распределения углов наклона с максимумами при 0 и 90° . Кривые этих ориентаций представлены на рис. 7. Последний тип в действительности не реализуется. Приведенные теоретические распределения можно дополнить еще тремя ориентациями:
5. Равномерная ориентация – под всеми возможными углами наклона ориентировано равное количество листовой поверхности;
6. Вертикальная ориентация – все листья вертикальны;
7. Горизонтальная ориентация – все листья горизонтальны.

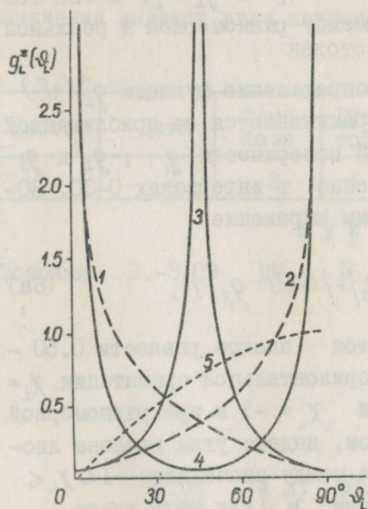


Рис. 7. Теоретические функции распределения угла наклона листовой поверхности $g_L^*(\varphi)$ (по работе [7]): 1 - планофильная, 2 - эректофильная, 3 - плагиофильная, 4 - экстремофильная, 5 - равномерная.

Из представленных теоретических распределений наиболее часто в природе реализуется равномерное распределение. Так, например, большинство злаков и трав имеют довольно близкую к равномерной ориентацию, а другие виды растений отклоняются от нее в обе стороны. Поэтому при классификации функции g_L^* мы предлагаем брать за основу равномерную ориентацию ($g_L' = I$, т.е. $g_L^* = \sin \varphi$) и характеризовать все реальные функции ориентации по степени отклонения их от равномерной.

Пусть χ_L - "индекс угла наклона листовой поверхности", определяемый соотношением

$$\chi_L = \pm \frac{1}{2} \int_0^{\pi/2} |1 - g_L'(\varphi)| \sin \varphi d\varphi = \pm \frac{1}{2} \int_0^{\pi/2} |\sin \varphi - g_L^*(\varphi)| d\varphi, \quad (6)$$

где знак "+" или "-" определяется знаком разности $1 - g_L^*(\pi/2)$. Знак "+" будет, когда реальная ориентация отклоняется от равномерной в сторону горизонтальной, а знак "-" - в сторону вертикальной.

Величина χ_L согласно формуле (6) равна половине пло-

щади, находящейся между кривыми $\sin \varphi_L$ и $g_L^*(\varphi_L)$ и она тем больше, чем больше расхождение между равномерной и реальной ориентацией листьев.

Так как экспериментальное определение функции $g_L^*(\varphi_L)$ довольно трудоемко, то часто ограничиваются ее приближенной оценкой, определяя доли листовой поверхности g_1 , g_2 и g_3 , имеющие углы наклона соответственно в интервалах $0-30$, $30-60$ и $60-90^\circ$. Тогда из (6) получим выражение

$$\chi_L = \pm \frac{1}{2} (|0.13 - g_1| + |0.37 - g_2| + |0.50 - g_3|), \quad (6a)$$

где знак индекса χ_L определяется знаком разности $0.50 - g_3$. Из (6) вытекает, что при горизонтальной ориентации $\chi_L = +1$, при вертикальной ориентации $\chi_L = -1$ и при равномерной ориентации $\chi_L = 0$. Таким образом, индекс угла наклона листовой поверхности χ_L находится между значениями $-1 \leq \chi_L \leq +1$. В таблице приведены значения χ_L для ряда видов.

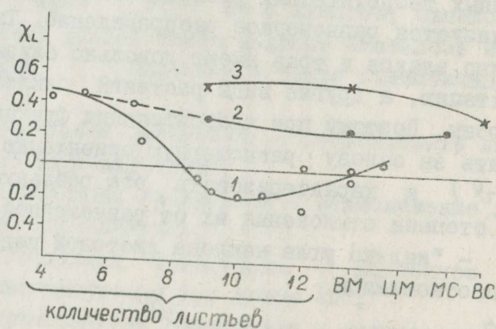


Рис. 8. Ход индекса угла наклона листовой поверхности χ_L в различных посевах кукурузы: 1 — густой посев, 2 — редкий посев, 3 — данные де Вита [7]. ВМ — выметывание метелки, ЦМ — цветение метелки, МС — молочная спелость, ВС — восковая спелость.

Значения индекса угла наклона листовой поверхности χ_L для
некоторых посевов

Место	Дата	Фено- фаза	Гус- тота	L_o	Слой	χ_L	Рабо- та
I	2	3	4	5	6	7	8

К у к у р у з а

Эстония	2.-8.09	ВМ	16.7	8.0	20-40	0.21	[I]
					40-60	0.06	
					60-80	0.02	
					80-100	-0.08	
					100-120	-0.08	
					120-140	-0.09	
					140-160	-0.11	
					160-180	-0.06	
					Посев	-0.03	
	19.06	4 л.	30.5	0.1	Посев	0.21	[I4]
	4.07	5 л.	"	0.3	"	0.23	
	12.07	7 л.	"	0.5	"	0.20	
	25.07	9 л.	"	1.5	"	-0.07	
	3.08	10 л.	"	2.8	"	-0.09	
	13.08	12 л.	"	5.6	"	0.01	

Молдавия	21.07	ВМ	5.4	3.3	0-80	0.14	
					80-160	0.15	
					160	0.14	
					Посев	0.14	
	6.08	ЦП	3.9	1.7	0-60	-0.04	
					60-120	0.15	
					120	0.19	
					Посев	0.13	
	20.08	МС			0-60	-0.07	
					60-120	0.14	
					120	0.19	
					Посев	0.13	

П о д с о л н е ч н и к

Таджи- кистан	24.06	ОК	4.1	1.2	Посев	0.30	
	Вечером	"	"	"	"	0.36	
	25.06						
	Утром	Ц	"	2.7	0-80	0.28	
	28.07				80-160	0.46	
	Утром				160	0.41	
					Посев	0.41	

Продолжение таблицы

I	2	3	4	5	6	7	8
	28.07 Вечером	Ц	4.1	2.7	0-80 80-160 160 Посев	0.33 0.41 0.43 0.41	
			С о р г о				
Таджи- кистан	5.08	ВМ		4.4	0-80 80-160 160 Посев	0.32 0.27 0.13 0.19	
			Г и б р и д н а я б р ю к в а				
Эстония	30.06 9.08	УПК ЭМ	2.8	0.6 4.4	Посев	0.31 0.13	
			К о н с к и е б о б ы				
Эстония	21.08 1.08	Ц "	12.8 24.5	2.5 1.5	Посев "	0.39 0.17	[1]
			К а р т о ф е л ь				
Эстония	2.08	Ц	5.5	1.7	Посев	0.32	
Голландия	17.06	Ц			"	0.43	[7]
Москов- ская обл.	?	?	?	0.5	"	0.27	[3]
			К л е в е р б е л ы й				
Голландия	21.08	Ц	?	?	Посев	0.45	[7]
			Р а п с				
Голландия	12.05	Ц	?	?	Посев	0.38	[7]
			Л ю ц е р н а				
Австралия	7.-12.12	?	?	?	Посев	0.29	[6]
			Я ч м е н ь				
Эстония	1962-66	Весь вегета- ционный период			Посев	0.09	

I	2	3	4	5	6	7	8
---	---	---	---	---	---	---	---

Пшеница

Москов-
ская обл. ? ? -0.02 [3]

Рожь

Голландия 27.04 ? 0.02 }
 12.05 ВТ -0.11 } [7]
 29.05 К 0.07 }

Многолетний райграс

Голландия 6.05 30 дн. -0.27 }
 10.06 10 " -0.19 }
 10.06 30 " 0.15 }
 10.06 50 " 0.45 } [7]
 21.08 10 " 0.23 }
 " 20 " 0.24 }
 " 40 " 0.40 }
 " 60 " 0.38 }

Обозначения: ВМ - выметывание метелки,
 ВТ - выход в трубку,
 ...дн. - число дней с начала вегетации,
 ЗМ - закрытие междурядий,
 К - колошение,
 ...л. - число листьев,
 МС - молочная спелость,
 ОК - образование корзинки,
 УПК - утолщение подсемядольного колена,
 Ц - цветение,
 ЦП - цветение початка.

То, что индекс χ_L может быть применен в качестве простой, но сравнительно эффективной характеристики описания структуры посевов, показывает рис. 8, составленный по нашим и литературным данным для посева кукурузы. Существует явное различие между ориентациями в редких и густых посевах. Если в редких посевах ориентация листьев в течение вегетации сравнительно стабильна и все время преобладают горизонтальные листья, то для густых посевов характерно преобладание горизонтальных листьев в начале роста, переход к преобладанию вертикальных листьев в период интенсивного роста и возвращение к горизонтальным листьям начиная с периода выметывания метелки.

С точки зрения моделирования радиационного режима в РП представляет интерес интегральная функция [2]

$$G_L(z, \vec{\tau}) = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} g_L(z, \vec{\tau}_L) / \cos \hat{\vec{\tau} \vec{\tau}_L} d\Omega_L =$$

$$= \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} d\varphi_L \int_0^{\pi/2} g_L(z, \vec{\tau}_L) / \cos \hat{\vec{\tau} \vec{\tau}_L} \sin \varphi_L d\varphi_L, \quad (7)$$

где $\vec{\tau} = (\vartheta, \varphi)$ — некоторое заданное направление, а $\cos \hat{\vec{\tau} \vec{\tau}_L}$ дается формулой (5). Функция G_L входит в модель радиационного режима как характеристика геометрической структуры РП.

G_L -функция дает эффективную проекцию единицы площади листьев в единице объема на высоте z в направлении $\vec{\tau}$. Обычно за это направление берется направление на Солнце $\vec{\tau}_0 = (\vartheta_0, \varphi_0)$, причем зенитное расстояние ϑ_0 заменяется высотой Солнца $h_0 = \pi/2 - \vartheta_0$. Для посевов кукурузы и конских бобов подробный анализ G_L -функции дан в работе [2]. Если азимутальная зависимость ориентации листьев не очень заметна, то в первом приближении (с ошибкой 10–20%) можно пренебречь зависимостью G_L -функции от азимута Солнца φ_0 . Та-

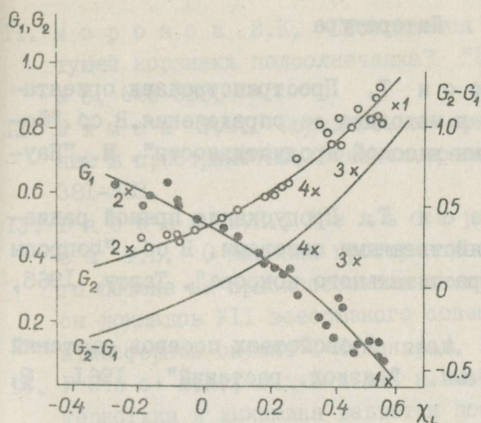


Рис. 9. Зависимость параметров G_1 , G_2 и G_2-G_1 от индекса угла наклона листовой поверхности χ_L . Крестики с цифрами соответствуют теоретическим ориентациям де Вита [7].

ким образом, наиболее существенной является зависимость G_L -функции от высоты Солнца $h_\odot$. Для реальных РП G_L -функция определяется путем громоздких расчетов и задается в табличном или графическом виде. При $h_\odot > 15^\circ$ функцию $G_L(h_\odot)$ можно приближенно аппроксимировать формулой

$$G_L(h_\odot) = G_1 + (G_2 - G_1) \sin h_\odot, \quad (8)$$

где $G_1 = G(0)$ - эффективная проекция площади листьев на вертикальную поверхность, $G_2 = G(\pi/2)$ - то же на горизонтальную поверхность. Оказывается, что существует сравнительно тесная связь между величинами G_1 , G_2 и χ_L (рис. 9). Таким образом, определяя из фитометрических измерений индекс χ_L , найдем по рис. 9 G_1 и G_2 и по формуле (8) уже легко вычислить функцию $G_L(h_\odot)$, характеризующую радиационный режим посева.

Поступила в редакцию
29 января 1969 г.

Литература

1. Росс Ю., Нильсон Т. Пространственная ориентация листьев в посевах и методика ее определения. В сб. "Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности". М., "Наука", 1966, 109-125.
2. Росс Ю., Нильсон Т. Пропускание прямой радиации Солнца сельскохозяйственными посевами. В сб. "Вопросы радиационного режима растительного покрова". Тарту, 1965, 25-64.
3. Ничипорович А.А. О свойствах посевов растений как оптической системы. "Физиол. растений", 1961, 8, вып. 5, 536-546.
4. Warren Wilson J. Analysis of the spatial distribution of foliage by two-dimensional point quadrats. "New Phytologist", 1959, 58, 92-101.
5. Warren Wilson J. Analysis of the distribution of the foliage area in grassland. "The measurement of grassland productivity". Ed. by J.D. Ivins, London, 1959, 51-61.
6. Warren Wilson J. Stand structure and light penetration. I. Analysis by point quadrats. "J. Appl. Ecol.", 1965, 2, No. 2, 383-390.
7. de Wit C.T. Photosynthesis of leaf canopies. "Agric. Res. Rep.", Wageningen, 1965, No. 663, 1-57.
8. Loomis R.S., Williams W.A., Duncan W. G., Devrat A., Nunez F. Quantitative descriptions of foliage display and light absorption in field communities of corn plants. "Crop Sci.", 1968, 8, No. 3, 352-356.
9. Лайск А. Усовершенствованный фотопланиметр и приспособление для определения ориентации листьев. В сб. "Вопросы радиационного режима растительного покрова". Тарту, 1965, 102-113.
10. Поликарпов Г.Г. Поворачивается ли цветущая корзинка подсолнечника за солнцем? "Природа", 1954, № 5, 116-117.

- II. Морозов В.К. Наблюдается ли гелиотропизм у цветущей корзинки подсолнечника? "Ботан. ж.", 1963, 48, № 6, 885-888.
12. Шиман Л.М. Определение ориентации листьев растений в пространстве. "Физиол. растений", 1967, 14, № 2, 381-383.
13. Рябова Е.П., Гельберг М.Г., Фалькова Т.В. О влиянии пространственной структуры лучистого потока на приспособительные движения растений. "Тезисы докладов VII всесоюзного совещания по актинометрии и атмосферной оптике". Ленинград, 1968, 65.
14. Росс Ю.К., Власова М.П. Биометрическая характеристика и динамика развития посева кукурузы. В сб. "Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности". АН СССР, М., "Наука", 1966, 78-95.

Spatial Orientation of Leaves in Crop Stands

J. Ross and V. Ross

The spatial orientation of leaves is determined by the leaf normal distribution function $g_L(z, \vec{\tau}_L)/2\pi$ with a standardizing condition (1). Here $\vec{\tau}_L$ is direction of the leaf normal, ϑ_L - the leaf normal inclination from the vertical direction and φ_L - its azimuth.

Experimental data obtained by a simple device [9] for maize (Figs. 1 and 2), sorghum and potato (Fig. 3), hybrid rape and horse-bean (Fig. 4) and sunflower (Figs. 5 and 6) are presented. The daily dynamics of the orientation of sunflower leaves was studied in detail. For each classification of the experimental orientation curves (3) a "leaf area inclination index" χ_L (6) is proposed, which indicates the deviation of the g_L^* -function from a spherical orientation.

Some data for χ_L are given in the Table. The effective projection of the leaf area $G_L(h_0)$ (Eq. 8) can be expressed with the help of the parameter χ_L if its dependence on $G_1 = G_L(0)$ and $G_2 = G_L(\pi/2)$ (Fig. 9) is known.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОМАССЫ ПОСЕВОВ

В. Росс

Излагаются некоторые вопросы методики определения фитомассы посевов. Это осуществляется на основе так называемых математически средних растений отдельно для надземных и подземных органов. Рассматриваются косвенные методы.

Точное определение фитомассы растений в посевах представляет трудоемкую и довольно сложную задачу. Трудности, с которыми приходится сталкиваться, носят в основном методический характер. Возникает проблема, как и в каком объеме выбирать растения, чтобы на основе ограниченного числа их получить правильное представление о запасах фитомассы и ее распределении между органами в посевах. Кроме того, органы растений делятся на две группы — надземные и подземные, для которых данная проблема решается по-разному. В нашей ранней работе [1] эти вопросы излагались коротко, теперь остановимся на них подробнее.

Известно, что биологическим объектам характерна большая вариация. Это относится и к фитомассе. Поэтому фитомассу i -го органа m_i , а также фитомассу целого растения $M = \sum_i m_i$ можно рассматривать как случайную переменную и накопление исходной информации производить случайной выборкой. Именно так поступали японские ученые в своих исследованиях [2], проведенных в рамках МБП на посевах риса, сои, кукурузы и сахарной свеклы. Коэффициенты вариации сухой фитомассы отдельных органов v_{m_i} изменялись в весьма широких пределах — от 5 до 60%, в большинстве случаев от 15 до 30%. Следовательно,

при 1-процентном уровне значимости (относительная погрешность $\varepsilon = 0.05$) приходится выбирать по 60-240 растений. Это не простая задача. Поэтому обычно стараются выбирать ограниченное число типичных для посева в данный момент времени растений.

Нами применялся так называемый метод математически среднего растения, который состоит в следующем. На основе случайной выборки, объем которой гарантирует достоверность результатов в соответствии с принятыми критериями значимости, определяются средние значения $\bar{x}_j$ всех простых характеристик растения. В число простых характеристик входят такие параметры растения, которые легко измеримы и не требуют сложной аппаратуры или уничтожения растений (высота растения, диаметр стебля, число листьев и др.). Простые характеристики позволяют описать в первом приближении фитометрическое состояние отдельного растения или посева в целом. Растение, все характеристики которого численно равняются $\bar{x}_j$, называется математически средним растением. Такое растение — идеальное — в действительности точно не реализуется. Практически для измерений выбираются растения, возможно близкие к математически среднему. Какие характеристики при этом необходимо учитывать точно и какие менее точно, надо выяснить отдельно в каждом конкретном случае. Относительный вес каждого органа в суммарной фитомассе растения различен и меняется в течение вегетации. В связи с этим меняется и значимость тех или иных характеристик, на основе которых выбирается математически среднее растение.

Например, у кукурузы в начале вегетации практически вся надземная фитомасса сосредоточена в листьях и "ведущими" характеристиками будут число зеленых листьев и высота растения. В середине вегетации на первое место выдвигается стебель. Значит, главное внимание следует обратить на высоту и диаметр стебля. В фазе созревания основная фитомасса сосредотачивается в репродуктивных органах — початках, и к характеристикам добавляется число початков и их параметры.

Предполагаем, что математически среднее растение достаточно хорошо описывает общий запас фитомассы в посеве и ее отно-

сительное распределение по органам. Наше предположение может строго не выполняться по той причине, что математически среднее растение выбирается на основе средних значений линейных характеристик, а фитомасса некоторых органов коррелирует наилучшим образом с характеристиками более высоких порядков. Специальные эксперименты по этому вопросу нами не проводились. Но имеется целый ряд работ, в которых обсуждаются аналогичные вопросы для древесных пород [3-5]. Обстоятельное исследование проведено Баскервилем [3] для пихты бальзамической. Выборка состояла из 101-го дерева. Сравнивались четыре метода, где "среднее дерево" определялось на основе одного из параметров: высоты, диаметра стебля на высоте груди (1.3 м), площади основания и объема кроны. Процентуальные отклонения от прямых измерений для суммарной фитомассы и границы изменения по органам представлены в табл. I. Как видно, лишь четвертый метод дает удовлетворительные результаты. В остальных случаях ошибки весьма большие. Применяемый в лесоводстве метод среднего сопоспелствующего дерева дает сильно завышенные результаты.

Наши эксперименты показали, что даже в тех случаях, когда растения выбираются на основе многих характеристик x_j , вариации в фитомассах некоторых органов от растения к растению могут быть значительными. Характеристики x_j конкретного "среднего" растения все же несколько отличаются от их среднего значения в посеве в целом на величину $\Delta x_j = x_j - \bar{x}_j$. Упомянутую вариацию можно несколько уменьшить сглаживанием, если учесть величину и знак отклонения Δx_j , а также характер связи между x_j и фитомассой данного органа m_i .

У всех выбранных средних растений измеряется сырая фитомасса по органам. Как правило, высушивается не вся фитомасса, а лишь некоторая доля фитомассы каждого органа. Нет никакой необходимости высушивать целое растение, тем более, что при мощных посевах засушивание 10-20 растений может представить технические трудности. При взятии проб для сушки следует учитывать, что коэффициенты содержания сухого вещества меняются как в вертикальном (листья, стебель и др.), так и в горизонтальном направлениях (листья).

Т а б л и ц а I

Сравнение косвенных методов определения
фитомассы пихты бальзамической

М е т о д	Суммарная сухая фитомасса	Пределы изменения по органам
Дерево со средней высотой	-50.2	-45.2 ÷ -64.3
Дерево со средним диаметром ствола (на высоте груди)	-29.8	-24.5 ÷ -44.6
Дерево со средней площадью основания	-12.2	-7.1 ÷ -26.4
Дерево со средним объемом кроны	+ 0.1	+4.3 ÷ -12.8
Среднее согласующее дерево (по классификации Крафта)	+47.8	+42.8 ÷ +58.5

Пробы высушиваются до абсолютно сухого веса в обычных термостатах. Для этого сначала в течение часа они фиксируются при температуре 105°, затем температура снижается до 70°C. Через 30-40 часов сушки несколько проб взвешивается. Обычно такой промежуток времени достаточен для приведения проб до более или менее постоянного веса. После шести часов дополнительной сушки те же пробы взвешиваются вторично, и если разница не превышает 1%, то все пробы вынимаются из термостата, охлаждаются в эксикаторах и взвешиваются окончательно. Если же результаты первого и второго взвешиваний различаются более чем на 1%, то 6-часовой цикл сушки повторяется.

На основе взвешивания сырой m_{it}^* и сухой m_{ic}^* фитомассы пробы и сырой фитомассы m_{it} i -го органа вычисляется его сухая фитомасса

$$m_{ic} = \frac{m_{ic}^* m_{it}}{m_{it}^*} = \gamma_i m_{it}, \quad (I)$$

где $\gamma_i = m_{ic}^* / m_{it}^*$ - коэффициент содержания сухого вещества i -го органа. Фитомасса математически среднего растения выра-

жается как сумма

$$M_k = \frac{1}{N_B} \sum_{i,h} m_{ik}, \quad (2)$$

где индексы суммирования могут иметь значения $i = I, \dots, n$ и $h = I, \dots, N_B$. Здесь n — число органов, N_B — число выбранных растений, $k = t$ или s — индексы сырой и сухой фитомассы. Умножая (2) на густоту посева N_n , получаем фитомассу на единицу площади посева

$$M_{ок} = N_n M_k. \quad (3)$$

Если методы определения фитомассы надземных органов относительно хорошо разработаны, то методика исследования фитомассы подземных органов далека от совершенства. Такая обстановка вполне понятна, если учесть, что изучение корневых систем очень трудоемкая и требующая времени задача, оказывающаяся часто не под силу и поэтому просто не рассматривающаяся. Надежные и систематические количественные данные о росте корней и их связи с надземными органами для разных видов и в разных условиях внешней среды практически отсутствуют. Но корневая система выполняет весьма важную роль в жизнедеятельности растений (их снабжение водой и минеральными веществами, накопление и распределение органического вещества в почве и т.д.). Поэтому вопрос о дальнейшем усовершенствовании методики и накоплении данных, касающихся корневых систем растений, остается пока актуальным.

К настоящему времени предложено около 30 методов или их модификаций по изучению корневых систем растений [6-II]. Все эти методы можно принципиально сгруппировать на качественные и количественные.

Качественные методы дают информацию по морфологии и экологии корневых систем, об особенностях их роста и развития. Корневая система раскапывается в горизонтальном, вертикальном или в обоих направлениях, корни детально описываются, зарисовываются, фотографируются. Как правило, качественные методы очень трудоемки и связаны с затратой материальных средств для построения целых подземных лаборато-

рий [12], поэтому применяются реже, чем количественные.

Количественные методы нашли в практике более широкое применение. Они позволяют определить длину, поверхность, объем и фитомассу корней и дают вполне достоверную картину о пространственном распределении названных величин в почве, если только выполнены требования правильного отбора проб для исследования и соблюдены методические особенности того или иного приема. Количественные методы в свою очередь разделяются на три:

1. Метод выемки образцов по почвенным горизонтам (метод монолитов). Метод предложен Качинским [13]. Из почвы выкапывается столбец, размер ребра которого диктуется исследуемыми растениями и характером их пространственного расположения. Строго правильный на всем протяжении почвенный столбец делится в соответствии с генетическими горизонтами. Метод позволяет вскрывать особенности взаимоотношения корневых систем с почвенной средой и, несмотря на свою трудоемкость, нашел широкое применение [14-16].

2. Метод дробного учета. Метод позволяет в деталях исследовать горизонтальное и вертикальное распределения корней в почве. Применяется в основном к посевам. Тщательно выравненная вертикальная стенка делится в пределах площади питания растений (равна ширине междурядий) вертикальными и горизонтальными линиями на квадратики 10x10 см. В направлении рядков размер пробы берется также на 10 см (получим кубик с объемом 1 дм³) или в несколько раз больше. В первом случае метод называется методом кубиков, во втором - методом брусков [9]. Пробы вынимаются специальным стальным кубиком или совком соответствующих размеров. По сравнению с "монолитным", "дробный" метод менее трудоемок и есть возможность легко брать пробы повторно. Недостатками обоих методов нужно считать то, что их производительность низка и при небольших размерах опытных участков они не применимы.

3. Применение буров разных конструкций. По сравнению с вышеизложенными методами применение буров очень простой и быстрый способ количественного определения корней. Чаще используются бурами, имеющими поперечное сечение круглой формы

[17-20], чем прямоугольной [21-23], хотя известен факт, что круглые буры могут давать преувеличенные до 25% данные [21, 24]. Надо отметить, что применение буров требует очень тщательного выбора мест для взятия проб. Это относится в первую очередь к посевам, где растения располагаются полурегулярно. По литературным данным [15, 18, 24] в посеве кукурузы в междурядьях фитомасса корней в 8-14 раз меньше, чем в рядках.

Сказанное подтверждается нашими данными. На рис. I, а представлено относительное распределение сухой фитомассы корней кукурузы, подсолнечника и конских бобов поперек рядков. Оно задается безразмерной величиной

$$\tilde{m}_{oj}(x) = \frac{m_{oj}(x)}{\bar{m}_{oj}} \quad (4)$$

Здесь $\bar{m}_{oj}$ - средняя поверхностная плотность фитомассы корней для интервала от линии рядка ($x = 0$) до центра междурядья ($x = 30$). Конкретные кривые $\tilde{m}_{oj}(x)$ могут значительно различаться, но во всех рассмотренных нами случаях наблюдается одна общая закономерность - кривые пересекают прямую

$\tilde{m}_{oj}(x) = 1$, соответствующую равномерному распределению, в интервале $x = 10 \div 12$. Этот узкий интервал можно принять за "эффективную точку", позволяющую более точно определить количество фитомассы корней при помощи буров. На рис. I, б показано интегральное распределение фитомассы корней с глубиной. Конкретное распределение зависит от механических свойств почвы, запасов минеральных веществ и влаги в почве, фазы развития растений, густоты посева и т.д. Максимальная глубина проникновения корней и толщина верхнего слоя почвы, содержащего 75% из общей фитомассы корней в период их максимального значения, приведены в табл. 2.

Рассмотренные здесь качественные и количественные методы часто применяются в разных комбинациях, что дает возможность всесторонне провести исследования.

Трудности изучения корневых систем заставляют нас очень тщательно выбирать испытываемые объекты, чтобы на основе нескольких особей получить значительно лучшие результаты, чем

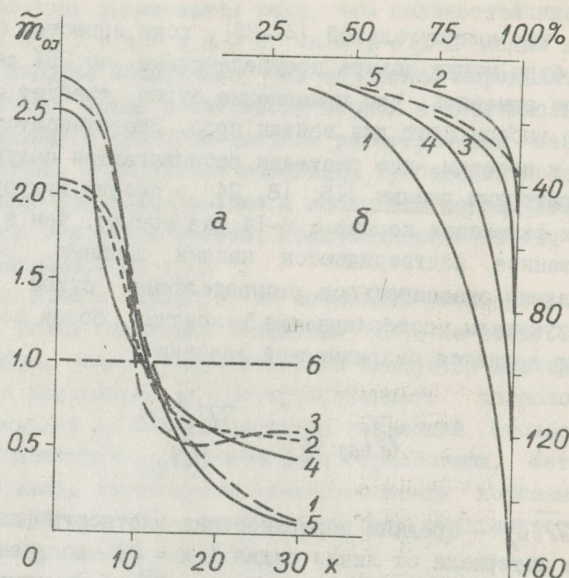


Рис. 1. а. Распределение сухой фитомассы корней поперек рядков в посевах кукурузы, подсолнечника и конских бобов: 1 - кукуруза в фазе 6-го листа, 2 - кукуруза в фазе 9-го листа, 3 - среднее за период выметывание метелки - цветение початка (все в Эстонии), 4 - кукуруза в фазе созревания (США, по работе [18]), 5 - конские бобы (Эстония), 6 - равномерное распределение; б. Интегральное распределение сухой фитомассы корней с глубиной: 1 - кукуруза в Таджикистане, молочная спелость, 2 - кукуруза в Эстонии, цветение метелки, 3 - кукуруза в США (по работе [15]), 4 - подсолнечник в Таджикистане, цветение, 5 - конские бобы в Эстонии, цветение.

Т а б л и ц а 2

Глубина (в см) распределения фитомассы
корней разных посевов

Культура	Место	Глубина	
		0.75 m_j	m_j
Кукуруза	Таджикистан	48	160
Кукуруза	Эстония	12	60
Подсолнечник	Таджикистан	24	120
Конские бобы	Эстония	17	50

при исследовании большого количества случайно выбранных объектов. Решение этой проблемы требует немало предварительной информации и пока основывается в значительной мере на субъективных предположениях исследователей. В основном недостатками методов объясняются большие расхождения в величинах корневой массы одного и того же вида, полученные разными авторами [25]. На редких посевах нами выбирались объектами математически средние растения в предположении, что корневая система таких растений является средней для посева как по фитомассе, так и по пространственному распределению. Размеры монолита определялись шириной междурядий, средним расстоянием между растениями и максимальной глубиной проникновения корней. Разумеется, в монолит входят и корни соседних растений, но можно предполагать, что они в "динамическом равновесии" с корнями исследуемого растения, т.е. сколько корней данного растения распространяется за пределы монолита, столько же корней соседних растений входит в монолит. В густых посевах выбирался типичный для посева отрезок рядка длиной, равной примерно ширине междурядий.

Методика вымывания корней из выкапываемых монолитов или взятых бурами проб подробно изложена в монографии Тарановской [7]. При этом целесообразно пользоваться дешевыми и более практичными капроновыми ситами. Корни тщательно очищаются и высушиваются до абсолютно сухого веса.

Непосредственное определение фитомассы растений и отдель-

ных их органов не всегда возможно ввиду недостатка времени, малых размеров опытного участка, необходимости проводить повторные измерения на тех же растениях и др. Сказанное относится в первую очередь к корневой системе. Более или менее удовлетворительный выход найден в применении косвенных методов. В этом случае используются коррелятивные связи между фитомассой и простыми линейными характеристиками. Такой метод особенно широко применяется в лесоводстве и в зарубежной научной литературе называется аллометрическим методом [26].

Формулы, по которым определяется фитомасса, должны быть достаточно точными, простыми и удобными с точки зрения практических вычислений. Обычно такие формулы дают удовлетворительные результаты в пределах ограниченных промежутков времени вегетативного роста. Так Чирков [27] предложил для определения сырой фитомассы растения кукурузы формулу

$$M_t = \frac{\pi}{12} h_{\text{л}} d_1^2 + \kappa, \quad (5)$$

где $h_{\text{л}}$ — высота самого длинного верхнего листа в вытянутом положении, d_1 — максимальный диаметр стебля, κ — поправочный коэффициент, зависящий от отношения величин $h_{\text{л}}$ и d_1 . Формула выведена по данным Московской области и действительна в период от 5-го листа до выметывания метелки. При достаточно большом количестве растений, погрешность по данным автора составляет 1–4%. Карпова [28] проверила приведенную формулу на обширном материале, накопленном в разных пунктах Европейской части СССР. По ее данным ошибки не превышали 10%. Если высота измеряется с точностью 5-ти см, а диаметр — 1-го мм, то погрешность меньше 5–6%. Однако в работе [29] отмечается, что формула Чиркова дает значения, заниженные на 10–40%.

Этот пример показывает, что практическая применимость эмпирических формул такого рода, полученных для конкретных условий, ограничена. Однако их ценность в том, что они позволяют определить те наиболее важные характеристики, которые приходится иметь в виду при поиске регрессионных уравнений для косвенного выражения фитомассы.

Нами был проведен множественный регрессионный анализ на ЭВМ для посевов кукурузы (два варианта), подсолнечника и гибридной брюквы. Так как линейная регрессионная модель не всегда дает наилучшие результаты, были кроме линейных характеристик x_j , выведены еще члены второго порядка $x_{ij}^{(2)}$ [30]:

$$X_i = \alpha_0 + \sum_{j=1}^n \alpha_j x_j + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} (x_i - \bar{x}_i)(x_j - \bar{x}_j); \quad (6)$$

где X_i - фитомасса любого органа или целого растения в сыром или сухом виде, или площадь листьев. Проблема нахождения регрессионного уравнения решается постепенно. На первом шаге в качестве аргумента принимается тот параметр x_j или $x_{ij}^{(2)}$, который имеет с X_i наивысшую корреляцию, и вычисляются значения коэффициентов в уравнении

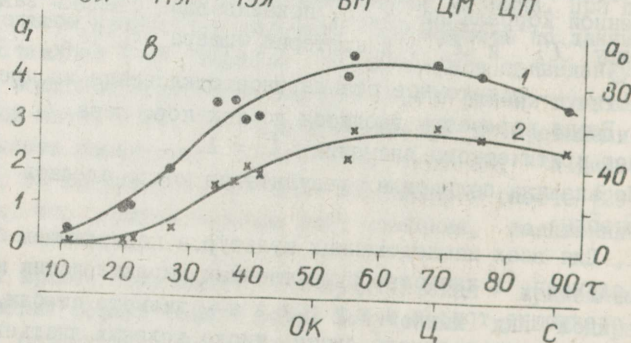
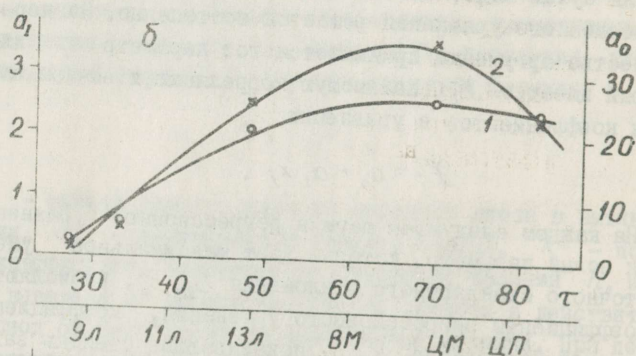
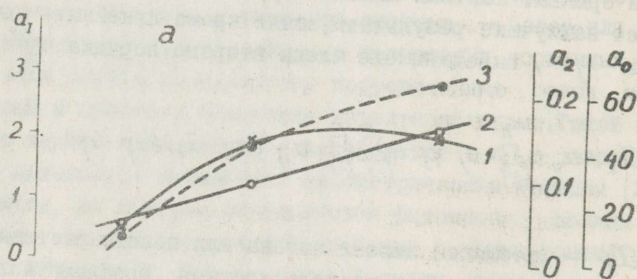
$$X_i' = \alpha_0 + \alpha_j x_j. \quad (7)$$

На каждом следующем шаге в регрессионное уравнение вводится новый параметр, который дает максимальное уменьшение остаточного стандартного отклонения $S_{X_i'}$, вычисляются снова коэффициенты регрессионного уравнения, коэффициенты множественной корреляции R_K , показывающие степень зависимости между X_i' и X_i , и критерий Фишера $F_K = (S_{X_i'}^*)^2 / (S_{X_i'})^2$.

где $S_{X_i'}^*$ - остаточное стандартное отклонение на предыдущем шаге. Новые параметры вводятся до тех пор, пока F_K не достигает критического значения $\bar{F} = 1$.

Из анализа полученных результатов можно сделать следующие выводы:

1. Для всех исследованных культур, в подавляющем большинстве случаев, в качестве существенных характеристик наблюдались следующие три: к у к у р у з а - диаметр стебля, высота самого длинного верхнего листа, число зеленых листьев; п о д с о л н е ч н и к - диаметр стебля, высота стебля, число зеленых листьев; г и б р и д н а я б р ю к в а - высота самого длинного верхнего листа, диаметр корневища, число зеленых



листьев. Через эти характеристики и их комбинации можно выразить фитомассы отдельных органов или целого растения.

2. В первом приближении можно ограничиться регрессионным уравнением типа (7), так как в большинстве случаев следующий шаг (введение второго параметра) уменьшает остаточное стандартное отклонение на 10-15%.

3. Коэффициенты регрессионных уравнений в течение вегетации подчиняются значительному изменению и это наблюдалось без исключения во всех случаях. Постоянными можно их принять лишь для очень непродолжительных периодов. В качестве иллюстрации на рис. 2 приведены некоторые примеры.

Больше всего, несомненно, интересуют нас оценки фитомассы подземных органов. Для этого можно аналогично надземным органам применить эмпирические регрессионные формулы [16]. Чаще всего здесь в качестве характеристики оценки применяется отношение фитомасс надземных и подземных органов

$$\Sigma = \frac{m_{нз}}{m_{пз}} \quad (8)$$

Рис. 2. а. Динамика коэффициентов аллометрического уравнения $m_{lc} = a_1 d_v + a_2 h_1 - a_0$ для косвенного определения сухой фитомассы листьев кукурузы (m_{lc} , г) через диаметр стебля (d_v , мм) и через высоту самого длинного верхнего листа (h_1 , см). Эстония, 1966 г. 1 - a_1 , 2 - a_2 , 3 - a_0 ;
б. То же для уравнения $m_{lc} = a_1 d_v - a_0$: 1 - a_1 , 2 - a_0 ;
в. Динамика коэффициентов аллометрического уравнения $S_L = a_1 d_v - a_0$ для косвенного определения суммарной площади листьев (S_L , дм^2) индивидуального растения подсолнечника через диаметр стебля (d_v , мм). Таджикистан, 1965 г.: 1 - a_1 , 2 - a_0 .

Обозначения: τ - время в днях от появления всходов, ВМ - выметывание метелки, л - число листьев, ОК - образование корзинки, С - созревание, Ц - цветение, ЦМ - цветение метелки, ЦП - цветение початка.

Величина Σ сравнительно удобная, но не очень надежная характеристика. По данным работы [31] коррелятивная связь между подземными и надземными органами некоторых видов весьма слабая. Для травяного покрова в дубо-ельнике получены значения коэффициентов корреляции $r = 0.37-0.53$. Величина Σ меняется значительно не только от вида к виду, но и в пределах одного и того же вида в зависимости от климатических и погодных условий, физико-механических свойств почв, фазы развития и т.д. Недостаток минеральных удобрений в почве приводит к относительному увеличению доли корней [32]. При низком содержании азота в почве отношение сухой фитомассы надземных органов ячменя к сухой фитомассе корней Σ_c имеет значение 5.9, увеличиваясь при среднем содержании до 8.9 и высоком до 9.3. Данные получены на 56-й день вегетации. Влияние водного режима почвы на накопление сырой фитомассы подземных и надземных органов и на характеристику Σ_t злаков отражает табл. 3, заимствованная из работы [33].

Т а б л и ц а 3

Влияние водного режима почвы на характеристику Σ_t

Влажность почвы (в %)	Сырая фитомасса (в г)			Σ_t
	НЗ	ПЗ	Σ	
11	1.56	4.30	5.86	0.36
15	2.35	4.90	7.25	0.48
20	3.36	5.18	8.54	0.64
30	3.54	4.21	7.75	0.84
38	3.63	4.05	7.68	0.89

На рис. 3 приведены наши данные об изменении величины Σ_c в посевах кукурузы и конских бобов в течение вегетации. Как видно, изменения весьма большие. Постоянной можно считать величину Σ_c у кукурузы лишь в начальный период вегетации, до появления 3-4-го листа.

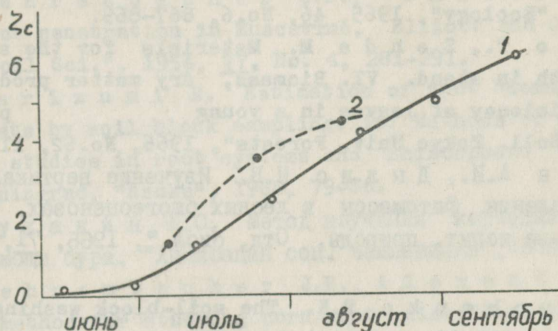


Рис. 3. Динамика величины Z_c в течение вегетации для посевов кукурузы (1) и конских бобов (2). Эстония, 1967 г.

Все сказанное говорит о том, что пользование литературными данными о характеристике Z дает нам лишь весьма приближенные оценки фитомассы подземных органов и поэтому для конкретных условий желательно определить эти значения экспериментально.

Поступила в редакцию
29 января 1969 г.

Литература

1. Росс В. Продуктивность и ростовые функции некоторых сельскохозяйственных культур. В сб. "Фотосинтез и продуктивность растительного покрова". Тарту, 1968, III-133.
2. Яраневе IBP/PP - Photosynthesis. Level I experiments. Report I. Tokyo, 1967.
3. Baskerville G.L. Estimation of dry weight of

tree components and total standing crop in conifer stands. "Ecology", 1965, 46, No.6, 867-869.

4. Sato T., Sendai M. Materials for the studies of growth in stand. VI. Biomass, dry matter production and efficiency of leaves in a young plantation. "Bull. Tokyo Univ. Forests", 1966, No. 62, 117-146.
5. Уткин А.И., Дылис Н.В. Изучение вертикального распределения фитомассы в лесных биогеоценозах. "Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1966, 71, № 6, 79-91.
6. Pavlyuchenko T.K. The soil-block washing method in quantitative root study. "Canad. J. Res.", 1937, C.15, 33-57.
7. Тарановская М.Г. Методы изучения корневых систем. М., ГИЗ с.-х. лит., 1957.
8. Шалыт М.С. Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ. "Полевая геоботаника", 1960, т. II, 369-447.
9. Колесников В.А. Корневая система плодовых и ягодных растений и методы ее изучения. М., Сельхозиздат, 1962.
10. Kotánska M. Terenowe metody badania organow podziemnych roślin. "Ecol. polska", 1967, B13, No. 3, 249-264.
11. Wiersum L.K. Root-system development. "Soil-Moisture and Irrigat. Stud.", Vienna, 1967, 83-95.
12. Rogers W.F., Fead G.C. Studies of roots of fruit plants by observation panels and time-lapse photography. In: Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organisms. Leningrad, "Nauka", 1968, 176-185.
13. Качинский Н.А. Корневая система растений в почвах подзолистого типа. "Тр. Моск. обл. с.-х. опытной станции", 1925, 7.
14. Weaver J.E., Darland R.W. Soil-root relationships of certain native grasses in various soil types. "Ecol. Monographs", 1949, 19, No. 4, 303-338.

15. Fehrenbacher J.B., Snider H.J. Corn root penetration in Muscatine, Elliott and Cisne soils. "Soil Sci.", 1954, 77, No. 4, 281-291.
16. Karizumi N. Estimation of root biomass in forests by soil block sampling. In: Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organisms. Leningrad, "Nauka", 1968, 79-86.
17. Духанин К.С. Метод изучения корневых систем при помощи бура. "Химизация соц. земледелия", 1938, № 5, 98-99.
18. Fehrenbacher J.B., Alexander J.D. A method for studying corn root distribution using a soil-core sampling machine and shaker-type washer. "Agron. J.", 1955, 47, No. 10, 468-472.
19. Ильин С.С. К методике изучения корневой системы растений. "Ботан. ж.", 1961, 46, № 10, 1533-1537.
20. Noyegood P.H., Howland P. A preliminary study of the root distribution of some exotic tree crops, evaluated by a rapid sampling method. "E. Afric. Agric. and Forest. J.", 1966, 32, No.1, 16-18.
21. Шаин С.С. Определение количества корней многолетних трав в почве. "Сов. агрономия", 1948, № 10, 86-91.
22. Ruer P. Technique d'étude du système racinaire du palmier à huile. "Oléagineux", 1966, 21, No.4, 203-205, XXXIX, XLI.
23. Закотин В.С., Никиточкина Т.Д. Разработка нового способа взятия почвенного монолита с целостной корневой системой сеянцев. "Докл. Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева", 1967, вып. 132, 73-75.
24. Заплатин П.И. К методике определения веса корней. "Ботан. ж.", 1963, 48, № 6, 867-869.
25. Левин Ф.И. Количественный учет массы корней сельскохозяйственных культур. В сб. "Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы". Л., "Наука", 1968, 120-123.
26. Kira T., Shidei T. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. "Japan. J. Ecol.", 1967,

- 17, No.2, 70-87.
27. Ч и р к о в Ю.И. Пути повышения объективности в оценке состояния посевов кукурузы. "Метеорология и гидрология", 1958, № 1, 3-9.
28. К а р п о в а А.В. Определение растительной массы кукурузы косвенным методом в целях агрометеорологической оценки ее произрастания. "Тр. Центр. ин-та прогнозов", 1962, вып. 101, 102-107.
29. О в ч и н н и к о в Н.Н., С у ч к о в а А.В. К вопросу о прогнозе структуры и величины урожая в условиях юга Украины. В сб. "Метеорология, климатология и гидрология". Изд. Киевского ун-та, 1965, вып. I,
30. Б я з р о в Л.Г. Фитомасса и соотношение надземных и подземных органов травяного покрова в дубо-ельнике волосяносоооковом (*Querceto-Piceetum pilosae caricosum*). "Лесоведение", 1968, № 4, 93-97.
31. О п е р У. Образование новых параметров. В сб. "Программы для ЭЦВМ "Минск-2". Вып. 2. Программы по математической статистике. I". Таллин, 1966, 67-72.
32. T u r n e r J.W. Studies on the mechanism of the physiological effects of certain mineral salts in altering the ratio of top growth to root growth in seed plants. "Amer. J. Bot.", 1922, 9, 415-445.
33. H a r r i s F.S. The effect of soil moisture, plant food, and age on the ratio of tops to roots in plants. "J. Amer. Soc. Agron.", 1914, 6, 65-75.

Determination of Phytomass in Crop Stands

V. Ross

A short review of direct and indirect methods of determination of the phytomass of the above-ground (m_{H3}) and underground organs ($m_{\Pi 3}$) of plants in crop stands is given. As a rule, the direct methods are laborious and destructive, but the indirect ones are not accurate enough. The author presents a new modification based on the "statistically mean plant", i.e. a plant of whose all parameters x_j (plant height, stem diameter, number of leaves, etc.) are numerically equal to the mean values of these parameters $\bar{x}_j$ in the crop stand. This method allows successfully to determine the fresh weight m_{it} and the dry weight m_{ic} of each above-ground organ i . It is more difficult to solve this problem for the under-ground organs (roots). Here it is necessary to know the vertical and the horizontal distribution of roots. Some such data for the maize, sunflower and horse-bean crops are presented in Fig. 1 and in Table 2. $\tilde{M}_{0j}(x)$ denotes the relative distribution of dry weight of roots across the rows (direction x).

For an indirect determination the allometric equation (6) was used. Here X_i is the dry weight of any organ or the total leaf area of the statistically mean plant. The essential parameters x_i and x_j have been determined and the coefficients α_0 , α_j and α_{ij} have been calculated for maize, sunflower and hybrid rape. Some results are presented in Fig. 2.

One of the indirect possibilities to estimate $m_{\Pi 3}$ is to use the quantity Σ (Eq. 8), but it may have considerable dynamics during the vegetative period (Fig. 3).

ФИТОМЕТРИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ
ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОСЕВА ЯЧМЕНЯ
I. АГРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ГЕОМЕТРИЧЕСКАЯ
СТРУКТУРА ПОСЕВА

Х. Мяги, Ю. Росс

Дается агрометеорологическая характеристика посева ячменя за 1964-1966 гг. в условиях Эстонии. На основе статистической обработки фитометрических измерений рассматривается изменчивость фитометрических величин в течение вегетационного периода и устанавливаются закономерности связи между отдельными величинами. Приводятся данные о вертикальном распределении площади листьев, стеблей и колосьев в посеве в течение вегетации и определяется функция распределения углов наклона листовой поверхности.

Введение

Среди злаковых культур, в климатических условиях Эстонии первое место по урожайности занимает ячмень. В последние годы, благодаря высокоурожайным сортам, обильному удобрению и высокому уровню агротехники и при подходящих погодных условиях достигнут урожай в 75 ц зерна с га. Является ли это пределом для республики? Передовые агрономы не считают достигнутое пределом, но в то же время признают, что дальнейшее заметное повышение урожайности за счет улучшения агротехники и увеличения удобрений близко к предельному.

Каковы же дальнейшие пути повышения урожайности?

Можно предположить, что перспективный путь заключается в комплексном, научном подходе к проблеме, в изучении основных

биологических процессов в растениях, в установлении зависимостей этих процессов от внешней среды, в выяснении оптимальных условий для протекания тех основных биологических процессов, в результате которых формируется высокий и качественный урожай. Другими словами, перспективный путь повышения урожайности сельскохозяйственных культур определяется успехами развития комплексной теории продуктивности. Основы этой теории в СССР были сформулированы в работах Ничипоровича [1-3] и являются началом развития количественной теории фотосинтетической продуктивности посевов сельскохозяйственных культур в нашей стране.

В рамках этой теории большое значение имеет количественное описание различных аспектов жизнедеятельности посева, в том числе и количественное описание геометрической структуры, прироста и распределения фитомассы и продуктивности посева. Требования новой теории ускорили возникновение новой научной дисциплины — ф и т о м е т р и и, находящейся на грани биологии и математики, занимающейся измерением, математической обработкой и установлением количественных связей между параметрами, характеризующими геометрическую структуру, процессы роста посевов, растений и отдельных их органов, а также изменение этих связей в течение вегетационного периода. Таким образом, на основе фитометрических измерений можно проследить за ростом и развитием растений и отдельных органов, получить представление о динамике ассимилирующей площади и распределении ее в отдельных слоях посева, об ориентации листовой поверхности, а также о различных показателях продуктивности и исходных данных для агрометеорологических прогнозов и т.д.

Для фитометрических измерений характерны простота и массовый характер, обусловленный большой изменчивостью измеряемых величин. Фитометрические методы, базирующиеся на математической статистике, к сожалению, у нас еще мало внедряются в агрономию. Работы по фитометрии злаковых культур в СССР очень немногочисленны [4-8].

Настоящая работа посвящена фитометрии посевов ячменя в климатических условиях Эстонии в связи с изучением фотосинтетической деятельности посевов. Цель работы — разработать

рациональную методику фитометрических измерений в посеве ячменя, установить закономерности вертикального распределения и пространственной ориентации ассимилирующей площади растений по отдельным органам, изучить главные черты роста и фотосинтетической деятельности посева в зависимости от погоды.

Полевые опыты были проведены в 1964–1966 гг. в Эстонии близ города Тарту в опытном хозяйстве Эстонской сельскохозяйственной академии "Эрика".

1. Агрометеорологическая характеристика опытов

Агротехнические данные и урожай посевов приведены в табл. 1. Все посевы рядковые, ширина междурядий 10 см. Из таблицы видно, что в отношении минерального питания посевы 1964, 1965 I и 1966 I можно считать достаточно обеспеченными. В 1964 г. из-за ливневых и грозовых дождей (24 июня и 7 июля) отмечалось частичное полегание посева. Среднедекадные значения важнейших метеорологических элементов за вегетационные периоды 1964–1966 гг. приведены в табл. 2, а фактические сроки фаз развития посевов даны в нижней части рис. 1. На основе дат развития посевов и агрометеорологических данных составлена табл. 3, характеризующая агроклиматологические условия роста растений в течение отдельных периодов их развития. Для сравнения в той же таблице даны средние многолетние значения, а также условия роста растений в самый благоприятный и неблагоприятный годы.

На рис. 1 изображен ход запасов продуктивной влаги w_{np} в почве в слоях 0–20 см и 0–100 см. Из рисунка видно, что в 1964 и 1965 гг. запасы продуктивной влаги в июне и июле имели почти критическое значение, а в верхних слоях почвы даже ниже. Это было обусловлено недостатком осадков (см. табл. 2). На рис. 2 приведен ход некоторых метеорологических факторов в течение вегетационного периода в Тарту за 1965 и 1966 гг.

Основываясь на рис. 1 и 2 и табл. 2, дадим агрометеорологическую характеристику посева за вегетационный период 1965 г.

Т а б л и ц а I

Характеристики продуктивности посева ячменя "Домен", Тарту, 1964-1966 гг.

Год	Срок сева	Норма высева (число зерен на м ²)	Уровень минерального питания	Густота посева (млн. стеблей на га)			Биологический урожай (ц/га)	Хозяйственный урожай (ц/га)			K _{хоз}
				Глав-ные побе-ги	Боко-вые побе-ги	Все-го		Глав-ные побе-ги	Боко-вые побе-ги	Все-го	
1964	8.V	400-500	3 ц/га органического удобрения	3.8	4.5	8.3	128	-	-	51.0	0.40
1965 I	II.V	500-600	2 ц/га аммиачной селитры, 1.5 ц/га калийной соли, 3 ц/га суперфосфата	5.2	5.8	11.0	115	36.7	21.0	57.7	0.50
1965 II	II.V	500-600	Без минерального питания	4.5	4.1	8.6	70	28.1	11.8	39.9	0.57
1966 I	14.V	600-700	2 ц/га аммиачной селитры, 2 ц/га калийной соли, 4 ц/га суперфосфата	5.5	3.5	9.0	120	32.7	3.2	35.9	0.30
1966 II	14.V	600-700	Без минерального питания	4.8	0	4.8	23	9.0	0	9.0	0.39

Т а б л и ц а 2

Среднедекадные значения некоторых метеорологических характеристик, Тарту, 1964-1966 гг.

Год	Месяц	Температура воздуха (в °С)								Сумма эфф. температур с начала весны
		Средняя					Минимальная			
		I	II	III	Месяц	Отклонение от нормы	I	II	III	
1964	У	9.3	9.0	13.6	10.7	+0.6	3	-0	-I	232
	УI	14.7	17.3	17.0	16.3	+2.1	4	3	5	566
	УII	14.2	18.3	16.9	16.5	-0.3	4	7	5	928
	УIII	14.8	14.2	14.4	14.4	-0.5	6	3	5	1220
1965	У	6.0	7.9	9.3	7.8	-2.3	-4	-4	-0	160
	УI	14.3	16.7	15.2	15.4	+1.2	3	3	8	471
	УII	12.0	15.3	15.6	14.4	-2.4	5	6	8	769
	УIII	13.2	11.7	17.6	14.2	-0.7	7	3	9	1061
1966	У	8.9	15.2	11.5	11.8	+1.7	1	5	4	230
	УI	13.8	17.6	18.1	16.5	+2.3	5	7	11	575
	УII	15.8	16.6	18.8	17.1	+0.3	10	8	8	950
	УIII	15.7	15.3	12.1	14.3	-0.6	7	7	6	1239

Продолжение табл. 2

Год	Месяц	Относительная влажность воздуха в 13 ч. (в %)			Осадки (в мм)					Декадные суммы ФАР (в ккал·см ⁻²)		
					Сумма				% от месячной нормы			
		I	II	III	I	II	III	Месяц				
1964	У	57	67	34	2	14	0	16	36	2.04	2.03	3.45
	УI	62	48	64	12	9	30	51	75	2.31	2.76	2.73
	УII	70	71	60	6	4	19	29	38	2.26	2.18	2.40
	УIII	78	57	70	37	1	14	52	64	1.24	1.76	1.58
1965	У	47	46	42	4	16	4	24	53	2.11	1.92	3.00
	УI	44	45	61	4	5	31	40	59	2.37	2.68	2.28
	УII	72	58	69	37	3	33	73	95	2.15	2.28	2.00
	УIII	64	67	55	19	9	5	33	40	1.97	1.66	1.71
1966	У	62	47	64	29	0	57	86	195	1.66	2.49	1.85
	УI	58	37	64	3	0	66	69	101	2.31	3.45	1.95
	УII	66	59	59	28	13	11	52	70	2.08	2.26	2.20
	УIII	63	66	59	37	12	55	134	163	1.69	1.63	1.72

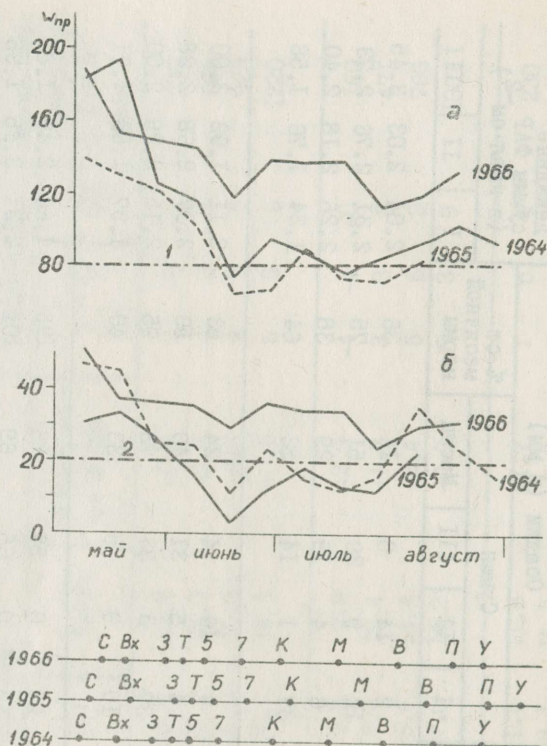


Рис. I. Динамика запасов продуктивной влаги W_{np} (в мм) и сроки наступления фаз развития близ Тарту в 1964-1966 гг.: а - W_{np} в слое почвы 0-100 см, б - W_{np} в слое почвы 0-20 см; горизонтальные прямые 1 и 2 указывают критические значения запасов продуктивной влаги; С - срок сева, Вх - всходы, 3 - третий лист, Т - выход в трубку, 5 - пятый лист, 7 - седьмой лист, К - колошение, М, В и П - молочная, восковая и полная спелость соответственно, У - уборка урожая.

М а й. Пониженный температурный режим и значительный недостаток осадков. Эффективных температур (выше $+5^{\circ}$) накопилось 99° , что на 37% меньше обычного. Хотя май был засушливым, запасы влаги в почве были в течение месяца достаточными. Пониженный температурный режим несколько замедлил рост и развитие растений.

И ю н ь. По температурному режиму несколько теплее обычного (311° эффективных температур, или 11% больше нормы). Из-за преобладания теплой сухой погоды в I и II декадах относительная влажность воздуха была невысокой, а средний дефицит влажности во II и IV пятидневках колебался от 8 до 12 мм. В течение большинства дней июня рост и развитие растений проходили в благоприятных агрометеорологических условиях. Только во второй декаде из-за длительного отсутствия дождей сказалось отрицательное действие засухи — растения отставали в росте и нижние листья желтели. К 18-му июня запасы продуктивной влаги стали ниже критического значения. Поэтому после длительного засушливого периода выпавшие в конце II и III декад осадки оказались исключительно своевременными и благоприятными. Дожди носили в основном обложный характер и часто шли ночью.

И ю л ь. Вопреки обычному оказался холоднее июня — сумма эффективных температур составила 291° , что на 21% ниже нормы. Дожди шли очень часто (20 дней), но оставались близкими к норме. Рост и развитие растений проходили при пониженном температурном режиме и почти при достаточной влагообеспеченности (в течение II и III декад запасы продуктивной влаги в метровом слое почвы были в среднем на 10% ниже критического значения). Фазы развития растений наступали в сроки, близкие к обычным.

А в г у с т. Полезного тепла для растений накопилось 284° — количество, близкое к норме (93%). С начала мая до конца августа сумма эффективных температур составила 985° , т.е. на 123° (12.5%) меньше среднегодового количества. Рост и развитие растений протекали в первые две декады в условиях прохладной погоды, в третьей декаде при необыкновенно теплой погоде. Полной спелости зерна культура достигла в кон-

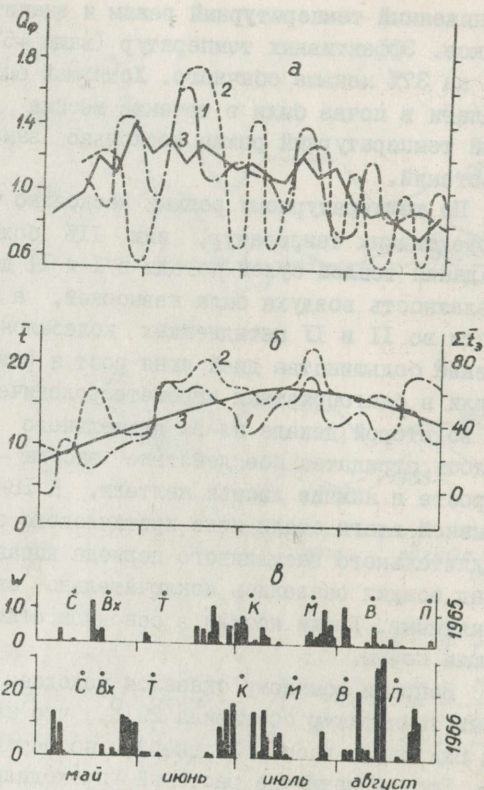


Рис. 2. Ход некоторых метеорологических факторов в Тарту за 1965-1966 гг.:

а. Пентадные суммы фотосинтетически активной радиации (ФАР) Q_ϕ в $\text{kcal}\cdot\text{cm}^{-2}$; 1 - 1965 г., 2 - 1966 г., 3 - многолетнее среднее;

б. Среднепентадная температура воздуха $\bar{t}$ и пентадные суммы эффективных температур $\Sigma \bar{t}_e$;

в. Суточное количество осадков w в мм.

(Обозначения см. рис. 1).

це месяца, т.е. позже среднемноголетнего срока на полторы недели.

Агрометеорологическая характеристика посева за вегетационный период 1966 г. следующая:

М а й. По температурному режиму оказался значительно теплее мая 1965 г. Сумма эффективных температур за месяц составила 213° , или 35% выше нормы. Очень тепло (на 3° выше нормы) было во II декаде, сохранялся почти летний режим погоды: максимальная температура удерживалась в пределах $19-22^{\circ}$, а в конце декады она повысилась до $23-26^{\circ}$. В течение последних 20-ти лет такие высокие температуры во II декаде мая наблюдались еще в 1949, 1957 и 1963 гг. Прорастание семян началось в IV пятидневке при очень высокой температуре. Из-за очень теплой и солнечной погоды во II декаде мая воздух стал сухим (днем относительная влажность в IV пятидневке понижалась до 30-35%). Хорошие влагозапасы к началу вегетации и значительные осадки (приблизительно 2 нормы) обеспечили достаточную влагонасыщенность почвы на протяжении всего месяца. Обильные осадки в последней пятидневке обусловили сильное увлажнение почвы, она стала липкой.

И ю н ь. Первая пятидневка была прохладной, но в дальнейшем произошло заметное повышение температуры воздуха. В результате преобладания очень теплой для данного времени погоды, среднемесячная температура воздуха оказалась на 2.3° выше нормы и эффективного тепла накопилось 365° , т.е. 32% выше нормы. Очень сухой была II декада (без осадков), в результате чего к концу декады появились признаки засухи и нижние листья растений пожелтели. После дождя в третьей декаде (осадки в виде ливневого дождя с грозами выпадали преимущественно в последней пятидневке в пределах нормы) состояние растений улучшилось и рост продолжался нормально. Из-за повышенного температурного режима развитие растений в июне проходило немного быстрее обычного, но боковые побеги оказались слабыми.

И ю л ь. Преобладала умеренно теплая погода. В первой и второй декадах и в последней пятидневке среднесуточная температура воздуха была около нормы ($16-17^{\circ}$). Значительное по-

Т а б л и ц а 3

Агроклиматологическая характеристика условий роста ячменя, Тарту, 1964-1966 гг.

Год	Срок сева	Длина периода (в днях)				Средняя температура воздуха (в °C)				Среднее количество осадков в день (в мм)			
		С-Т	Т-К	К-М	М-В	С-Т	Т-К	К-М	М-В	С-Т	Т-К	К-М	М-В
1964	8.V	25	28	15	15	12.3	16.7	15.3	17.9	1.0	1.6	1.0	2.4
1965	11.V	28	27	19	18	10.1	15.4	15.5	13.4	0.9	2.4	1.1	2.5
1966	14.V	22	27	16	16	13.7	18.3	16.1	18.7	2.7	1.8	3.4	0.9
Среднее многолетнее значение	9.V	33	24	17	13	12.3	15.5	17.4	16.8	1.6	2.4	2.4	2.6
Благоприятный (1956)	14.V	29	22	20	13	13.7	16.0	15.5	14.1	1.7	3.9	2.6	3.4
Неблагоприятный (1947)	10.V	39	16	12	17	13.8	21.3	16.5	18.0	1.3	0.9	3.4	0.8

С - сев, Т - выход в трубку, К - колошение, М - молочная спелость,
В - восковая спелость.

вышение температуры произошло в У пятидневке, среднесуточная температура воздуха составляла 22° . Эффективного тепла накопилось 397° , т.е. около нормы (108%). Осадки носили в основном характер ливневых дождей с грозами. Сумма осадков составила 70% от нормы. Запасы продуктивной влаги в почве были достаточными. Поскольку предыдущий период лета оказался несколько теплее обычного, развитие растений проходило быстрее.

А в г у с т. В первые две декады температура воздуха была в пределах нормы, но в конце месяца произошло значительное понижение температуры. Эффективного тепла накопилось 296° , или 96% от нормы. С начала мая до конца августа сумма эффективных температур составила 1271° , т.е. на 163° (14.7%) больше среднегодовалого количества, или на 286° больше прошлогоднего количества тепла, накопившегося к этому времени. Сумма осадков за месяц составила 134 мм, или 163% от месячной нормы. Развитие растений проходило в основном в благоприятных погодных условиях. Полной спелости достиг посев в конце II декады, что совпадает со среднегодовым сроком.

Из-за неблагоприятных погодных условий в 1966 г. развитие боковых побегов было ненормальным — первичные боковые побеги пострадали от засухи, а обильные осадки (410 выше нормы) в период колошения обусловили выпускание вторичных боковых побегов, которые не успели совершить цикл развития. Вследствие этого хозяйственный урожай боковых побегов посева 1966 I составил лишь 8.9% от суммарного, в то время как у посева 1965 I он был значительно выше — 36.4% (см. табл. I).

Анализ структуры урожая как по местным (табл. I), так и по данным агрометеорологической станции Ингева в Эстонской ССР [9] в связи с данными табл. 3 позволяет установить, что фотосинтетическая деятельность посева в 1965 вегетационном году проходила в погодных условиях, близких к оптимальным (нормальным), а в 1966 г. в менее благоприятных условиях.

2. Статистические фитометрические характеристики посева и их взаимосвязь

Для описания структуры и развития посева были проведены фитометрические измерения и фенологические наблюдения через пятидневные интервалы. Выборочная совокупность состояла из 50-100 растений. Как показали дальнейшие расчеты, выборочная совокупность оказалась достаточной (см. табл. 4).

При проведении фитометрических измерений в качестве первичных статистических характеристик были избраны следующие величины главного побега:

Z_{1r} - высота растения в см от поверхности почвы до самого высокого листа (или верхушки колоса), находящегося в естественном положении;

Z_r - то же для листа, находящегося в выпрямленном положении (максимальная высота растения);

Z_s - высота стебля в см;

d_s - диаметр стебля в мм;

Z_{Li} - высота точки ответвления от стебля i -го листа в см;

h_{Li} - длина i -го листа в см;

n_L - общее количество листьев побега;

n_{ph} - количество фотосинтезирующих листьев побега;

η_{Li} - степень пожелтения i -го листа, причем $\eta_{Li} = 0$ соответствует зеленому, а $\eta_{Li} = 1$ - пожелтевшему листу.

Кроме того, для тех же растений были определены сырая и сухая фитомасса отдельных надземных органов, а также фитомасса корней. Для определения фитоплощади использовался фотометрический планиметр собственной конструкции с учетом поправки на пропускание света листом. Абсолютно сухая фитомасса определялась путем сушки при начальной температуре 105°C. Обработка и анализ первичных статистических характеристик показали, что они приближенно подчиняются нормальному распределению с отклонением в сторону логарифмически нормального распределения.

В качестве примера на рис. 3,а изображена гистограмма

Т а б л и ц а 4

Статистики некоторых характеристик посева ячменя, Тарту, 1966 г.

Число	Z_p					Z_{ip}					Z_s				
	$\bar{z}_p$	σ	$v(\%)$	$\frac{N_B}{(0.95)}$	$\frac{N_B}{(0.99)}$	$\bar{z}_{ip}$	σ	$v(\%)$	$\frac{N_B}{(0.95)}$	$\frac{N_B}{(0.99)}$	$\bar{z}_s$	σ	$v(\%)$	$\frac{N_B}{(0.95)}$	$\frac{N_B}{(0.99)}$
7.YI	20.6	3.09	15.0	60	167	17.8	3.06	17.2	80	219					
11.YI	29.2	4.44	15.2	61	174	22.9	4.55	19.9	107	295	8.3	1.60	19.3	101	278
15.YI	33.6	3.31	9.9	26	73	26.6	3.47	13.0	45	125					
16.YI	39.7	3.94	9.9	26	73	29.1	3.26	11.2	33	92	14.4	2.84	19.7	105	289
21.YI	50.5	4.69	9.3	23	64	41.9	4.38	10.5	29	82	28.0	3.83	13.7	49	141
25.YI	55.4	5.55	10.0	27	75	51.5	5.66	11.0	33	90	42.2	6.27	14.9	59	166
29.YI	63.6	6.76	10.7	30	84	63.3	6.75	10.7	30	84	57.1	6.30	11.0	33	90
4.YII											62.1	5.39	8.7	20	57
9.YII	69.4	6.90	10.0	27	75						64.0	5.97	9.3	23	65
14.YII	69.3	5.56	8.0	17	48						63.8	4.92	7.7	16	44
19.YII	78.0	6.65	8.5	19	55						71.6	5.79	8.1	17	49
26.YII	77.5	4.69	6.1	10	28						71.3	4.19	5.9	10	27
3.YIII	73.5	6.19	8.4	19	54						68.0	5.35	7.9	17	47

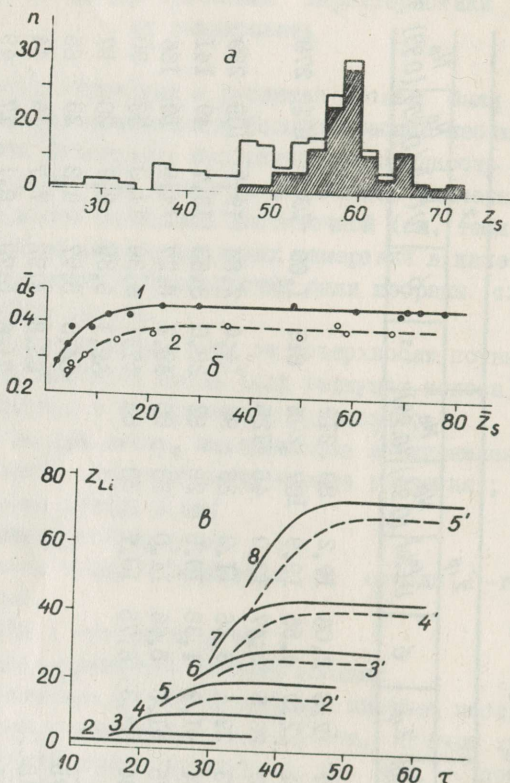


Рис. 3. а. Гистограмма высоты стебля Z_s в фазе колошения (1965 г.): n - число растений в интервале высот 2 см; заштрихованные столбики - главные побеги, белые - боковые побеги;

б. Зависимость между средней высотой $\bar{Z}_s$ (в см) и средним диаметром $\bar{d}_s$ (в мм) стебля (1964 г.): 1 - главные побеги, 2 - боковые побеги;

в. Динамика изменения высоты точки ответвления Z_{Li} (в см) отдельных листьев главного (2-8) и бокового (2'-5') побегов (1964 г.). Время τ (в днях) отсчитывается с момента появления всходов.

высоты стебля z_s отдельно для главных (заштрихованные столбики) и боковых (белые столбики) побегов.

Для статистических характеристик z_p , z_{1p} и z_s были вычислены математическое ожидание (среднее значение) $\bar{z}$, стандартное отклонение σ , коэффициент вариации v и достаточно большой объем выборки $N_B = \frac{\mu^2}{\varepsilon^2} v^2$, где ε — максимально допустимая ошибка определения изучаемой характеристики, принятой равной 5%, μ — граничное значение доверительного интервала при доверительной вероятности $P = 0.99$.

В табл. 4 приведен ход статистик $\bar{z}$, σ , v и N_B характеристик z_p , z_{1p} и z_s в течение вегетационного периода 1966 г. Из таблицы видно, что в ходе роста однородность посева увеличивается. Такая же закономерность для посева кукурузы получена Россом и Власовой [4], а для озимой пшеницы и ржи — Купченко [7].

Сопоставляя между собой достаточно большие выборки N_B при $\varepsilon = 0.05$ и $P = 0.99$ видим, что по сравнению с посевом ячменя, посев кукурузы является значительно менее однородным, а посевы ржи и пшеницы более однородными.

Сопоставление фитометрических характеристик позволяет установить между ними ряд корреляционных зависимостей. Из рис. 4 вытекает, что между средними значениями высот $\bar{z}_{1p}$ и $\bar{z}_p$ главного побега существует приблизительно линейная зависимость, начиная с высоты $\bar{z}_p = 25$ см (кривая I):

$$\bar{z}_{1p} = 1.1(\bar{z}_p - 10). \quad (1)$$

Линейная зависимость обнаружена и для посева кукурузы Россом и Власовой [4]. Зависимость между средними значениями максимальной высоты растения $\bar{z}_p$ и высотой стебля $\bar{z}_s$ (кривая 2 на рис. 4) также является линейной и выражается формулой

$$\bar{z}_s = 1.25(\bar{z}_p - 20), \quad (2)$$

хотя в начальный период роста разброс точек сравнительно большой. Учитывая то обстоятельство, что из трех высот — z_{1p} ,

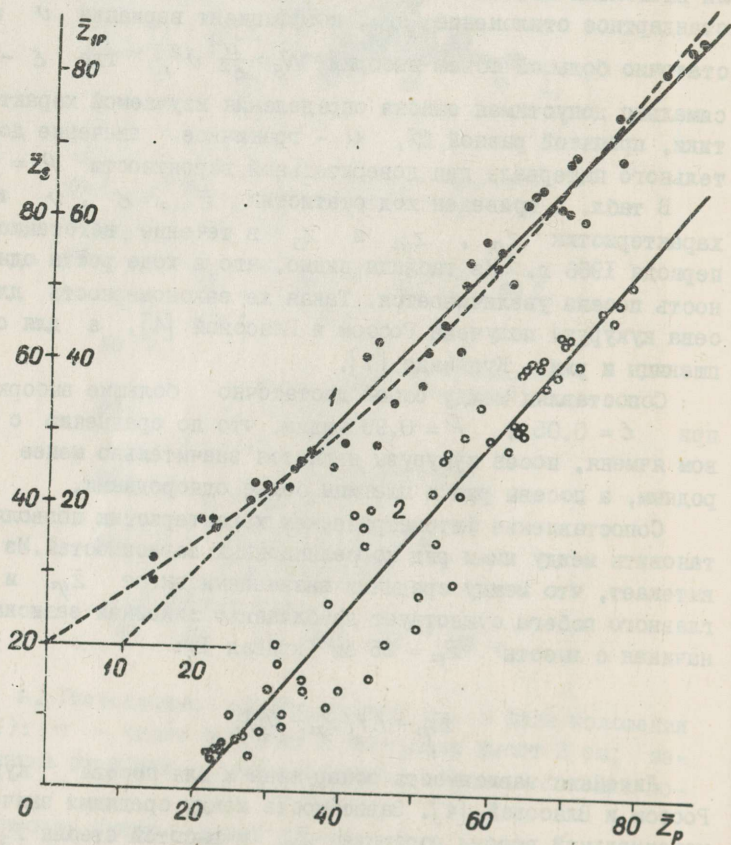


Рис. 4. Связь между средними значениями высот $\bar{z}_p$ и $\bar{z}_{ip}$ (кривая 1) и $\bar{z}_p$ и $\bar{z}_s$ (кривая 2) растений. Тарту, 1964-1966 гг.

z_r и z_s - наименьший коэффициент вариации имеет z_r , а также то, что z_{lr} , z_r и z_s статистически связаны формулами (1) и (2) в фитометрии ячменя в качестве первичной фитометрической характеристики можно ограничиться только одной величиной - максимальной высотой растения z_r .

Зависимость между средними значениями высоты $\bar{z}_s$ и диаметром стебля $\bar{d}_s$, приведенная на рис. 3,б - нелинейная. В начальный период роста до фазы колошения диаметр увеличивается значительно быстрее, чем высота стебля. В фазе колошения диаметр стебля растения достигает максимального значения и его увеличение прекращается, в то время как рост стебля в высоту продолжается до молочной спелости.

Существует также линейная связь между средними значениями боковой площади $\bar{S}_s$ и высотой стебля $\bar{z}_s$. Но так как последняя линейно связана с максимальной высотой $\bar{z}_r$, то на рис. 5 изображена зависимость между $\bar{S}_s$ и $\bar{z}_r$ как для главных, так и для боковых стеблей (кривая 2), характеризуемая выражением

$$\bar{S}_s = 1.35(\bar{z}_r - 23). \quad (3)$$

На рис. 3,в изображено повышение высоты точки ответвления $\bar{z}_{Li}$ отдельных листьев главного и бокового побегов с ростом растений. Видно, что с возрастанием порядкового номера листа (нумерация листьев начинается снизу) повышается и окончательная высота точки ответвления листа как у главного, так и у бокового побега. Особенно велико (30 см) расстояние между последними листьями. Аналогичная картина наблюдается также у кукурузы [4].

При изучении связи между длиной h_{Li} и площадью S_{Li} листьев, имеющих различный порядковый номер i , выявлено наличие нелинейной зависимости (рис. 6) в виде

$$\left. \begin{aligned} S_{Li} &= 0.33 h_{Li}^{1.32}, & \text{если } i &= 1, \\ S_{Li} &= 0.13 h_{Li}^{1.55}, & \text{если } i &= 2, 3, \dots, n_L. \end{aligned} \right\} \quad (4)$$

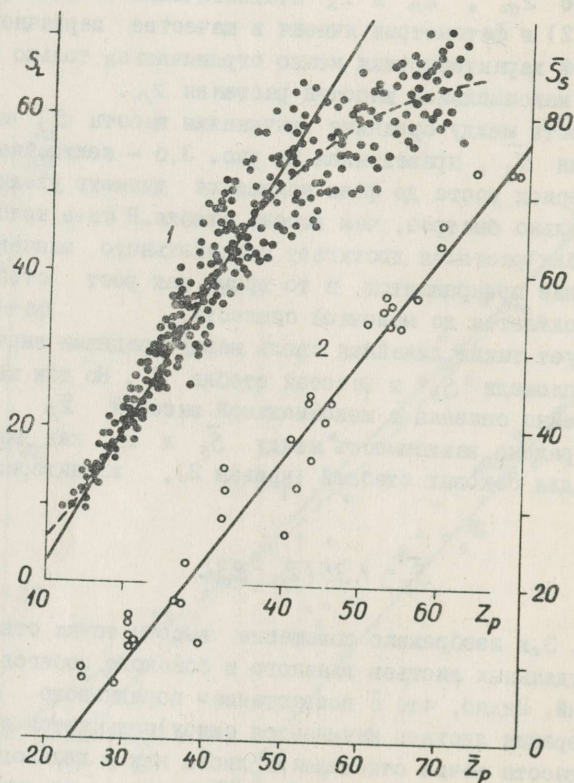


Рис. 5. Зависимость между высотой Z_{p2} (в см) и зеленой площадью листьев S_L (в см²) (кривая 1), и зависимость между средней высотой $\bar{Z}_p$ и средней боковой площадью стебля $\bar{S}_s$ (в см²) растения (кривая 2). Тарту, 1965-1966 гг.

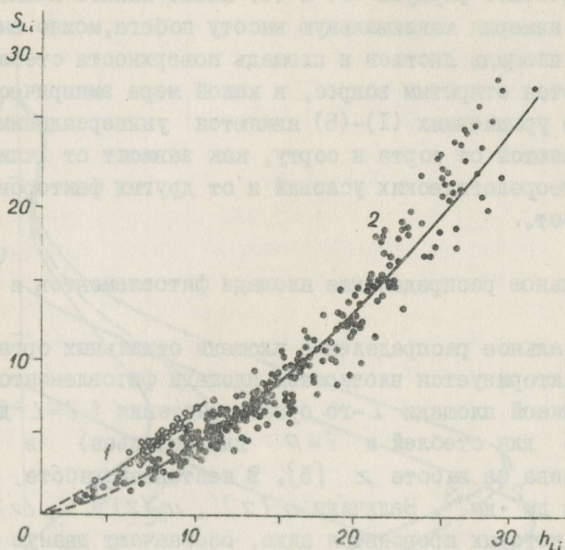


Рис. 6. Зависимость между длиной h_{Li} (в см) и площадью S_{Li} (в см²) листа в случае первого (1) и остальных листьев (2). Тарту, 1964-1965 гг.

Тот факт, что рост площади первого листа имеет иной характер по сравнению с остальными листьями объясняется, по-видимому, тем, что рост первого листа происходит не за счет продуктов фотосинтеза, а за счет продуктов, запасенных в зерне. В дальнейшем формула (4) используется при изучении динамики роста отдельных листьев.

В период вегетативного роста между зеленой площадью листьев $\bar{S}_L$ и высотой $\bar{z}_n$ побега (рис. 5, кривая I) имеет место линейная зависимость

$$\bar{S}_L = 1.7 (\bar{z}_n - 8). \quad (5)$$

Эмпирические формулы (3) и (5) имеют важное практическое значение: измеряя максимальную высоту побега, можно вычислить суммарную площадь листьев и площадь поверхности стебля. Однако остается открытым вопрос, в какой мере эмпирические постоянные в уравнениях (1)–(5) являются универсальными; как они изменяются от сорта к сорту, как зависят от климатических и метеорологических условий и от других факторов, влияющих на рост.

3. Вертикальное распределение площади фитоэлементов в посеве

Вертикальное распределение площади отдельных органов растений характеризуется плотностью площади фитоэлементов $u_i(z)$, т.е. величиной площади i -го органа растения ($i=L$ для листьев, $i=S$ для стеблей и $i=P$ для колосьев) в единице объема посева на высоте z [5]. В настоящей работе $u_i(z)$ выражена в $\text{дм}^2 \cdot \text{дм}^{-3}$. Величины $u_L(z)$, $u_S(z)$ и $u_P(z)$, рассмотрение которых проводится ниже, обозначают данную функцию соответственно для листьев, стеблей и колосьев.

а. Вертикальное распределение площади листьев

Динамика вертикального распределения плотности площади верхней стороны листьев $u_L(z)$ в течение вегетационного периода приведена на рис. 7 и в табл. 5. Из последних вытекает, что для посевов, обеспеченных минеральным питанием, вид кривых $u_L(z)$ изменяется одинаково для каждого года: с течением времени максимум кривых возрастает и перемещается в более высокие слои. В стадии роста последних листьев (кривая 3) плотность площади листьев $u_L(z)$ достигает максимума, находящегося на высоте примерно $z_0/3$, где z_0 – высота посева до колошения. Максимальные значения $u_L(z)$ равны $1.3\text{--}1.4 \text{ дм}^2 \cdot \text{дм}^{-3}$, что численно составляет примерно $L_{OL}/3$, где L_{OL} – суммарная площадь листьев в м^2 на квадратный метр посева. В то же время уже вследствие высыхания первых листьев, начинает уменьшаться площадь листьев в нижних слоях. До фазы колошения $u_L(z)$ еще несколько увеличивается в верхних сло-

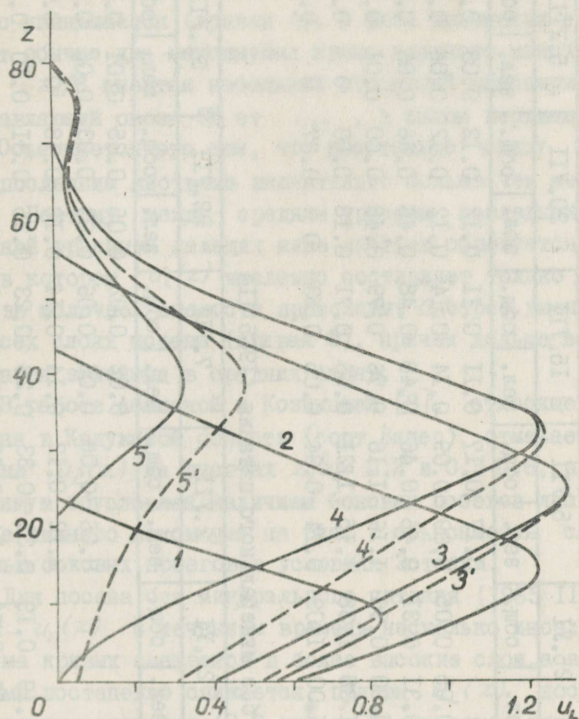


Рис. 7. Динамика вертикального распределения плотности площади листьев u_L (в $\text{дм}^2 \cdot \text{дм}^{-3}$) в посеве в течение вегетационного периода. Тарту, 1966 г.: 1-5 - зеленые листья, 3' - 5' - зеленые и высохшие листья вместе: 1 - 7 VI(18); 2 - 16 VI(27); 3 и 3' - 21 VI(32); 4 и 4' - 29 VI(40); 5 и 5' - 19 VII(60). Цифры в скобках показывают количество дней, начиная с появления всходов.

Т а б л и ц а 5

Динамика вертикального распределения плотности площади листьев $u_L(z)$ посева ячменя,
Тарту, 1965 г.

Посев с обеспеченным минеральным питанием (1965 I)

Слой (в см)	5.VI	10.VI	15.VI	25.VI		5.VII		15.VII		20.VII		5.VIII	
				зел.	общ.	зел.	общ.	зел.	общ.	зел.	общ.	зел.	общ.
50-60						0.17	0.17	0.11	0.11	0.12	0.12	0.03	0.06
40-50				0.05	0.05	0.09	0.09	0.14	0.14	0.12	0.12	0.06	0.11
30-40				0.31	0.31	0.46	0.46	0.48	0.48	0.46	0.46	0.06	0.25
20-30			0.29	0.90	0.90	1.16	1.16	0.76	0.79	0.48	0.60	0.01	0.29
10-20		0.44	0.85	1.38	1.38	1.15	1.21	0.56	0.71	0.18	0.50	0	0.20
0-10	0.46	0.84	1.03	1.00	1.09	0.74	0.94	0.05	0.53	0	0.37	0	0.10

Посев без минерального питания (1965 II)

Слой (в см)	12.VI		17.VI		22.VI		2.VII		7.VII		22.VII		31.VII	
	зел.	общ.	зел.	общ.	зел.	общ.	зел.	общ.	зел.	общ.	зел.	общ.	зел.	общ.
50-60									0.02	0.02	0.05	0.05	0.01	0.01
40-50							0.06	0.06	0.06	0.06	0.03	0.03	0.01	0.02
30-40							0.12	0.12	0.14	0.14	0.18	0.18	0	0.10
20-30					0.19	0.19	0.33	0.33	0.23	0.23	0.25	0.31	0.10	0.20
10-20	0.24	0.42	0.42		0.56	0.56	0.54	0.56	0.53	0.56	0.13	0.35	0.02	0.18
0-10	0.69	0.68	0.72		0.59	0.75	0.46	0.60	0.35	0.51	0	0.20	0	0.07

ях посева (выше $z_0/3$) главным образом за счет роста отростков растений, но в нижних слоях (ниже $z_0/3$) она постепенно уменьшается (кривая 4). В фазе колошения кривая $u_L(z)$ имеет обычно два максимума: кроме главного максимума на высоте $z_0/3$ имеется небольшой вторичный максимум, численно составляющий около 5% от L_{OL} , в самом верхнем слое листьев. Объясняется это тем, что расстояние между последним и предпоследним листьями значительно больше чем между предыдущим. Поэтому между средним уровнем последних листьев и верхней границей лежащих ниже листьев образуется пространство, в котором $u_L(z)$ численно составляет только 2-3% от L_{OL} . В фазе молочной спелости происходит быстрое уменьшение $u_L(z)$ во всех слоях посева (кривая 5), причем дольше всего листья держатся зелеными в средних слоях.

В работе Абашиной и Козинцева [8], относящейся к посеву ячменя в Калужской области (сорт Винер), отмечается два максимума $u_L(z)$ на высотах $z/z_0 = 0.2$ и $0.5-0.6$, причем нижний максимум обусловлен наличием боковых побегов листьев. Отсутствие нижнего максимума на рис. 7 объясняется слабой развитостью боковых побегов в условиях Эстонии.

Для посева без минерального питания (1965 II) изменение вида $u_L(z)$ с течением времени несколько иное: высота максимума кривых смещается в более высокие слои, а значение максимума постепенно снижается, причем $u_L(z)$ достигает максимального значения ($0.7 \text{ дм}^2 \cdot \text{дм}^{-3}$) в самом нижнем слое (0-10 см) в стадии роста 4-го листа (начало подрастания). Объясняется это двумя обстоятельствами, обусловленными недостатком минерального питания. Во-первых, листья растений не достигают такой длины, как в посеве с обеспеченным минеральным питанием и, следовательно, их площадь меньше. Кроме того, меньше и количество листьев. Во-вторых, пожелтение листьев в посеве 1965 II началось примерно на одну неделю раньше (непосредственно после достижения максимального значения $u_L(z)$ в самом нижнем слое) и происходило интенсивнее, чем в посеве 1965 I. В остальном ход кривых $u_L(z)$ посева 1965 II аналогичен ходу кривых $u_L(z)$ для посева, обеспеченного минеральным питанием.

Т а б л и ц а 6

Функция $L(z) = \int_z^{z_0} u_L(z) dz$ для листьев ячменя, Тарту, 1965 г.

Посев с обеспеченным минеральным питанием (1965 I)

Глубина (в см)	5.УІ	10.УІ	15.УІ	25.УІ		5.УІІ		15.УІІ		20.УІІ		5.УІІІ	
				зел.	общ.	зел.	общ.	зел.	общ.	зел.	общ.	зел.	общ.
10	0.46	0.44	0.29	0.05	0.05	0.17	0.17	0.11	0.11	0.12	0.12	0.03	0.06
20		1.28	1.14	0.36	0.36	0.26	0.26	0.25	0.25	0.24	0.24	0.09	0.17
30			2.17	1.26	1.26	0.72	0.72	0.73	0.73	0.70	0.70	0.15	0.42
40				2.64	2.64	1.88	1.88	1.49	1.52	1.18	1.30	0.16	0.71
50				3.64	3.75	3.03	3.09	2.05	2.23	1.36	1.80		0.91
60						3.77	4.03	2.10	2.76		2.17		1.01

Посев без минерального питания (1965 II)

Глубина (в см)	12.УІ	17.УІ		22.УІ		2.УІІ		7.УІІ		22.УІІ		31.УІІ	
		зел.	общ.	зел.	общ.	зел.	общ.	зел.	общ.	зел.	общ.	зел.	общ.
10	0.24	0.42	0.42	0.19	0.19	0.06	0.06	0.02	0.02	0.05	0.05	0.01	0.01
20	0.93	1.10	1.14	0.75	0.75	0.18	0.18	0.08	0.08	0.08	0.08	0.02	0.03
30				1.34	1.50	0.51	0.51	0.22	0.22	0.26	0.26	0.08	0.13
40						1.05	1.07	0.45	0.45	0.51	0.57	0.18	0.33
50						1.51	1.67	0.98	1.01	0.64	0.92	0.20	0.51
60								1.33	1.53		1.12		0.58

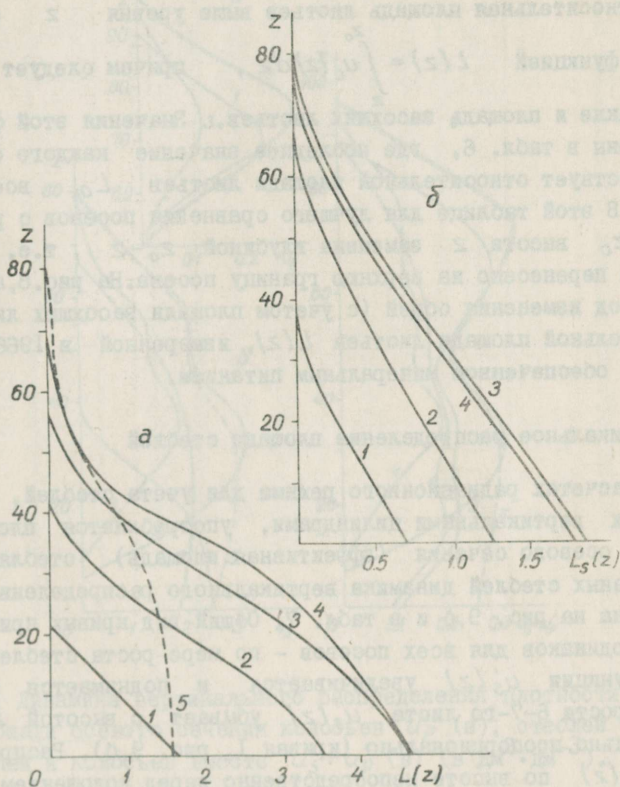


Рис. 8. Динамика общей относительной площади фитоэлементов L (в $\text{м}^2 \cdot \text{м}^{-2}$) в посеве. Тарту, 1966 г.:

а. $L(z)$ - листья: 1 - 7 VI; 2 - 16 VI; 3 - 21 VI; 4 - 29 VI; 5 - 19 VII;

б. $L'_s(z)$ - осевое сечение стеблей: 1 - 21 VI; 2 - 29 VI; 3 - 19 VII; 4 - 3 VIII(75).

Для вычисления режима ФАР в посеве необходимо располагать данными относительной площади всех надземных органов растений. Относительная площадь листьев выше уровня z определяется функцией
$$L(z) = \int_z^{z_0} u_L(z) dz,$$
 причем следует учитывать также и площадь засохших листьев. Значения этой функции приведены в табл. 6, где последнее значение каждого столбца соответствует относительной площади листьев L_{0L} всего посева. В этой таблице для лучшего сравнения посевов с различными z_0 высота z заменена глубиной $z_0 - z$, т.е. начало отсчета перенесено на верхнюю границу посева. На рис. 8, а изображен ход изменения общей (с учетом площади засохших листьев) относительной площади листьев $L(z)$, измеренной в 1966 г. на посеве, обеспеченном минеральным питанием.

б. Вертикальное распределение площади стеблей

В расчетах радиационного режима для учета стеблей, моделируемых вертикальными цилиндрами, употребляется плотность площади осевого сечения (эффективная площадь) стебля $u'_S(z)$. Для зеленых стеблей динамика вертикального распределения $u'_S(z)$ приведена на рис. 9, б и в табл. 7. Общий вид кривых приблизительно одинаков для всех посевов — по мере роста стеблей максимум функции $u'_S(z)$ увеличивается и поднимается вверх. В фазе роста 6–7-го листа $u'_S(z)$ убывает с высотой z приблизительно пропорционально (кривая 1, рис. 9, б). Распределение $u'_S(z)$ по высоте непосредственно перед колошением показывает кривая 2. В период после окончания колошения до полного прекращения роста стеблей (кривая 3) $u'_S(z)$ еще не увеличивается в верхних и средних слоях посева, причем в средних слоях преимущественно за счет роста боковых побегов. Этим определяется и появление двойного максимума. В самых нижних слоях в то же время происходит уже заметное пожелтение стеблей. В дальнейшем $u'_S(z)$ зеленых стеблей уменьшается во всех слоях (кривая 4), причем у стеблей, как и у листьев, зеленая площадь сохраняется самое долгое время в средних слоях посева.

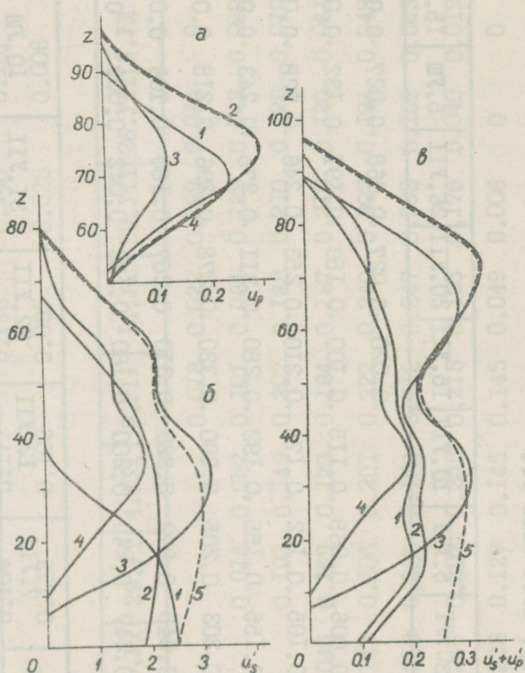


Рис. 9. Динамика вертикального распределения плотности зеленой площади осевого сечения колосьев u_p' (а), стеблей u_s' (б) и стеблей и колосьев вместе $u_s' + u_p'$ (в) (в $\text{дм}^2 \cdot \text{дм}^{-3}$). Тарту, 1966 г.:

а. 1 - 9 VII(50), 2 - 19 VII, 3 - 26 VII, 4 (пунктирная) - общая плотность площади после приостановления роста;

б. 1 - 21 VI, 2 - 29 VI, 3 - 19 VII, 4 - 26 VII(67), 5 - общая (зеленая и желтая вместе) плотность площади после приостановления роста;

в. 1 - 4 VII(45), 2 - 9 VII, 3 - 19 VII, 4 - 26 VII, 5 - общая плотность площади после приостановления роста растений.

Т а б л и ц а 7

Вертикальное распределение плотности площади осевого сечения зеленой части стеблей $u'_s(z)$,
Тарту, 1965-1966 гг.

Посев	Слой (в см)	20.VI	25.VI	30.VI	5.VII	10.VII	15.VII	20.VII	26.VII	5.VIII	15.VIII
1965 I	60-70						0.020	0.027	0.068	0.027	0.013
	50-60			0.006	0.068	0.115	0.100	0.159	0.191	0.132	0.014
	40-50			0.105	0.162	0.176	0.210	0.253	0.246	0.228	0.093
	30-40		0.061	0.155	0.155	0.192	0.280	0.311	0.275	0.243	0.089
	20-30	0.009	0.159	0.203	0.205	0.290	0.320	0.278	0.296	0.218	0.090
	10-20	0.110	0.187	0.248	0.272	0.323	0.310	0.267	0.180	0.106	0.018
	0-10	0.190	0.246	0.247	0.240	0.200	0.160	0.122	0.042	0.009	0

Посев	Слой (в см)	22.VI	2.VII	7.VII	12.VII	22.VII	31.VII	10.VIII
1965 II	50-60				0.023	0.047	0.029	0.018
	40-50		0.017	0.094	0.105	0.142	0.102	0.064
	30-40		0.094	0.146	0.117	0.187	0.161	0.162

20-30		0.155	0.140	0.129	0.236	0.190	0.149
10-20	0.050	0.146	0.164	0.177	0.196	0.140	0.107
0-10	0.120	0.150	0.112	0.102	0.085	0.028	0.006

Посев	Слой (в см)	16.VI	21.VI	25.VI	29.VI	4.VII	9.VII	14.VII	19.VII	26.VII	3.VIII
1966 I	70-80						0.018	0.022	0.039	0.014	0
	60-70				0.014	0.052	0.101	0.084	0.127	0.043	0.002
	50-60				0.103	0.149	0.202	0.188	0.210	0.128	0.010
	40-50			0.040	0.169	0.173	0.184	0.187	0.210	0.130	0.061
	30-40		0.015	0.143	0.206	0.201	0.222	0.240	0.307	0.194	0.043
	20-30		0.129	0.215	0.206	0.180	0.212	0.247	0.293	0.109	0.043
	10-20	0.063	0.224	0.246	0.207	0.205	0.215	0.193	0.176	0.040	0.019
	0-10	0.197	0.236	0.228	0.127	0.145	0.145	0.049	0.006	0	0

При изучении радиационного режима посева необходимо учитывать не только зеленую часть, но и суммарную площадь осевого сечения зеленой и желтой частей стеблей. После прекращения роста растений суммарная $u'_s(z)$ существенно не меняется и ее можно до самого конца вегетационного периода считать постоянной (пунктирная кривая 5 на рис. 9,б). Постоянство $u'_s(z)$ наступило в среднем через 55 дней после появления всходов. На

рис. 8,б приведены значения функции $L'_s(z) = \int_z^{z_{os}} u'_s(z) dz$, которая дает относительную площадь осевого сечения стебля (зеленые и желтые вместе) выше уровня z , причем $z_{os} = \bar{z}_s + 2\sigma_{zs}$ - статистическая верхняя граница высот стеблей. Данные показывают, что максимальное значение относительной площади осевого сечения стебля L'_{os} посева 1965 I превышает соответствующее значение посева 1965 II в 1.5 раза.

Следует отметить, что у злаковых культур кроме зеленых листьев фотосинтезируют и зеленые стебли. Поэтому для характеристики фотосинтезирующей площади стеблей необходимо учитывать не их осевое сечение $u'_s(z)$, а всю боковую площадь $u_s(z) = \pi u'_s(z)$.

в. Вертикальное распределение площади колосьев

Детальный учет ассимилирующей площади колосьев представляет значительные методические трудности. В настоящей работе она учтена приближенно, моделированием колоса как вертикального цилиндра. При изучении радиационного режима посева такая модель колоса является приемлемой, но при изучении фотосинтезирующей деятельности колоса необходимо проводить более детально его расчленение и геометрическое моделирование.

Распределение плотности площади осевого сечения зеленых колосьев $u'_p(z)$ по высоте в отдельные дни вегетационного периода дано на рис. 9,а и в табл. 8; из последних вытекает, что для посевов, обеспеченных минеральным питанием, кривые вертикального распределения плотности площади осевого сечения зеленых колосьев симметричны относительно максимального значения в течение всего вегетационного периода (1965 I, 1966 I),

Т а б л и ц а 8

Функция $u'_p(z)$ посева ячменя, Тарту, 1965-1966 гг.

Слой (в см)	I 9 6 5 I					I 9 6 5 II				
	5.VII	15.VII	26.VII	5.VIII	15.VIII	7.VII	12.VII	22.VII	31.VII	10.VIII
80-90		0.05	0.10	0.06						
70-80	0.14	0.18	0.23	0.16						
60-70	0.20	0.22	0.28	0.23	0.06	0.12	0.13	0.15	0.14	0.06
50-60	0.10	0.11	0.15	0.15	0.12	0.13	0.18	0.20	0.20	0.13
40-50			0.04	0.05	0.04				0.016	0.018
30-40									0.045	0.046
20-30									0.014	0.018

Слой (в см)	I 9 6 6 I					
	4.VII	9.VII	14.VII	19.VII	26.VII	3.VIII
90-100			0.02	0.02	0.02	
80-90	0.03	0.06	0.12	0.15	0.13	
70-80	0.10	0.19	0.23	0.30	0.29	
60-70	0.09	0.19	0.12	0.18	0.20	0.01
50-60	0.02	0.05	0.02	0.03	0.05	0.02
40-50					0.01	0.02
30-40					0.01	0.01

Таблица 9

Функция $L_s + p = \int_z^{\infty} (u'_s + u'_p) dz$ для стеблей и колосьев ячменя, Тарту, 1965-1966 гг.

Глубина (в см)	1965 I					1966 I				
	5.VII	15.VII	26.VII	5.VIII	15.VIII	4.VII	9.VII	19.VII	26.VII	3.VIII
10	0.14	0.05	0.10	0.09	0.08					
20	0.34	0.23	0.33	0.32	0.31	0.03	0.06	0.02	0.02	0.02
30	0.51	0.47	0.68	0.67	0.66	0.13	0.27	0.17	0.15	0.14
40	0.67	0.68	1.02	1.01	0.99	0.27	0.56	0.51	0.47	0.40
50	0.83	0.90	1.31	1.29	1.27	0.44	0.81	0.82	0.82	0.67
60	1.03	1.18	1.58	1.56	1.54	0.61	0.99	1.06	1.07	0.93
70	1.30	1.50	1.88	1.86	1.84	0.81	1.21	1.27	1.28	1.18
80	1.54	1.80	2.14	2.12	2.10	0.99	1.42	1.57	1.56	1.45
90		2.06	2.38	2.36	2.34	1.20	1.64	1.86	1.86	1.74
100						1.47	1.90	2.14	2.15	2.03
								2.40	2.41	2.28

Глубина (в см)	1965 II				
	7.VII	12.VII	22.VII	31.VII	10.VIII
10					
20	0.12	0.13	0.15	0.14	0.13
30	0.25	0.33	0.40	0.39	0.37
40	0.34	0.44	0.54	0.55	0.53
50	0.49	0.56	0.73	0.78	0.77
60	0.63	0.69	0.96	1.02	1.01
70	0.79	0.87	1.16	1.22	1.21
	0.94	1.04	1.35	1.41	1.40

а для посева без минерального питания (1965 II) — только до колошения боковых побегов. Объясняется это тем, что боковые побеги расположены ниже главных. Пунктирная кривая на рис. 9, а показывает распределение $u'_p(z)$ зеленой и желтой частей колосьев для прекратившего рост посева, и в дальнейшем до конца вегетационного периода $u'_p(z)$ можно считать постоянной.

Значения относительной площади поперечного сечения колосьев (совместно зеленая и желтая части) выше уровня z определяются функцией $L'_p(z) = \int_z^{z_{op}} u'_p(z) dz$, где $z_{op} = \bar{z}_p + 2\sigma_{zp}$ — статистическая верхняя граница высоты колосьев. Полученные данные показывают, что относительная площадь L'_{op} для прекратившего рост посева с обеспеченным минеральным питанием (1965 I, 1966 I) превышает соответствующее значение посева 1965 II в 1.6–1.9 раза.

г. Вертикальное распределение суммарной площади стеблей и колосьев

На рис. 9, в представлено вертикальное распределение плотности зеленой площади осевого сечения $u'_s + u'_p$, создаваемой стеблями и колосьями посева 1966 I. Кривые 1 и 2 получены после колошения главных побегов, а кривая 3 соответствует посеву, полностью прекратившему рост (выросли и боковые побеги). Начиная с этого момента вертикальное распределение плотности суммарной площади осевых сечений стеблей и колосьев $u'_s + u'_p$ (совместно зеленая и желтая части) можно считать практически постоянным (пунктирная кривая 5 на рис. 9, в), а зеленая часть поверхности непрерывно уменьшается. Следует отметить, что в отдельные годы это распределение может несколько отличаться, так как в зависимости от факторов действия (условия минерального питания, гидрометеорологические условия и т.д.) могут вырастать посевы различной высоты и густоты, имеющие также боковые побеги различной густоты и высоты. Кривая 4 соответствует фазе восковой спелости, когда зеленая площадь стеблей и колосьев уже заметно уменьшилась.

В табл. 9 приведены значения суммарной относительной пло-

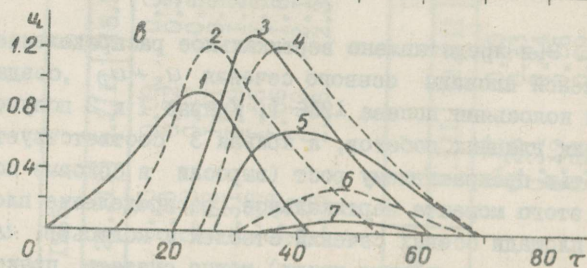
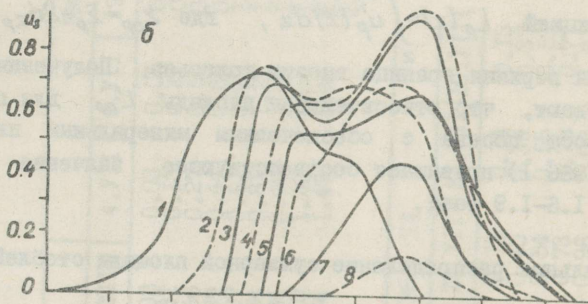
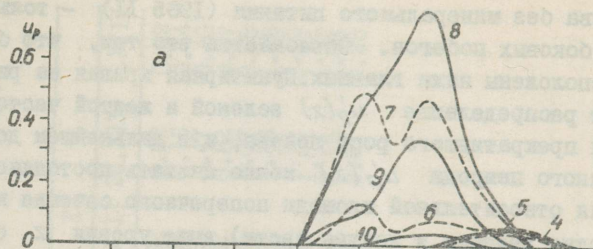


Рис. 10. Изменение плотности площади фитоэлементов $u(z)$ в каждом 10-сантиметровом слое посева в течение вегетационного периода. Тарту, 1966 г.: а - боковая площадь колосьев, б - боковая площадь стеблей, в - площадь листьев; τ - дни вегетации, начиная с появления всходов. (Нумерация слоев начинается снизу.)

щади осевых сечений стеблей и колосьев (зеленые и желтые вместе) над уровнем z , т.е. значения функции $L'_{s+p} = \int_z^{z_{op}} (u'_s + u'_p) dz$, где z_{op} — верхняя граница посева.

Представленные данные показывают, что вертикальное распределение фитоплощади отдельных органов растений в посевах ячменя представляет собой динамическую систему, изменяющуюся в течение вегетационного периода в связи с ростом и развитием посева. При этом чередуется как ассимилирующая роль отдельных ярусов посева, так и роль отдельных органов. Динамика этой системы в некоторой степени отражена на рис. 10, где представлен ход количества зеленой фитоплощади в каждом 10-сантиметровом слое в течение вегетационного периода отдельно для колосьев, стеблей и листьев. Наличие двойных максимумов для стеблей и колосьев обусловлено ростом боковых побегов. Этим же объясняется и то обстоятельство, что позднее всего желтеет слой на высоте 40–70 см, где заканчивается рост боковых побегов.

В зависимости от сортовых различий и погодных условий динамика роста боковых побегов может варьировать в более широких пределах, чем динамика роста главных побегов. В результате этого второй минимум может снижаться или совсем исчезнуть, как например, в посевах 1965 г. Рис. 10 также наглядно иллюстрирует ту громадную роль, которую в ассимиляционной деятельности посева ячменя играют стебли и колосья.

4. Пространственная ориентация площади листьев и ее динамика

Пространственная ориентация листьев в посевах ячменя определялась по методике [6] в предположении отсутствия азимутальной зависимости ориентации листьев. Была найдена функция пространственной ориентации листьев $g_L(\varphi_L)$ в зависимости от угла наклона нормали φ_L к верхней стороне листа, отсчитываемого от вертикального направления и изменяющегося от 0° до $\pi/2$. Численно $g_L(\varphi_L) \sin \varphi_L d\varphi_L$ выражает вероятность того, что нормали листьев заключены между углами наклона φ_L и $\varphi_L + d\varphi_L$.

Т а б л и ц а 10

Среднее для посева распределение ориентации листьев ячменя по углу наклона α в отдельные фазы вегетационного периода, Тарту, 1964-1966 гг.

Число \ Угол наклона (в град.)	0-15	15-30	30-45	45-60	60-75	75-90	Фаза развития
24.VI 1964	0.147	0.067	0.144	0.207	0.274	0.161	Выход в трубку
20.VI 1965	0.146	0.115	0.181	0.167	0.268	0.123	- " -
15.VI 1966	0.099	0.080	0.151	0.213	0.260	0.197	- " -
5.VII 1965	0.161	0.105	0.125	0.228	0.245	0.136	Колошение
29.VI 1966	0.073	0.056	0.092	0.204	0.289	0.286	- " -
9 и 15.VII 1964	0.086	0.070	0.131	0.212	0.272	0.229	Молочная спелость
Среднее за весь вегетационный период	0.119	0.082	0.137	0.205	0.268	0.189	
Равномерное распределение	0.034	0.100	0.159	0.207	0.241	0.259	
Процентное отклонение среднего распределения от равномерного	+250	-18	-14	-1	+11	-27	

Для определения $g_L(\chi_L)$ в посеве выбирался участок ряда, высота которого была возможно близкой к средней высоте посева. Растения на этом участке делились на горизонтальные слои толщиной в 10 см и в каждом слое определялось направление нормалей частей листьев по углу наклона χ_L (по 6 интервалов $\Delta\chi_L$ по 15°) при помощи приспособления Лайска [10]. С помощью фотопланиметра для каждого слоя и интервала $\Delta\chi_L$ определялась площадь листьев. На основании полученных данных вычислялась функция $g_L(z, \chi_L)$. В табл. 10 приведены значения функции $g_L(\chi_L)$ для всего посева в отдельные дни вегетационного периода. На основе таблицы сделан рис. 11, изображающий динамику функции $g_L(\chi_L) \sin \chi_L$. Кривая 2 на рисунке соответствует стадии выхода в трубку и колошения, кривая 3 — стадии молочной спелости. Для сравнения на рисунке изображена функция $\sin \chi_L$, т.е. равномерное распределение нормалей листьев в верхней полусфере (кривая 1). В табл. 10 дано также и среднее для посева распределение ориентации листьев по углу наклона за весь вегетационный период.

Данные табл. 10 и рис. 11 позволяют сделать следующие выводы:

1. В течение вегетационного периода для посева ячменя максимум углов наклона нормалей (в среднем 0.27) находится в промежутке $60-75^\circ$. В среднем за весь вегетационный период $2/3$ зеленой площади листьев имеют углы наклона $45-90^\circ$ (более вертикальные листья) и $1/3 - 0-45^\circ$ (более горизонтальные листья).

2. Листьев, близких к горизонтальному расположению, в среднем в 2.5 раза больше, а листьев, близких к вертикальному расположению, на 30% меньше, чем при равномерном распределении ориентации. Это различие в первой половине вегетационного периода более заметное (рис. 11, кривая 2), чем во второй (кривая 3).

3. В пределах углов наклона в промежутке $15-75^\circ$ среднее за весь вегетационный период распределение ориентации листьев по углу наклона не отличается от равномерного распределения ориентации более, чем на $\pm 20\%$, причем зависимость от фазы развития посева не существенна.

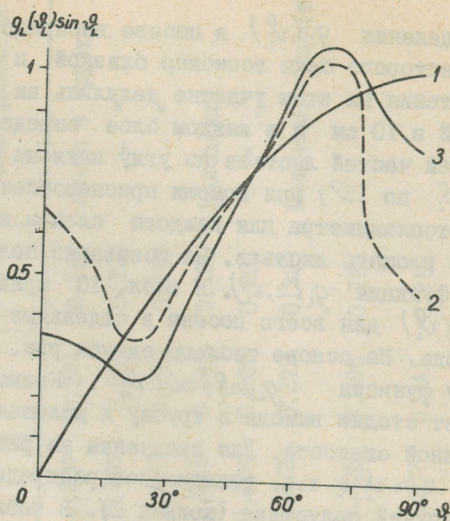


Рис. II. Распределение листовых нормалей по углам наклона в посеве ячменя. Тарту, 1964-1966 гг.: 1 - равномерное распределение, 2 - первая половина вегетационного периода, 3 - вторая половина вегетационного периода (после колошения).

4. Ход кривой распределения ориентации листьев в некоторой степени зависит от агрометеорологических условий.

По найденной эмпирической функции пространственной ориентации листьев (рис. II) вычислялась функция $G_L(h_0)$ [II], т.е. эффективная проекция единицы площади листьев в единице объема посева в направлении Солнца. Результаты вычислений показали, что зависимость $G_L(h_0)$ от $\sin h_0$ приблизительно линейная, причем $G_L(h_0)$ убывает с высотой Солнца. Функция $G_L(h_0)$ зависит также от фазы развития посева. В первой половине вегетационного периода (рис. II, кривая 2) G_L можно вычислить

по эмпирической формуле

$$G_L(h_0) = 0.39 + 0.20 \sin h_0 \quad (6)$$

для высот Солнца $20-70^\circ$. Относительное отклонение фактических значений $G_L(h_0)$ от 0.5 (равномерная ориентация) в интервале высот Солнца $0-60^\circ$ составляет $\pm 12\%$. Во второй половине вегетационного периода (кривая 3), для того же интервала высот Солнца, относительное отклонение $G_L(h_0)$ от 0.5 составляет только $\pm 2-3\%$, причем для всех высот Солнца $G_L(h_0)$ можно найти по формуле

$$G_L(h_0) = 0.49 + 0.02 \sin h_0. \quad (7)$$

При высоте Солнца 30° $G_L(h_0) = 0.5$ в течение всего вегетационного периода.

На основании вышеприведенных результатов определения ориентации листьев в посеве ячменя можно заключить, что в первом приближении пространственную ориентацию листьев в посеве можно считать равномерной, особенно во второй половине вегетационного периода (после колошения).

Поступила в редакцию
18 марта 1969 г.

Литература

1. Н и ч и п о р о в и ч А.А. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. XV Тимирязевское чтение. М., Изд. АН СССР, 1956.
2. Н и ч и п о р о в и ч А.А. О путях повышения продуктивности фотосинтеза растений в посевах. В сб. "Фотосинтез и вопросы продуктивности растений". М., Изд. АН СССР, 1963, 5-36.
3. Н и ч и п о р о в и ч А.А. Задачи работ по изучению фо-

- тосинтетической деятельности растений как фактора продуктивности. В сб. "Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности". М., "Наука", 1966, 7-50.
4. Росс Ю., Власова М. Биометрическая характеристика и динамика развития посева кукурузы. В сб. "Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности". М., "Наука", 1966, 78-95.
 5. Росс Ю., Нильсон Т. Вертикальное распределение биомассы в сельскохозяйственных посевах. В сб. "Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности". М., "Наука", 1966, 96-108.
 6. Росс Ю., Нильсон Т. Пространственная ориентация листьев в посевах и методика ее определения. В сб. "Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности". М., "Наука", 1966, 109-125.
 7. Купченко Г.С. Некоторые биометрические характеристики озимых культур. "Тр. Гл. геофиз. обсерв.", 1968, вып. 229, 7-22.
 8. Абашина Е.В., Козинец Д.В. Особенности геометрической структуры посевов ячменя. "Тр. Ин-та эксперим. метеорол.", 1968, вып. 4, 91-100.
 9. Пийклик К. О влиянии засушливых периодов на урожай ячменя. "Метеорол. и гидрология", 1968, № 4, 94-95.
 10. Лайск А. Усовершенствованный фотопланиметр и приспособление для определения ориентации листьев. В сб. "Вопросы радиационного режима растительного покрова". Тарту, 1965, 102-113.
 11. Росс Ю., Нильсон Т. Пропускание прямой радиации Солнца сельскохозяйственными посевами. В сб. "Вопросы радиационного режима растительного покрова". Тарту, 1965, 25-64.

Phytometric Characteristics and Photosynthetic Productivity of the Barley Stand

I. Agrometeorological Conditions and Geometrical Structure of the Stand

H. Mägi and J. Ross

Agrometeorological conditions (incident photosynthetically active radiation, air temperature, the sum of the effective temperature, the amount of precipitation, reserve of the productive soil water and phenological characteristics) during the vegetative period in 1964-1966 are characterized for a barley stand in Estonia (Figs. 1-2 and Tables 1-3). The mean values and the statistical characteristics of their variability for plant height z_p , stalk height and diameter, number of leaves per plant, as well as their change during the vegetative period are determined from phytometrical measurements (Fig. 3 and Table 4). The following allometric equations are derived: the lateral of the stalk $S_s = 1.35(z_p - 23)$ (Fig. 5), the leaf area per plant $S_L = 1.7(z_p - 8)$ (Fig. 5), the area of the i -th leaf $S_{Li} = 0.43 h_{Li}^{1.55}$ (Fig. 6), where h_{Li} denotes the length of the i -th leaf. Quantities z_p and h_{Li} are given in cm, areas S_s , S_L and S_{Li} - in cm^2 .

The vertical distribution and its dynamics during the vegetative period for leaf, stalk and ear area density as well for downward cumulative leaf, stalk and ear area index are presented in Figs. 7-9 and Tables 5-9. The maximum leaf area density $u_L(z) = 1.4 \text{ dm}^2 \cdot \text{dm}^{-3}$ is observed at height $z_p/3$. The maximum values of the green area index have been obtained in the period of ear emergence and are: 4.5 for leaves, 5.7 for stalks and 2.5 for ears. The distribution function $g_L(\vartheta_L)$ of leaf inclination is presented in Fig. 11 and Table 10. It indicates that the amount of the vertical leaves in the barley stand increases during the vegetative period.

ФИТОМЕТРИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ
ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОСЕВА ЯЧМЕНЯ
II. ДИНАМИКА РОСТА АССИМИЛИРУЮЩЕЙ ПЛОЩАДИ И НАКОПЛЕНИЯ
ФИТОМАССЫ ПОСЕВА

Х. Мяги, Ю. Росс

На основе данных, изложенных в первой части работы, приводятся закономерности динамики роста отдельных листьев, всей ассимилирующей площади, включая стебли и колосья, а также динамика накопления сухой фитомассы отдельных органов растений. Установлено, что кривые роста зеленой площади и сухой фитомассы отдельных листьев имеют сходный, но не тождественный ход. Ростовые функции отдельных листьев имеют одинаковый вид, за исключением первого и последнего листа. Число боковых побегов и их рост варьируют в больших пределах в зависимости от метеорологических условий. Максимальная зеленая относительная площадь листьев в посеве ячменя колеблется в пределах 3.5-4.5, боковой поверхности стеблей - 4-5 и колосьев - 1.5-2. В неудобренном посеве эти показатели занижены в среднем в два раза. В фотосинтетическом потенциале посева доля листьев составляет 27-44%, доля стеблей - 45-55% и доля колосьев - 11-18% всего посева.

Введение

В первой части работы [I] были приведены данные об агрометеорологических условиях, о фитометрических характеристиках растений, вертикальном распределении фитомассы отдельных органов и ориентации листьев в посеве ячменя за 1964-1965 гг. в Эстонии.

В настоящей, второй части работы рассматривается динамика роста листовой поверхности и фитомассы как по отдель-

ным листьям, так и по всему растению и посеву. Полученные результаты служат основой для дальнейшего анализа продуктивности посева ячменя. Они показывают также, что на основе простых фитометрических измерений можно получить весьма интересную информацию о динамике роста и продуктивности посева.

В третьей части работы будут рассмотрены характеристики продуктивности и влияние на них агрометеорологических факторов.

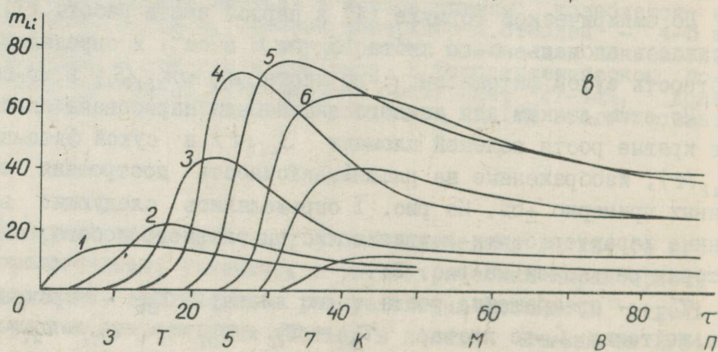
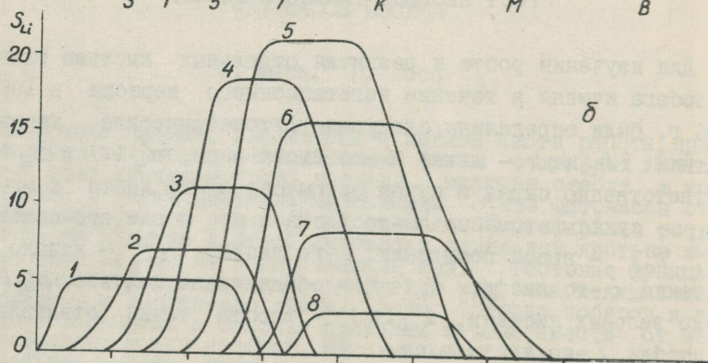
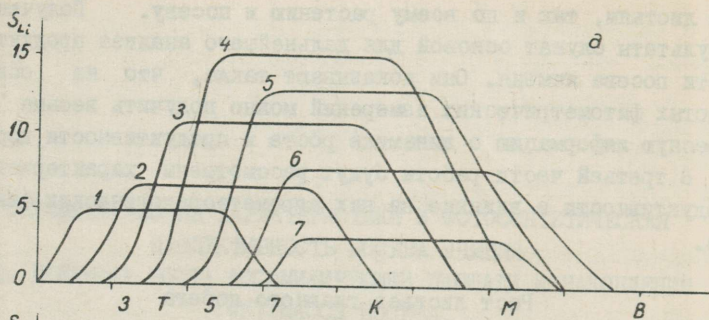
Рост листьев главного побега

Для изучения роста и развития отдельных листьев главного побега ячменя в течение вегетационного периода в 1965 и 1966 г. были определены следующие фитометрические характеристики: $h_{Li}(\tau)$ — длина i -го листа в см, $m'_{Li}(\tau)$ и $m_{Li}(\tau)$ — соответственно сырая и сухая фитомасса i -го листа в мг-ах, m_{oli} — сухая фитомасса i -го листа в мг после его пожелтения, τ_{oi} — время появления i -го листа, τ_{2i} — начало пожелтения i -го листа, $n_L(\tau)$ — общее число листьев, $n_{\phi_L}(\tau)$ — число зеленых листьев, $z_{Li}(\tau)$ — высота точки ответвления от стебля i -го листа в см.

По эмпирической формуле (4) в первой части работы [1] вычислялась площадь i -го листа $S_{Li}(\tau)$ в см² и определялась плотность сухой фитомассы i -го листа $\phi_{Li} = m_{Li}/S_{Li}$ в мг·см⁻².

По этим данным для каждого листа были нарисованы сглаженные кривые роста зеленой площади $S_{Li}(\tau)$ и сухой фитомассы $m_{Li}(\tau)$, изображенные на рис. I. Точность построения этих кривых примерно $\pm 5\%$. Из рис. I определялись следующие временные характеристики развития листовой главной побега, смысл которых разъяснен на рис. 2:

τ_{ii} — прекращение роста i -го листа; τ_{3i} — прекращение желтения i -го листа; $\tau_{Gi} = \tau_{ii} - \tau_{oi}$, $\tau_{Mi} = \tau_{2i} - \tau_{ii}$, $\tau_{Di} = \tau_{3i} - \tau_{2i}$, $\tau_{Ai} = \tau_{Gi} + \tau_{Mi} + \tau_{Di}$ — соответственно периоды роста, зрелости, желтения и жизни i -го листа в сутках; $T_{Gi} = \tau_{oi} - \tau_{oi-1}$ — пластокрон появления i -го листа, т.е. интервал времени между моментами появления ($i-1$)-го и i -го листа в сутках; $T_{Mi} = \tau_{ii} - \tau_{ii-1}$ и $T_{Di} = \tau_{2i} - \tau_{2i-1}$ — плас-



токроны достижения зрелости и начала отмирания i -го листа;

$\frac{\max S_{Li}}{\tau_{Gi}}$ и $\frac{\max S_{Li}}{\tau_{Di}}$ - средние скорости роста и желтения i -го листа в $\text{см}^2 \cdot \text{сутки}^{-1}$; $\delta m_{Li} = \max m_{Li} / m_{0Li}$ - относительные числа, показывающие, во сколько раз уменьшается фитомасса i -го листа в течение периода старения; $S_L(\tau) = \sum_{i=1}^{n_L(\tau)} S_{Li}(\tau)$ - площадь листьев главного побега "среднего растения" в см^2 ;

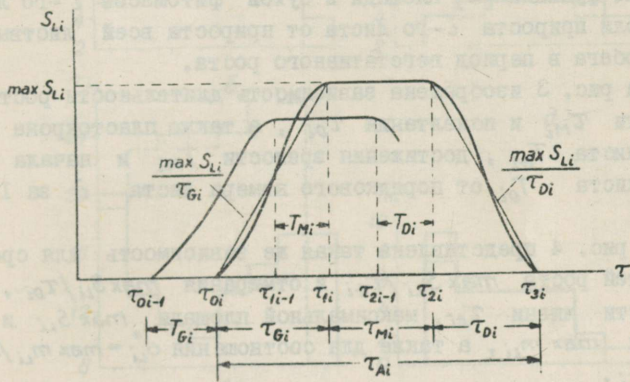


Рис. 2. Временные характеристики жизни i -го листа.

Рис. 1. Динамика площади зеленых листьев $S_{Li}(\tau)$ (в см^2) и сухой фитомассы листьев $m_{Li}(\tau)$ (в мг) главного побега в течение вегетационного периода: а - 1965 г., б, в - 1966 г., I вариант. Нумерация кривых соответствует порядковым номерам листьев. Обозначения на горизонтальной оси: 3, 5, 7 - время появления соответственно третьего, пятого и седьмого листа; Т - выход в трубку, К - колошение, М - молочная спелость, В - восковая спелость, П - полная спелость.

$S_{\phi i}(\tau) = \sum_{i=1}^{n_{\phi i}(\tau)} S_{\phi Li}(\tau)$ — площадь зеленых листьев главного побега в см²; $\Pi_{Li} = \int_{\tau_{oi}}^{\tau_{zi}} S_{\phi Li}(\tau) d\tau$ — фотосинтетический потенциал i -го листа в см²·сутки; $\gamma_{Li}^* = \frac{dS_{Li}}{d\tau}$ и $\gamma_{Li} = \frac{dm_{Li}}{d\tau}$ — скорости роста площади (см²·сутки⁻¹) и сухой фитомассы (мг·сутки⁻¹) i -го листа; $\alpha_{Li}^* = \frac{\gamma_{Li}^*}{\sum \gamma_{Li}^*}$ и $\alpha_{Li} = \frac{\gamma_{Li}}{\sum \gamma_{Li}}$ —

ростовые функции [2] площади и сухой фитомассы i -го листа, т.е. доли прироста i -го листа от прироста всей листвы главного побега в период вегетативного роста.

На рис. 3 изображена зависимость длительности роста τ_{Gi} , зрелости τ_{Mi} и пожелтения τ_{Di} , а также пластокрона появления листа T_{Gi} , достижения зрелости T_{Mi} и начала отмирания листа T_{Di} от порядкового номера листа i за 1965 и 1966 г.

На рис. 4 представлена такая же зависимость для средних скоростей роста $\max S_{Li}/\tau_{Gi}$ и отмирания $\max S_{Li}/\tau_{Di}$, длительности жизни τ_{Ai} , максимальной площади $\max S_{Li}$ и фитомассы $\max m_{Li}$, а также для соотношения $\phi_{Li}^* = \max m_{Li}/\max S_{Li}$ и ϕ_{Li} .

На рис. 5 приведены кривые скорости роста γ_{Li}^* и ростовые функции α_{Li}^* отдельных листьев.

На основании рисунков можно выявить ряд общих закономерностей развития листвы у главного побега ячменя и оценить влияние вариации агрометеорологических условий на динамику роста листвы.

Рост первого листа происходит в основном за счет веществ, запасенных в зерне и поэтому сравнительно мало зависит от вариации агрометеорологических условий. Средняя скорость роста его немного превышает соответствующее значение скорости роста 2-го листа (рис. 4, а), поскольку его рост происходит уже в основном за счет свежих ассимилятов, образуемых в процессе фотосинтеза первого листа. Средняя скорость роста тре-

твого листа приблизительно равна средней скорости роста первого листа. Из рис. 5,а, отражающего динамику скорости роста, видно, что в начальный период рост второго и третьего листьев происходит сравнительно медленно и мало зависит от

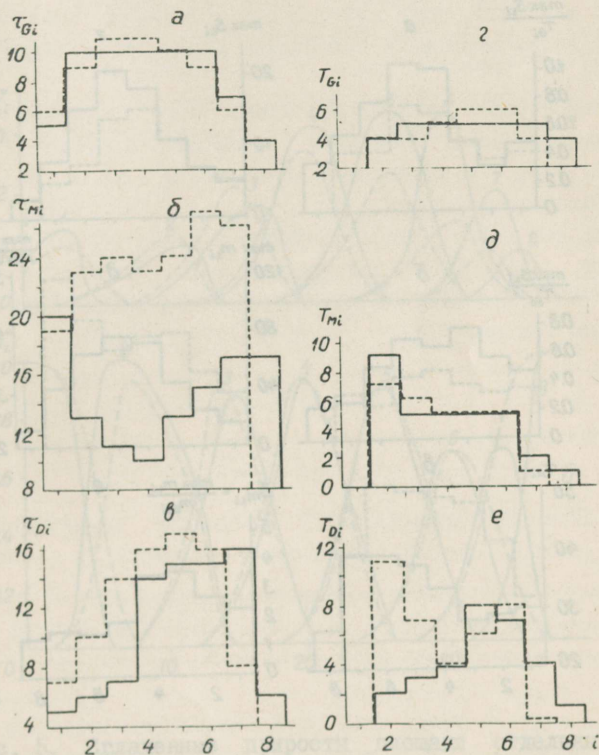


Рис. 3. Зависимость временных характеристик листа главного побега от его порядкового номера i . Обозначения см. в тексте. --- 1965 г.

— 1966 г., I вариант.

погодных условий. Кривые скорости роста первых трех листьев не симметричны относительно максимума. С увеличением порядкового номера листа максимальная площадь листьев постепенно растет (рис. 4, г и 5, а), но у первых трех листьев она практически была одинаковой в течение того и другого года.

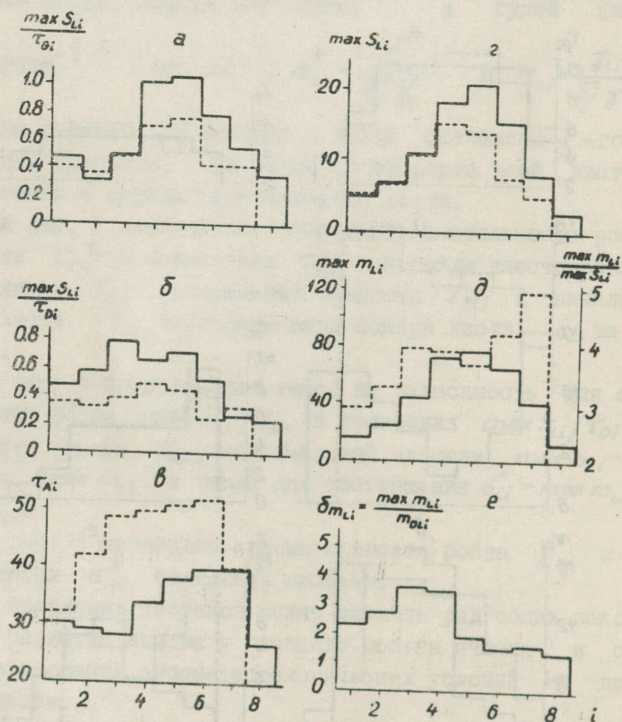


Рис. 4. Зависимость характеристик листа главного побега от его порядкового номера i . Обозначения см. в тексте. а, б, в, г, е: --- 1965 г., — 1966 г. д: --- $\max m_{Li}$, — $\max m_{Li}/\max S_{Li}$.

Наиболее интенсивно происходит рост ливтьв в период появления 4-го, 5-го и 6-го ливтьев, кривне скорости роста которых на рис. 5,а более или менее симметричны относительно максимума. После появления 5-го ливта начинается уже пожелтение первого ливта (рис. 1). Максимальную площадь имеют 4-ный и 5-ный ливтьв, площадь последующих постепенно уменьшается (рис. 4,г), также как и их средняя скорость роста (рис. 4,а).

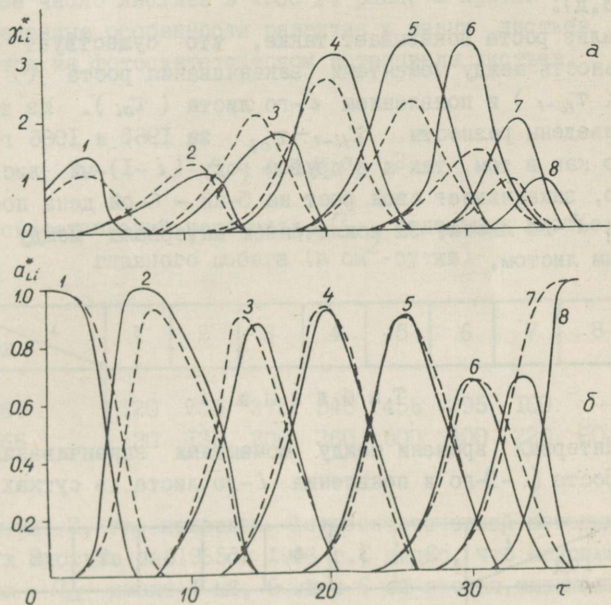


Рис. 5. Сглаженные приросты площади отдельных ливтьев $\gamma_{Li}^*(\tau)$ (в $\text{см}^2 \cdot \text{сутки}^{-1}$) (а) и сглаженные ростовые функции площади ливтьев $\alpha_{Li}^*(\tau)$ (б) главного побегоа. - - - 1965 г., — 1966 г. Нумерация кривых соответствует порядковым номерам ливтьев.

Пластокроны появления листьев T_{Gi} довольно стабильны: новый лист появляется через каждые 4-6 дней и этот интервал мало зависит от вариации агрометеорологических условий, также как и период роста τ_{Gi} (рис. 3,а). Последний равен 9-II дням для 2-го - 6-го листьев и заметно короче у последующих. Зависимость T_{Gi} от i была практически одинакова в 1965 и 1966 г. Так как рост 2-го и 3-го листьев происходит сравнительно медленно, то и пластокроны достижения зрелости максимальны между первыми и минимальны между последними листьями (рис. 3,д).

Анализ роста показывает также, что существует большая стабильность между моментами заканчивания роста $(i-1)$ -ого листа (τ_{i-1}) и появлением i -го листа (τ_{oi}). Из табл. I, где приведены разности $\tau_{i-1} - \tau_{oi}$ за 1965 и 1966 г., видно, что как в том, так и в другом году $(i-1)$ -ый лист, как правило, заканчивает свой рост на 5-ый - 6-ой день после появления i -го листа, за исключением интервала между первым и вторым листом.

Т а б л и ц а I

Интервал времени между моментами заканчивания роста $(i-1)$ -го и появления i -го листа (в сутках)

Год \ i	2	3	4	5	6	7	8
1965	2	5	6	5	6	6	-
1966	1	5	5	5	5	5	3

Из приведенных результатов видно, что начальному периоду роста листы главного побега ячменя характерен сравнительно стабильный внутренний ритм, определяемый, по-видимому, внутренним генетическим кодом онтогенеза и относительно большой независимостью от вариации агрометеорологических условий.

Однако эта стабильность не сохраняется во второй половине жизни листы. Начиная с четвертого листа средние скорости роста и максимальные площади листьев могут меняться в зависимости от погодных условий (рис. 4, а и г). Жаркая и сухая погода в 1966 г. стимулировала интенсивный рост и образование листовых поверхностей, что еще больше сократило период зрелости листьев (рис. 3, б) и ускорило пожелтение (рис. 4, б, 3, в и е). В результате этого в 1966 г. период жизни листьев τ_{Li} (рис. 4, в) примерно на 30% короче, чем в 1965 г., хотя общее число листьев в 1966 г. равно 8 против 7 в 1965 г. Вышеприведенные особенности развития и жизни листьев также сказываются на фотосинтетическом потенциале листьев.

Т а б л и ц а 2

Фотосинтетический потенциал Π_{Li} отдельных листьев главного побега (в $\text{см}^2 \cdot \text{сутки}$)

Год \ i	1	2	3	4	5	6	7	8
1965	120	205	375	545	455	295	100	-
1966	120	135	200	360	500	400	220	60

Из табл. 2, где приведен фотосинтетический потенциал Π_{Li} отдельных листьев за 1965 и 1966 г., видно, что максимальный потенциал Π_{Li} имеют 4-ый, 5-ый и 6-ой листья, минимальный — последний лист.

Так как фотосинтетический потенциал листа $\Pi_{Li} \sim \max S_{Li} \cdot \tau_{Li}$, то за счет взаимной компенсации $\max S_{Li}$ и τ_{Li} разница между Π_{Li} в 1965 и 1966 г. меньше, чем при $\max S_{Li}$ или τ_{Li} . Однако как видно из табл. 2, Π_{Li} больше 2-го, 3-го и 4-го листьев в 1965 г. и 5-го, 6-го и 7-го листьев в 1966 г., при чем Π_{Li} может различаться более чем в два раза.

Динамика роста последних двух листьев (6-го и 7-го в

1965 г., 7-го и 8-го в 1966 г.) весьма одинаковая в разрезе обоих годов (рис. 1, а и б), за исключением периода зрелости, который в 1965 г. в полтора раза длиннее.

Сказанное указывает на то, что характеристики начального и конечного периодов роста листвы более устойчивы к вариациям агрометеорологических условий, чем средний период интенсивного роста.

Зависимость максимальной площади листа от порядкового номера (рис. 4, г) напоминает кривую нормального распределения. Малые площади первых листьев обусловлены, по-видимому, недостаточной мощностью фотосинтезирующего аппарата. Малые площади последних листьев уже не лимитируются продукцией ассимилятов, а определяются генетической программой онтогенеза, в рамках которого начинается интенсивный рост репродуктивных органов и прекращается рост листвы. Листва главного побега достигает максимальной площади во время роста последнего листа.

Зависимость средней скорости роста от порядкового номера листа (рис. 4, а) напоминает кривую нормального распределения. Исключение представляет первый лист, рост которого вообще является нестандартным ввиду другого источника питания (зерно). Как и средняя скорость роста, средняя скорость пожелтения (рис. 4, а и б) также в 1966 г. больше, чем в 1965 г., но зависимость ее от порядкового номера листа выражена слабее по сравнению со скоростью роста.

Таким образом, для жаркого и засушливого лета 1966 г. характерны большая скорость роста и пожелтения, большие значения площади, но более короткий период зрелости отдельных листьев главного побега по сравнению с летом 1965 г.

Из рис. 5, а видно, что за отдельные годы скорость роста площади листьев с одинаковым порядковым номером может существенно различаться. Можно полагать, что это обусловлено погодными условиями, ограничивающими суммарную интенсивность фотосинтеза. Для уменьшения влияния погодного фактора рассмотрим вместо скорости роста ростовые функции площади отдельных листьев α_{Li}^* , т.е. относительные скорости роста площади i -го листа от суммарной скорости роста листвы главного

побега. Эти ростовые функции изображены на рис. 5,б. Вполне понятно, что ростовые функции первого и последнего листа имеют одинаковый вид в зеркальном изображении. Но более интересным является то обстоятельство, что ростовые функции остальных листьев имеют весьма сходный одновершинный вид и что они значительно меньше зависят от погодных условий, чем абсолютные скорости роста на рис. 5,а. Это указывает на то, что ростовые функции отражают в основном внутренний закон развития и роста листы и что этот закон является сравнительно устойчивым в отношении вариации агрометеорологических условий.

Аналогичный вид ростовых функций получен также Сазки [3] для растений табака и маха.

Хотя рост сухой фитомассы и зеленой площади отдельных листьев почти одинаков, оба процесса не тождественны. Это связано с тем, что поверхностная плотность фитомассы $\sigma_{Li} = m_{Li} / S_{Li}$ не является постоянной величиной, а меняется в зависимости от порядкового номера листа и от погодных условий, а также и с тем, что в связи с пожелтением начинается отток старых ассимилятов из листьев.

На рис. 1,в изображено изменение фитомассы отдельных листьев главного побега в 1966 г. Сравнивая рис. 1,в с рис. 1,б, выявляем следующие различия в росте листы по площади и фитомассе:

1. После прекращения роста площади листа увеличение его сухой фитомассы еще продолжается и максимальный вес листа достигается на 3-7 дней позже.

2. Непосредственно после достижения максимума фитомасса листа начинает постепенно убывать, в то время как зеленая площадь листа остается неизменной в течение более длительного периода.

3. Хотя зависимости $\max S_{Li}$ и $\max m_{Li}$ от порядкового номера листа i имеют сходный общий вид (рис. 4,г и д), соотношение $\sigma_{Li}^* = \max m_{Li} / \max S_{Li}$ не постоянно, а растет с увеличением i (рис. 4,д, пунктирная кривая), за исключением последнего листа.

4. В то время как площадь листа после достижения макси-

мума остается практически постоянной, сухая фитомасса листа в связи с оттоком ассимилятов и пожелтением уменьшается до значения m_{oLi} . Из рис. 4,е, где приведена зависимость $\sum m_{Li} = \max m_{Li} / m_{oLi}$ от порядкового номера листа, видно, что в процессе желтения фитомасса листа уменьшается в 1.5-3.5

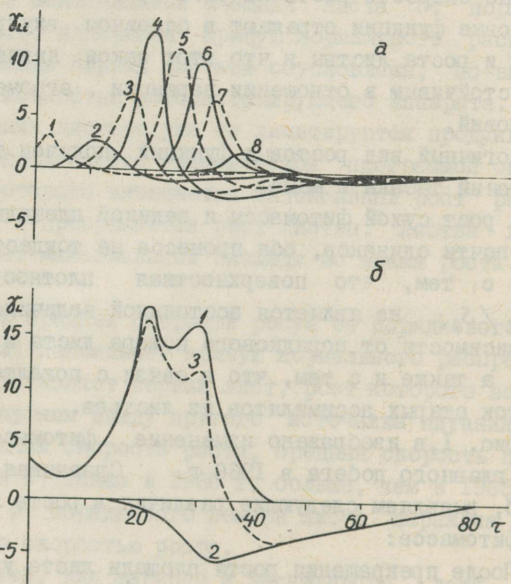


Рис. 6. Скорость роста (а) фитомассы отдельных листьев $\dot{x}_{Li}(\tau)$ главного побега в $\text{мг} \cdot \text{сутки}^{-1}$ в 1966 г. Нумерация кривых соответствует порядковым номерам листьев ; б) суммарная скорость роста фитомассы растущих листьев $\dot{x}_L(\tau)$ (1), суммарная скорость оттока фитомассы из желтеющих листьев (2) и суммарная скорость роста фитомассы листьев главного побега (3) в $\text{мг} \cdot \text{сутки}^{-1}$ в 1966 г.

раза, причем степень уменьшения фитомассы первых четырех листьев больше, чем последних четырех.

На основе рис. 1, в рассчитаны кривые скорости роста ($\text{мг} \cdot \text{сутки}^{-1}$) сухой фитомассы $\chi_{Li}(\tau)$ отдельных листьев. Они изображены на рис. 6, а и отличаются от кривых скорости роста площади (рис. 5, а). Из рис. 6, а видно, что по динамике накопления сухой фитомассы листья главного побега можно разделить на три группы:

- I — 1-ый, 2-ой и 8-ой лист с максимальным приростом в 2–3 мг в сутки;
- II — 3-ий и 7-ой лист с максимальным приростом в 7 мг в сутки;
- III — 4-ый, 5-ый и 6-ой лист с максимальным приростом в 10–13 мг в сутки.

В процессе желтения отток ассимилятов происходит наиболее интенсивно у 3-го и 4-го листьев.

Хотя кривые скорости роста площади χ_{Li}^* и фитомассы χ_{Li} различны, ростовые функции их весьма сходны.

Однако динамика накопления сухой фитомассы листвою главного побега имеет ряд особенностей в связи с тем, что одновременно происходит рост верхних и отмирание нижних листьев.

На рис. 6, б изображена суммарная скорость роста ($\text{мг} \cdot \text{сутки}^{-1}$) всех растущих листьев (кривая 1), суммарная скорость оттока ассимилятов из желтеющих листьев (кривая 2) и суммарная скорость роста листвы (кривая 3) как разность между кривыми 1 и 2 для главного побега в 1966 г.

Рост боковых побегов

По сравнению с главным побегом рост боковых побегов и их удельный вес в продуктивном процессе значительно более изменчивы и более чувствительны к вариациям погодных условий. Показательным в этом отношении являлся 1966 год (см. агрометеорологическую характеристику опытов в первой части работы [1]), когда ввиду засушливой погоды в конце июня рост боковых побегов затормозился и началось их преждевременное желтение. В период колошения, после обильных осадков

и в условиях теплой погоды интенсивно развивались вторичные боковые побеги. Но из-за позднего появления побегов их цикл развития не был завершен и они почти не дали хозяйственного урожая.

На рис. 7 изображено изменение числа боковых побегов на один главный побег N_b отдельно для развитых (кривая 1), слаборазвитых (кривая 2) и иссохших (кривая 3) боковых побегов в течение вегетационного периода 1966 г. Следует отметить, что выборочная совокупность из 50-100 растений, на основе которой определялись средние фитометрические и фенологические показатели, оказалась недостаточной для надежной характеристики динамики появления боковых побегов. Поэтому точность изображенных на рис. 7 кривых невысокая. Все же рис. 7 наглядно иллюстрирует ту изменчивую картину, которая наблюдалась в 1966 г.

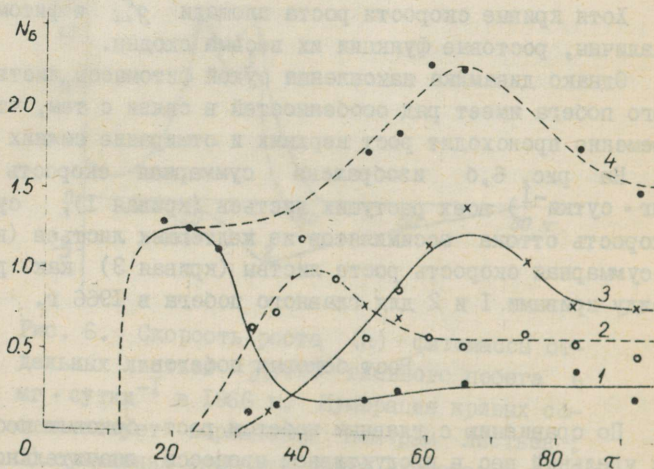


Рис. 7. Ход числа боковых побегов N_b на один главный побег в течение вегетационного периода, 1966 г. (I вариант): 1 - хорошо развитые боковые побеги, 2 - слаборазвитые боковые побеги, 3 - иссохшие боковые побеги, 4 - суммарное число боковых побегов.

Т а б л и ц а 3

Процентная доля зеленой листовой поверхности боковых побегов от зеленой листовой поверхности главного побега в 1966 г.

τ	18	22	26	27	32	36	45	50	55	66
%	2	9	12.5	12.5	14	10	14.5	13.5	13.5	62

В табл. 3 приведена процентная доля зеленой листовой поверхности боковых побегов от зеленой листовой поверхности главного побега в 1966 г. Видно, что зеленая листовая поверхность боковых побегов составляет в среднем 10-15% от зеленой листовой поверхности главного побега. В самом конце вегетации - в период молочной спелости их доля быстро увеличивается в связи с массовым пожелтением посева, но вклад этого процесса в формирование биологического урожая незначительный.

На рис. 8 изображен сглаженный ход накопления сухой фитомассы среднего главного, хорошо и слабо развитого боковых, а также иссохших боковых побегов отдельно по листьям, стеблям и колосьям. У иссохших побегов остатки листьев включены к стеблю. Видно, что хотя боковые побеги появились на 12 дней позже главного побега, они одновременно достигают максимального значения фитомассы листьев и стеблей. Фитомасса хорошо развитого бокового побега составляет 40-50% от фитомассы главного побега по всем органам, но в 1966 г. из-за особых погодных условий этот процент был ниже. Роль слабо развитых и иссохших боковых побегов в образовании фитомассы растения примерно на порядок ниже по сравнению с главным побегом.

Как видно из табл. I в первой части работы, хозяйственный урожай (зерна) боковых побегов в 1966 г. также на порядок ниже хозяйственного урожая главного побега, в то время как при более благоприятных погодных условиях в 1965 г. он составляет 30-40% от хозяйственного урожая главного побега.

Из вышесказанного становится ясным, что наличие боковых побегов у злаков заметно осложняет изучение и моделирование их продуктивного процесса.

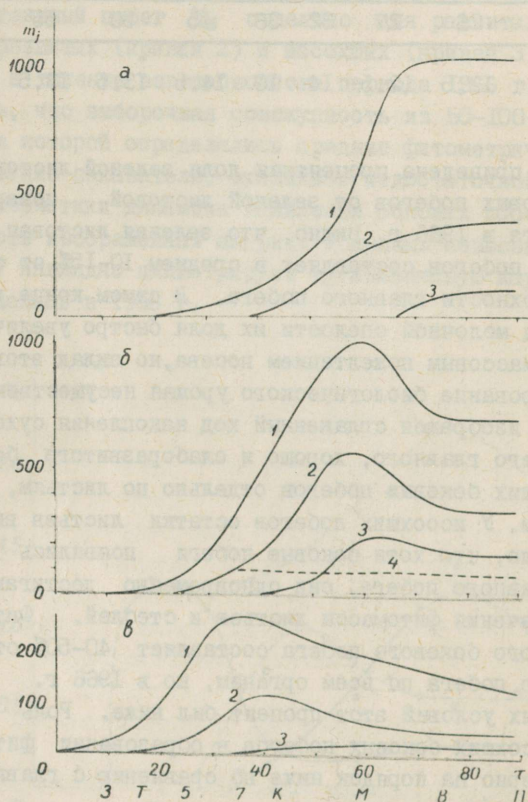


Рис. 8. Кривые роста фитомассы $m_j(\tau)$ колоса (а), стебля (б) и листьев (в) в 1966 г.: 1 - главный побег, 2 - хорошо развитый боковой побег, 3 - слабо развитый боковой побег, 4 - иссохший боковой побег.

Рост ассимилирующей площади посева

Характерной чертой злаков, в том числе и ячменя, является то, что в их фотосинтетической деятельности существенную роль, кроме листьев, играют стебель и колос. В ряде работ (например, [4, 5]) установлено, что в период после цветения вклад колоса и стебля в суммарный фотосинтез растений существенный.

На рис. 9 изображен ход относительной зеленой площади листьев, боковой поверхности стеблей и колосьев в течение вегетационного периода за 1964–1966 гг. Из рисунка видно, что зеленая поверхность стеблей в эти годы превышает зеленую площадь (одностороннюю) листьев. Заметен также вклад поверхности колосьев. В действительности он еще более заметен, так как фактическая площадь колоса больше, чем расчетная, полученная моделированием колоса как вертикального цилиндра. Максимальная зеленая относительная площадь листьев в посеве ячменя колеблется в пределах от 3.5 до 4.5, боковая поверхность стеблей от 4 до 5 и боковая поверхность колосьев от 1.5 до 2. В посеве без минерального питания эти показатели ниже соответственно в 2.5, 1.9 и 2.2 раза. Последние цифры показывают, что недостаток в минеральном питании посева больше сказывается на росте листовой поверхности и меньше на росте стебля.

На основе рис. 9 было рассчитано процентное распределение фотосинтетического потенциала посева по отдельным органам растений (табл. 4).

Приведенные в табл. 4 результаты указывают на то, что в 1964–1966 гг. фотосинтетический потенциал стеблей превышает фотосинтетический потенциал листьев. Это особенно заметно для посева без минерального удобрения (1965 II), где фотосинтетический потенциал в два раза меньше фотосинтетического потенциала стеблей. Но так как у злаковых культур интенсивность фотосинтеза стеблей ниже интенсивности фотосинтеза листьев, то вклад листьев и стеблей в продуктивный процесс примерно одинаков. Вклад колосьев колеблется в пределах 10–20%, но в конце вегетационного роста колосья играют боль-

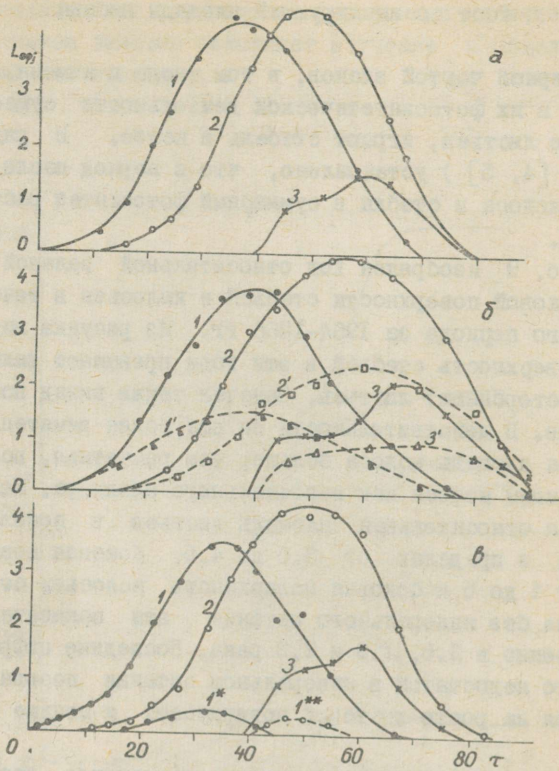


Рис. 9. Временной ход относительной фотосинтезирующей площади $L_{эф}$ (τ) отдельных органов растений в посеве 1964-1966 гг.: а - 1964 г., б - 1965 г., в - 1966 г.; 1 - листья, 2 - стебли, 3 - колосья; 1', 2' и 3' - II вариант посева 1965 г. 1* и 1** - соответственно листья хорошо и слабобразвитых боковых побегов в 1966 г.

Т а б л и ц а 4

Процентная доля отдельных органов в фотосинтетическом потенциале посева

Год	Листья	Стебли	Колосья
1964	44	45	II
1965 I	34.5	49.5	I6
1965 II	27	55	I8
1966	34	53	I3

шую роль. В отдельные годы фотосинтетические потенциалы различных органов, в зависимости от погодных условий, варьируют в пределах $\pm 15\%$.

В исследованиях радиационного режима, а также режимов турбулентного обмена тепла, влаги и углекислого газа важна не зеленая площадь фитоэлементов посева, а суммарная площадь (зеленых и желтых) фитоэлементов. В связи с пожелтением нижних слоев посева эти площади различны. Кроме того, при моделировании стеблей и колосьев вертикальными цилиндрами целесообразно учитывать не всю их боковую поверхность, а только осевое сечение.

На рис. 10 изображено изменение суммарной относительной листовой поверхности и осевого сечения стеблей и колосьев в течение 1964 и 1965 г. Как видно, доля эффективной площади стеблей и колосьев незначительна до периода колошения, после чего она растет и к концу вегетации суммарная доля площади стеблей и колосьев примерно равна доле листьев.

Вышеприведенные данные показывают, что посевы ячменя имеют весьма высокую ассимилирующую относительную площадь фитоэлементов, достигающую значения 8-10, причем до периода колошения преобладает площадь листьев, затем площадь стеблей и колосьев.

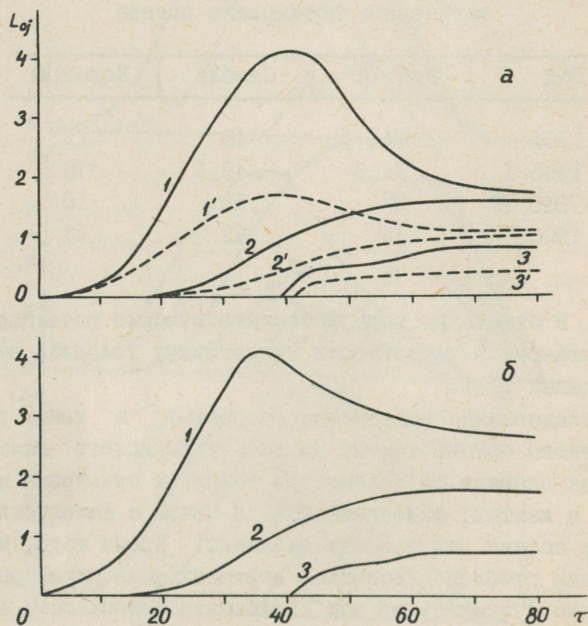


Рис. 10. Временной ход суммарной относительной фитоплощади $L_{0j}(\tau)$ отдельных органов растений в посеве 1965–1966 гг.: а – 1965 г., б – 1966 г.; 1 – листья, 2 и 3 – поперечная относительная площадь соответственно стеблей и колосьев; 1', 2' и 3' – II вариант посева 1965 г.

Динамика накопления фитомассы посева

Изучение количественного роста "среднего растения" проводилось согласно схеме, данной в работе Росса [2]. Среднее растение определялось из совокупности 100 растений в период от сева до появления 4-го листа и из 50 растений в последующий период. Все данные фитомассы отнесены к абсолютно сухому весу. В начальный период от сева до появления 4-го листа пробы брались через каждые 2-3 дня, в дальнейшем - через каждые 5-8 дней. По этим данным были нарисованы сглаженные кривые роста, служащие основой для дальнейшего анализа. Ошибка определения фитомассы отдельных органов примерно 3%; значительно большие ошибки могут возникнуть из-за субъективности при делении растения на отдельные органы и их части, как например, на лист и стебель или на подземную и надземную части стебля.

Наиболее тщательные измерения нарастания фитомассы были проведены в 1966 г., когда был включен и самый ранний период от сева до появления всходов.

На рис. II,а изображено изменение сухой фитомассы отдельных органов растения, включая и зерно. Сев производился за шесть дней до появления всходов ($\tau = -6$). Как видно из рисунка, фитомасса зерна (кривая 7) непрерывно уменьшается с момента сева по 10-ый день после появления всходов, причем максимальное уменьшение происходит в течение суток до и после появления всходов. Потеря фитомассы зерна обусловлена двумя процессами: дыханием и оттоком веществ для образования других органов. В первый день после сева начинается прорастание корней (кривая 3), на второй день появляется проросток (кривая 4), а на шестой день появляется всход (кривая 1). Кривой 5 изображен рост фитомассы новых органов, а кривой 6 - суммарная фитомасса зерна и новых органов. Анализ кривых 6 и 7 показывает, что в период от $\tau = -6$ до $\tau = 1$ примерно 45% суммарной потери фитомассы зерна расходуется на образование новых органов и 55% на дыхание, причем общая потеря фитомассы на дыхание в этот период составляет 34% от первоначальной массы зерна, в то время как в другие органы оттекает 27% фи-

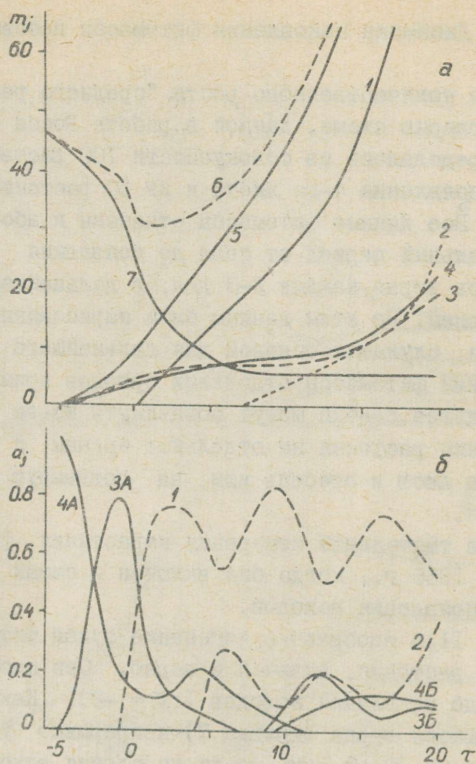


Рис. 11. Динамика накопления фитомассы растения в начальный период вегетации в 1966 г.: а - кривые роста фитомассы $m_j(\tau)$ отдельных органов: 1 - листья, 2 - стебель, 3 - подземная часть стебля, 4 - корни, 5 - суммарная фитомасса новых органов, 6 - суммарная фитомасса новых органов и зерна, 7 - зерно; б - ростовые функции фитомассы $\alpha_j(\tau)$: А - рост, обеспеченный притоком вещества из зерна, Б - рост, обеспеченный притоком ассимилятов из листьев.

томассы зерна. Непосредственно после появления листьев начинается фотосинтез, в результате чего на второй день после появления всходов баланс органического вещества растения становится положительным, т.е. фотосинтез превышает суммарное дыхание растения (минимум на кривой 6). По данным рис. 10, а рассчитаны ростовые функции отдельных органов, изображенные на рис. 10, б. Как видно, за период от появления всходов до 4-го листа ($\tau = 0 \div 16$) корни и подземная и надземная части стебля получают в среднем по 10-15%, а листья 60-70% от общего количества приходящейся на рост фитомассы. Виден также волнообразный характер ростовых функций, однако из-за малой точности, его нельзя считать достоверным. В период $\tau = 5-10$ дней, т.е. в фазе появления 3-го листа рост корней и подземной части стебля заторможен, прекращается также отток вещества из старого зерна. По-видимому, этот период является неким переходным этапом для перестройки системы снабжения в растении. До этого рост новых органов был обеспечен в основном веществом, запасенным в зерне, т.е. в подземном органе. В дальнейшем рост обеспечивается только за счет ассимилятов, созданных в процессе фотосинтеза в надземных органах. Дальнейшее увеличение фитомассы растения по отдельным органам изображено на рис. 12, а, а ход относительной фитомассы $\mu_j(\tau) = m_j / \sum m_j$ в течение вегетационного периода — на рис. 12, б.

Из этих рисунков видим, что удельный вес корней непрерывно падает, составляя в конце вегетационного периода лишь 4% всей фитомассы, несмотря на увеличение фитомассы корней до периода молочной спелости.

Листья доминируют в суммарной фитомассе растений в период от 2-го до 6-го листа, когда их доля достигает 60%. К концу вегетации доля листьев уменьшается до 6%. В период от 7-го листа до молочной спелости основная фитомасса сосредоточена в стеблях, причем их доля составляет 60%, уменьшаясь к концу вегетации до 42%. В ходе роста фитомасса колосьев постоянно увеличивается, составляя к концу вегетации 48% от всего биологического урожая. Зерна составляют примерно 60% фитомассы колосьев.

По данным рис. 12, а были вычислены кривые скорости роста

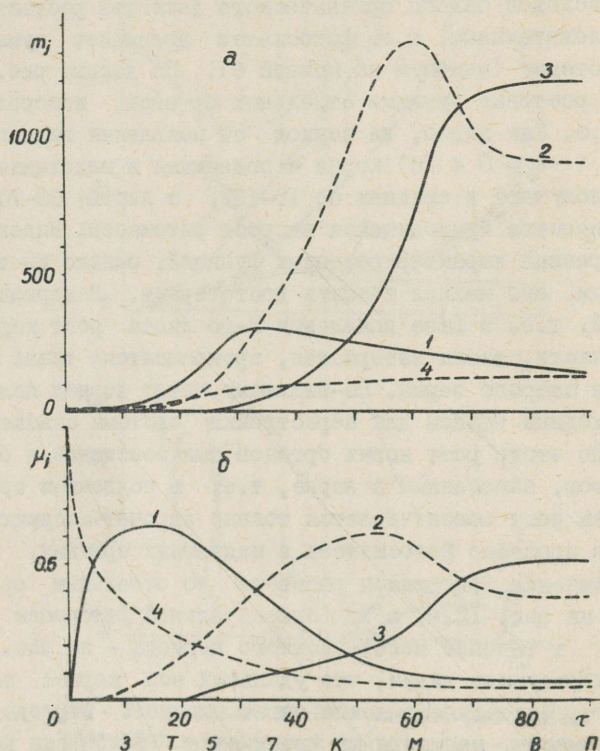


Рис. 12. Кривые роста фитомассы $m_j(\tau)$ "среднего" растения в посеве (а) и временной ход относительной фитомассы $\mu_j(\tau)$ отдельных органов (б) в 1966 г.: 1 - листья, 2 - стебли, 3 - колосья, 4 - подземные органы.

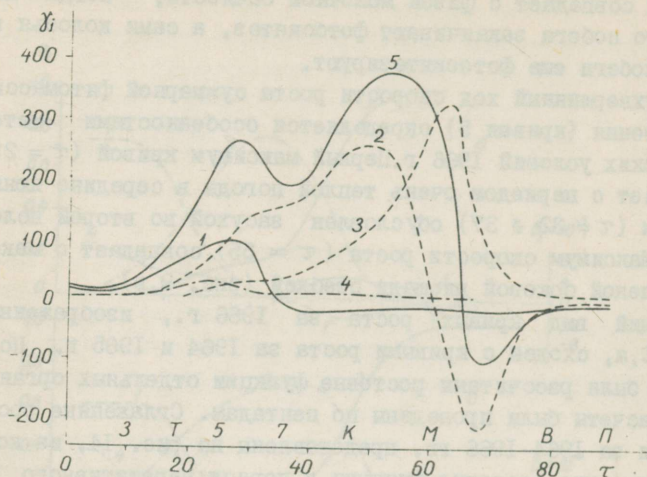


Рис. 13. Приросты фитомассы отдельных органов растений $\chi_i(\tau)$ (в $\text{кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$) в 1966 г.: 1 - листья, 2 - стебли, 3 - колосья, 4 - подземные органы, 5 - посев в целом.

фитомассы как отдельных органов, так и всего растения (рис. 13).

Из рис. 13 видно, что наиболее интенсивное увеличение фитомассы листьев происходит в период $\tau = 15 \div 30$ дней. В это же время в основном прекращается рост подземных органов. Перед колошением начинается уменьшение фитомассы листьев, продолжаясь до конца вегетационного периода. В наиболее длительный период происходит интенсивный рост стеблей - главного и боковых побегов ($\tau = 30 \div 60$ дней). Интенсивное уменьшение фитомассы стеблей в период молочной - восковой спелости обусловлено как оттоком "старых ассимилятов" из стеблей в колосья, так и отпаданием иссохших боковых побегов. Период интенсивного роста колоса сравнительно короткий ($\tau = 55-65$

дней) и совпадает с фазой молочной спелости, когда листья главного побега заканчивают фотосинтез, а сами колосья и боковые побеги еще фотосинтезируют.

Двухвершинный ход скорости роста суммарной фитомассы всего растения (кривая 5) определяется особенностями метеорологических условий 1966 г. Первый максимум кривой ($\tau = 25-30$) совпадает с периодом очень теплой погоды в середине июня, а минимум ($\tau = 32 \div 37$) обусловлен засухой во второй половине июня. Максимум скорости роста ($\tau \approx 55$) совпадает с максимумом зеленой боковой площади стеблей (рис. 9, в).

Общий вид кривых роста за 1966 г., изображенный на рис. 12, а, сходен с кривыми роста за 1964 и 1965 г. По этим данным были рассчитаны ростовые функции отдельных органов α_j , β_j . Расчеты были проведены по пентадам. Сглаженные ростовые функции за 1964-1966 гг. представлены на рис. 14, из которого видно, что ростовые функции в период вегетативного роста относительно стабильны к вариациям погодных условий и характеризуют видовые особенности роста ячменя. Ввиду более продолжительного вегетационного периода в 1965 г. ростовые функции за этот год более вытянутые. Продолжительность роста листьев в 1964 и 1966 г. была 37 дней, в 1965 г. - 47 дней; продолжительность роста корней каждый год составляла около 60 дней; рост стебля начался на 5-ый - 7-ой день после появления всходов и длился также в среднем 60-70 дней.

Более изменчивы и более зависимы от погодных условий ростовые функции в период репродуктивного роста β_j . В 1966 г. сильный отток "старых" ассимилятов из листьев в колос начинается уже на 37-ой день, в то время как в 1965 г. отток начинается на 48-ой день. Ошибка определения ростовых функций α_j и β_j примерно ± 0.1 и обусловлена в основном неточностью определения $\Delta m_j(\tau)$.

Согласно рис. 13, по ростовым функциям, характеризующим закономерности распределения ассимилятов по отдельным органам, в росте посева ячменя выделяется три этапа:

- а) интенсивный рост корней и листьев (период от сева до 5-го листа);

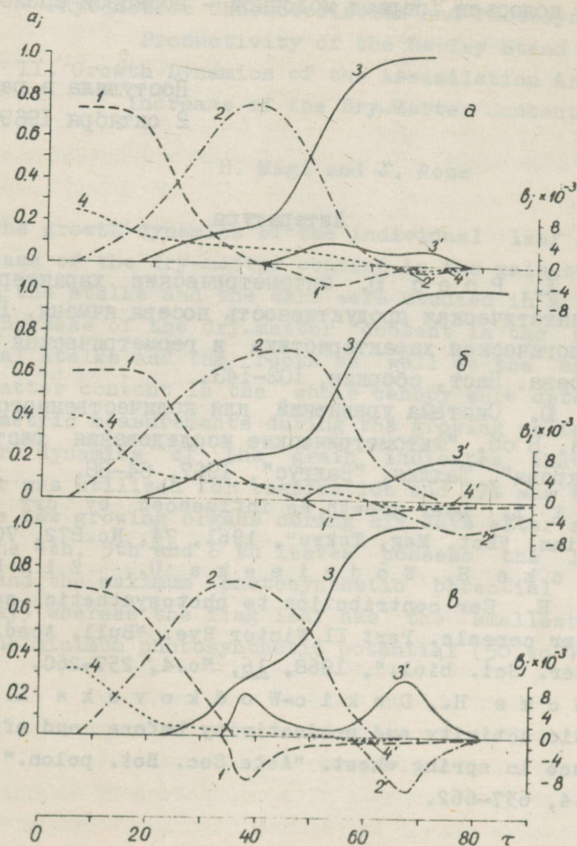


Рис. 14. Временной ход сглаженных ростовых функций в период вегетативного ($a_j(\tau)$) и репродуктивного ($\delta_j(\tau)$) роста в 1964-1966 гг.: а - 1964 г., б - 1965 г., в - 1966 г.; 1 - листья, 2 - стебли, 3 - колосья, 4 - подземные органы.

- б) рост стебля. (период от 5-го листа до колошения);
в) рост колосьев (период молочной – восковой спелости).

Поступила в редакцию
2 октября 1969 г.

Литература

1. М я г и Х., Р о с с Ю. Фитометрические характеристики и фотосинтетическая продуктивность посева ячменя. I Агрометеорологическая характеристика и геометрическая структура посева. Наст. сборник, 102-143.
2. Р о с с Ю. Система уравнений для количественного роста растений. В сб. "Фитометрические исследования растительного покрова". Таллин, "Валгус", 1967, 64-88.
3. S a e k i I. Leaf growth as influenced by dry matter production. "Bot. Mag, Tokyo", 1961, 74, No.872, 70-78.
4. B i r e c k a H., W o j c i e s k a U., Z i n k i e w i c z E. Ear contribution to photosynthetic activity in winter cereals. Part II. Winter Rye. "Bull. Acad. polon. Sci., Ser. Sci. biol.", 1968, 16, No.4, 257-260.
5. B i r e c k a H., D a k i c - W o d k o v s k a L. Photosynthetic activity and productivity before and after ear emergence in spring wheat. "Acta Soc. Bot. polon.", 1966, 35, No.4, 637-662.

Phytometric Characteristics and Photosynthetic
Productivity of the Barley Stand
II. Growth Dynamics of the Assimilation Area and
Increase of the Dry-Matter Content

H. Mägi and J. Ross

The growth dynamics of the individual leaf area and the increase of the dry-matter content in the main stalk as well as in the stalks and the ears were studied in a barley stand. The increase of the dry-matter content in the main and the lateral stalks and the roots as well as the change of the dry-matter content in the whole canopy were determined from phytometric measurements during the growing period. The dry matter dynamics of the grain indicates that 34% of dry matter was utilized for respiration and 27% was translocated in the new growing organs during six days after sowing.

The 4th, 5th and 6 th leaves possess the largest leaf area and the maximum photosynthetic potential (350 to 550 $\text{cm}^2 \cdot \text{day}$) whereas the flag leaf has the smallest leaf area and the minimum photosynthetic potential (50 to 100 $\text{cm}^2 \cdot \text{day}$).

ИЗМЕРЕНИЕ ПРОЗРАЧНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

А. Лайск

С помощью прибора, состоящего из узкоугольного приемника радиации, движущегося внутри растительного покрова, и электронной регистрирующей части исследована прозрачность посевов кукурузы, сорго и подсолнечника. Показано, что случайное распределение фитоэлементов в пространстве существенно увеличивает прозрачность этих посевов.

Введение

В исследованиях светового режима растительного покрова важное место занимают пропускание прямой радиации Солнца и пропускание рассеянной радиации неба. Экспериментально эти величины определяются: 1) методом Лопухина [1] или его автоматизированным вариантом [2], 2) методом точечных квадратов [3], 3) методом фотографирования под углом зрения 180° [4]. Измерения по первому методу зависят от погодных условий. Второй метод довольно трудоемкий. Недостатком третьего метода является неудовлетворительное осреднение.

Вероятность проникновения луча определенного направления $\vec{\tau}$ в растительный покров до глубины L (L — кумулятивный индекс площади листьев) равняется вероятности видимости неба с глубины растительного покрова L в направлении $\vec{\tau}$. Эту величину мы назовем коэффициентом прозрачности растительного покрова $\alpha(L, \vec{\tau})$.

Теоретические соображения, касающиеся пропускания прямой радиации Солнца растительным покровом [5, 6], действительны также по отношению к величине α .

Аппаратура

Для измерения прозрачности растительного покрова построен специальный прибор — "Мышь". (Прибор был назван "Mouse" проф. Е. Лемоном из Корнелльского университета). Блок-схема прибора представлена на рис. I. Светоприемник (I) состоит из фотоумножителя ФЭУ-33 (2), чувствительного в синей части спектра, диафрагмы (3), линзы (4), зеркала (5) и входного отверстия (6) диаметром в 3 мм. Во время измерений светоприемник приводится в движение двигателем СД-54 и тросом внутри трубы (7) диаметром в 40 мм. В стенке трубы по длине 3.8 м просверлено 360 отверстий (8) диаметром в 5 мм. При движении "мышь" последовательно "смотрит" через каждое отверстие. На выходе ФЭУ возникает ряд импульсов, из них более высокие соответствуют отверстиям, через которые видно небо. Высота импульсов подбирается с помощью регулируемого источника высокого напряжения (9) так, чтобы яркости неба соответствовал полный линейный ход усилителя (10). Дискриминатор (11) пропускает и счетчик (12) регистрирует только высокие импульсы, соответствующие яркости неба. Осциллографическая трубка (13) позволяет наблюдать за правильной настройкой уровня дис-

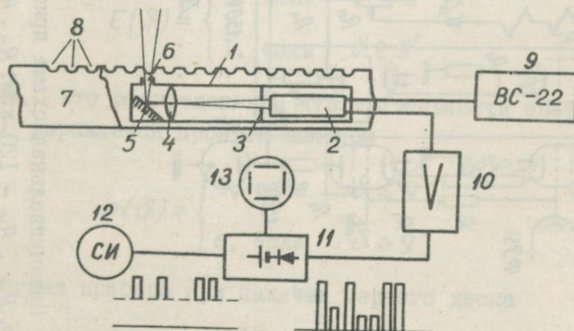


Рис. I. Блок-схема прибора. Объяснения в тексте.

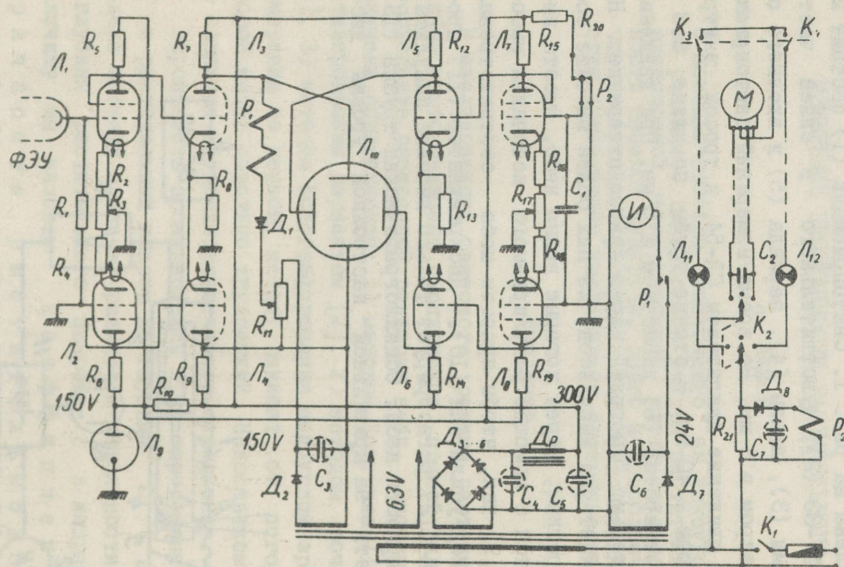


Рис. 2. Принципиальная схема прибора. R_1 - 2,0 Мом; $R_2, R_3, R_4, R_{16}, R_{17}, R_{18}, R_{21}$ - 1 ком; R_5, R_6, R_{15}, R_{19} - 120 ком; $R_7, R_9, R_{10}, R_{12}, R_{14}$ - 20 ком; R_8, R_{13} - 5 ком; R_{11} - 33 ком; R_{20} - 47 Мом; C_1 - 25 мкф; C_2 - 1 мкф; C_3, C_4, C_5, C_6 - 20 мкф, 400 в; C_7 - 5 мкф, 20 в; $Д_1, Д_8$ - Д7Ж; $Л_1, Л_2, Л_7, Л_8$ - 6Н1П; $Л_3, Л_4, Л_5, Л_6$ - 1/2 6Н1П; $Л_9$ - СГ4С; $Л_{11}, Л_{12}$ - лампы накаливания, 24 в, 0,1 а; P_1, P_2 - РП-5; ФЭУ - ФЭУ-33; И - МЭС-54; М - СД-54.

криминации и напряжения на ФЭУ. Принципиальная схема электронной части прибора представлена на рис. 2.

Для получения хорошей угловой разрешающей способности светоприемника большое внимание следует уделить устранению фоновой чувствительности к лучам, идущим от всей полусферы.

Выходной сигнал такого светоприемника пропорционален величине A :

$$A = \iint_{2\pi} E(\vartheta, \varphi) \varphi(\vartheta, \varphi) \sin \vartheta d\vartheta d\varphi,$$

где $E(\vartheta, \varphi)$ — распределение яркости исследуемого объекта, $\varphi(\vartheta, \varphi)$ — распределение чувствительности приемника в пределах полусферы, ϑ и φ — зенитный и азимутальный углы соответственно. В предположении азимутальной однородности

$$A = 2\pi \int_0^{\pi/2} E(\vartheta) \varphi(\vartheta) \sin \vartheta d\vartheta.$$

Проследим простой случай, когда прибор "смотрит" на черный диск диаметром в 1 см, находящийся в зените на расстоянии 2-х м от приемника на фоне равномерно яркого неба. Угловой размер диска равен $18'$. В этом случае

$$E(\vartheta) = \begin{cases} 0, & \text{если } \vartheta \leq 9', \\ 1, & \text{если } \vartheta > 9'. \end{cases}$$

Предположим, что распределение чувствительности светоприемника $\varphi(\vartheta)$ выражается простым законом

$$\varphi(\vartheta) = \begin{cases} 1, & \text{если } \vartheta \leq 9', \\ \varepsilon, & \text{если } \vartheta > 9'. \end{cases}$$

Выходной сигнал прибора при наличии черного диска

$$A = 2\pi \int_0^{9'} 0 \cdot 1 \cdot \sin \vartheta d\vartheta + 2\pi \int_{9'}^{\pi/2} 1 \cdot \varepsilon \cdot \sin \vartheta d\vartheta \approx 2\pi \varepsilon.$$

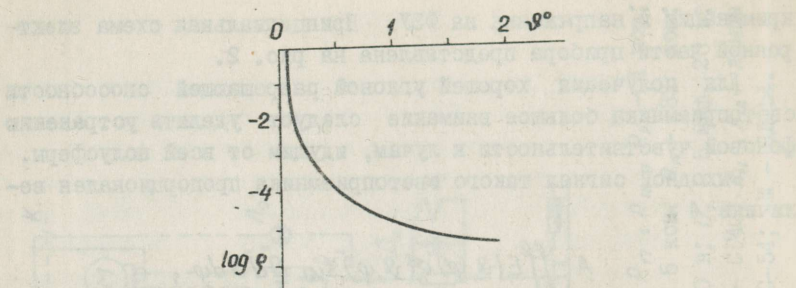


Рис. 3. Угловая зависимость чувствительности светоприемника: ρ — чувствительность, ϑ — отклонение от оптической оси в градусах.

Выходной сигнал от равномерно яркого фона

$$A' = 2\pi \int_0^{\vartheta'} 1 \cdot \sin \vartheta d\vartheta + 2\pi \int_{\vartheta'}^{\pi/2} 1 \cdot \varepsilon \cdot \sin \vartheta d\vartheta = 2\pi (1 + \varepsilon - \cos \vartheta').$$

Задаем требование, чтобы $A/A' = 0.1$. Из этого найдем условие для средней фоновой чувствительности приемника: $\varepsilon = 3.8 \cdot 10^{-7}$. На рис. 3 изображена угловая кривая чувствительности приемника. Из рисунка видно, что на расстоянии 2° от оптической оси чувствительность составляет 10^{-5} от максимальной. Предполагая дальнейшее уменьшение чувствительности при больших зенитных углах, можно сказать, что данный приемник позволяет разрешать объекты размерами в 1 см на расстоянии 2 м. Прибор подходит для измерения прозрачности растительных покровов со сравнительно большими листьями и небольшой высотой (кукуруза, сорго, подсолнечник, хлопчатник, бобы, картофель и т.п.). Он не работает, например, в лесу.

Объекты измерений и методика

Измерения проводились летом 1965 г. в Таджикистане в рамках комплексной экспедиции по проблеме "Фотосинтез" и в 1966 г. в Эстонии. Объектами служили сомкнутые рядковые посевы сорго, кукурузы, подсолнечника, хлопчатника (в Таджикистане) и кукурузы (в Эстонии).

Труба с отверстиями устанавливалась при помощи держателей в горизонтальном положении либо параллельно рядкам посева (в междурядьях), либо перпендикулярно им.

Измерения проводились по следующей методике. Нуль усилителя устанавливался на метке -10 мм по шкале оси Y осциллографа С-1-5. При расположении трубы над верхней границей посева напряжение на ФЭУ регулировалось так, чтобы сигнал,

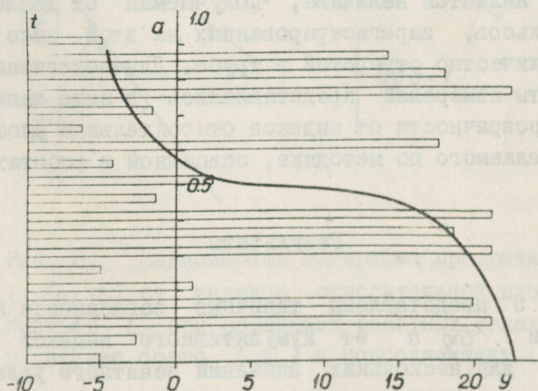


Рис. 4. Примерная запись последовательности выходных импульсов светоприемника во времени (t) и зависимость полученного значения прозрачности (α) от высоты уровня дискриминации (y) по вертикальной шкале осциллографа.

соответствующий яркости неба в данном направлении, находился на метке +20 мм. Уровень дискриминации обычно выбирался в пределах +5 - +15 мм по шкале оси Y , что соответствовало плато прибора. На рис. 4 приведена примерная запись последовательности выходных импульсов и изображена соответствующая кривая зависимости количества регистрируемых импульсов от уровня дискриминации (интегральная кривая распределения высоты импульсов).

Затем труба опускалась на самый низкий уровень посева и, не изменяя направления луча зрения прибора, последовательно, снизу вверх производились измерения на всех выбранных уровнях посева. В каждом положении прибора был сделан один "ход" приемника по трубе. Контрольные измерения показали, что количество импульсов, регистрируемых от двух последовательных "ходов" на одной высоте, совпадало с точностью $\pm 3\%$, если настройка прибора между "ходами" не изменялась.

Мерой прозрачности на данной высоте посева в выбранном направлении является величина, получаемая от деления количества импульсов, зарегистрированных на этой высоте посева на общее количество отверстий в трубе. Для облегчения анализа результаты измерений представлялись в виде зависимостей логарифма прозрачности от индекса относительной площади листьев, определяемого по методике, описанной в работах [6, 7].

Результаты

На рис. 5 представлены типичные зависимости логарифма прозрачности $\log \alpha$ от кумулятивного индекса площади листьев L для нескольких значений зенитного угла в посевах сорго и подсолнечника. Экспериментальные точки аппроксимированы с помощью формулы

$$\log \alpha = -G(\vartheta) \frac{L}{\cos \vartheta},$$

где $G(\vartheta)$ - некоторая функция от зенитного угла ϑ .

При проведении прямой больший вес имели экспериментальные точки, соответствующие более высоким значениям индекса

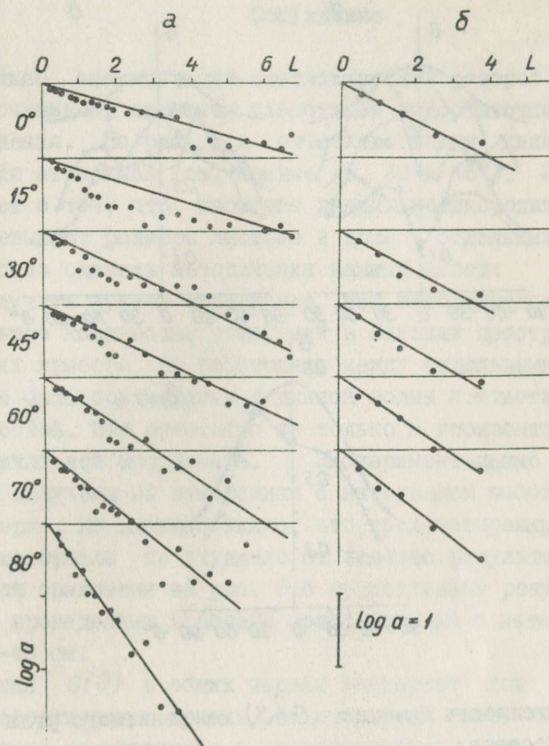


Рис. 5. Зависимость логарифма прозрачности ($\log a$) от индекса относительной площади листьев L при различных зенитных углах ϑ в посеве сорго (а) и подсолнечника (б).

листовой площади, так как вероятность случайного отклонения при этом должна бы быть меньше.

Наибольший интерес представляет сравнение экспериментальных значений функции $G(\vartheta)$ с теоретическими, вычисленными на основе биометрических характеристик растительности. Соответствующие результаты приведены на рис. 6.

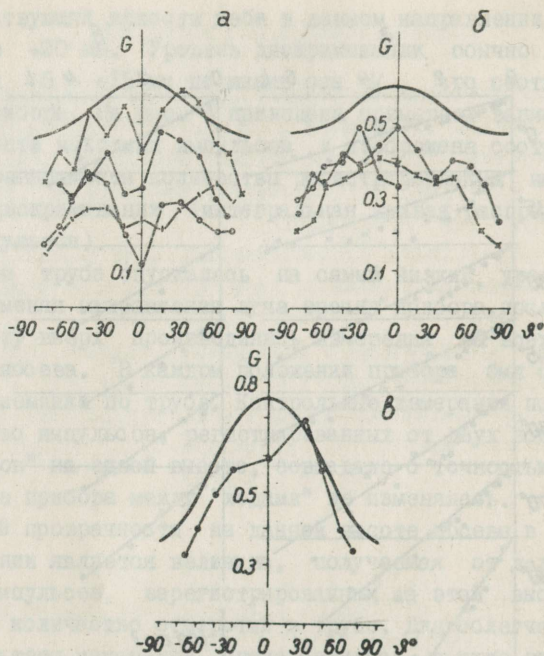


Рис. 6. Зависимость функции $G(\gamma)$ от зенитного угла γ для различных посевов:

- а) Кукуруза: $\bullet$ — $\bullet$ 19.07.1965, высота посева $h = 240$ см, индекс площади листьев $L_o = 3.4$, прибор установлен поперек рядков ($\perp$); $\times$ — $\times$ 19.07.1965, $h = 240$ см, $L_o = 3.0$, прибор установлен параллельно рядкам ($\parallel$); $\circ$ — $\circ$ 02.08.1966, $h = 170$ см, $L_o = 7.3$, $\perp$; --- 02.08.1966, $h = 170$ см, $L_o = 7.3$, $\parallel$;
- б) Сорго: $\bullet$ — $\bullet$ 11.07.1965, $h = 220$ см, $L_o = 3.8$, $\perp$; $\times$ — $\times$ 12.07.1965, $h = 260$ см, $L_o = 6.0$, $\parallel$; $\circ$ — $\circ$ 31.07.1965, $h = 380$ см, $L_o = 6.9$, $\parallel$;
- в) Подсолнечник: $\bullet$ — $\bullet$ 05.07.1965, $h = 250$ см, $L_o = 3.9$, $\parallel$.

Непрерывная кривая — теоретическая [8].

Довольно значительный статистический разброс точек на рис. 5, очевидно, является следствием недостаточного масштаба осреднения. На рис. 5,а отчетливо видны длинноволновые отклонения от прямой (см. кривые 15, 30 и 45°). Это свидетельствует о том, что масштабы данных неоднородностей намного превышают размеры листьев и даже отдельных растений. Отсюда можно сделать методически важный вывод: для того, чтобы получить лучшее осреднение, нет необходимости производить большое количество измерений в близких пространственных положениях прибора, но расстояние между отдельными позициями должно быть соизмеримым с длиной волны статистических неоднородностей. Это относится не только к горизонтальной, но и к вертикальной координате. Экспериментальные точки на рис. 5,а получены по измерениям с интервалом высот в 10 см в посеве сорго. Из рисунка видно, что трех-четыреждыкратное увеличение интервала не ухудшило бы заметно результата осреднения. Для сравнения на рис. 5,б представлены результаты измерений, проведенных в посеве подсолнечника с интервалом высот в 30-40 см.

Функция $G(\vartheta)$ в общих чертах повторяет ход соответствующих теоретических кривых, но в среднем имеет заметно меньшие значения по сравнению с теоретическими (рис. 6). Такой же результат получен Россом и Тоомингом [8] с помощью рейки Лопухина. Отсюда можно сделать вывод, что отклонение экспериментального значения $G(\vartheta)$ от теоретического не является результатом погрешности эксперимента, оно существует реально и обусловлено, видимо, неслучайным распределением фитоэлементов (листьев, стеблей и т.п.) в пространстве, что не учитывается теорией.

Величина отклонения $G(\vartheta)$ от теоретического значения, очевидно, зависит от структуры посева. Об этом свидетельствует рис. 6, из которого видно, что в густом посеве кукурузы $G(\vartheta)$ значительно меньше, чем в редком. Уменьшение $G(\vartheta)$ при $\vartheta = 0$ и 15°, вероятно, обусловлено влиянием самого прибора на структуру посева.

Для выявления возможной систематической азимутальной неоднородности на выбранных высотах измерения производились при двух значениях азимута φ , отличающихся на 180° . Из рис. 6 видно, что статистически достоверной разницы между $G(\varphi)$ и $G(-\varphi)$ не существует.

Поступила в редакцию
23 октября 1969 г.

Литература

1. Л о п у х и н Е.А. Приближенный метод учета распределения суммарной радиации среди хлопчатника. "Тр. Ташкент. геофиз. обсерв.", 1951, вып. 5(6), 79-81.
2. Н и й л и с к Х. Светоизмерительная рейка для определения прямой радиации внутри посевов и растительности. "Исследования по физике атмосферы", ИФА АН СССР, 1963, № 4, 120-123.
3. W a r g e n W i l s o n J. Stand structure and light penetration. I. Analysis by point quadrats. "J. Appl. Ecol." 1965, 2, No. 2, 383-390.
4. A n d e r s o n M. C. Some problems of simple characterization of the light climate in plant communities. In: "Light as an Ecological Factor". Ed. by G. C. Evans. Oxford, 1966, 77-90.
5. Р о с с Ю., Н и л ь с о н Т. Пропускание прямой радиации Солнца сельскохозяйственными посевами. В сб. "Вопросы радиационного режима растительного покрова". Тарту, 1965, 25-64.
6. Л а й с к А. Экспериментальное исследование коротковолновой радиации в растительном покрове. Канд. дисс. Тарту, 1965.
7. Р о с с Ю., Р о с с В. Вертикальное распределение листовой поверхности в посевах. Наст. сборник, 44-59.

Р о с с Ю.К., Т о о м и н г Х.Г. Ослабление прямой и суммарной радиации внутри посевов сельскохозяйственных культур и описывающие ее полуэмпирические формулы. В сб. "Актинометрия и оптика атмосферы". Таллин, "Валгус", 1968, 283-288.

Measurement of Plant Cover Transparency

A. Laisk

Plant cover transparency $\alpha(L, \vec{\tau})$ has been defined the probability to see the sky when observing from the point L (cumulative LAI) in the direction $\vec{\tau}$ into the upper hemisphere.

The device consists of a "mouse" 1 (Fig. 1) which can run in a long tube 7. The "mouse" is a light receiver with an 8' aperture, sensitive in the blue spectral region. When moving in the tube, the "mouse" looks out through each of the 360 holes bored into the wall of the tube. If the sky is visible, a high output pulse is generated. If any of the leaves obstructs the view, the pulse is lower. The pulses pass through an amplifier 10 and a discriminator 11, and only those pulses will be recorded in the counter 12. The fraction of the pulses recorded is the measure of transparency.

Measurements were carried out in the crops of sunflower, corn and sorghum. The results were plotted as $\log \alpha$ against L (Fig. 5) and approximated by the formula

$$\log \alpha = -G(\lambda) \frac{L}{\cos \lambda}.$$

The function is represented in Fig. 6 in comparison with its theoretical value. It has been concluded that the actual plant cover transparency exceeds its theoretical value. The reason for it seems to be the non-uniform distribution of plant elements (leaves, stems) in space.

СОЛНЕЧНАЯ РАДИАЦИЯ В КРОНАХ ЯБЛОНЬ

В.М. Лукьянов

Изучен радиационный режим в кронах отдельных сортов яблонь разного возраста. Приводятся данные об ослаблении прямой солнечной, суммарной интегральной и фотосинтетически активной радиации в кроне и о его влиянии на урожай.

Введение

Важной задачей интенсификации садоводства является наиболее рациональное использование солнечной радиации. У плодовых деревьев расположение листьев должно быть таким, чтобы создать лиственной полог оптимальной оптической плотности, что является основой рационального использования солнечной радиации.

Однако световой режим в кронах яблонь изучен мало [1-3].

Исследование светового режима и фотосинтетической деятельности плодовых деревьев поможет правильно решить вопрос о наилучшем типе кроны яблони и об оптимальной густоте плодовых деревьев.

Настоящая работа посвящена изучению светового режима отдельных сортов яблонь разного возраста.

Объекты и методика исследований

Работа проводилась в саду Центрального отделения Научно-исследовательского зонального института садоводства нечерноземной полосы в 1965–1966 гг.

Для исследования светового режима были взяты три дерева сорта *Антоновка обыкновенная* в возрасте 22 лет (диаметр кроны – 7.5 м, высота – 5 м), 12 лет (диаметр – 4 м, высота – 3.3 м) и 5 лет (диаметр 2 м, высота – 2.5 м). Были взяты еще три основных сорта яблони нечерноземной полосы, отличающиеся различной насыщенностью листового полога: *Антоновка обыкновенная* (крона умеренной плотности), *Осеннее полосатое* (очень плотная крона) и *Коричное полосатое* (редкая крона). Деревья привиты на сильнорослых подвоях, сформированы по мутовчато-ярусной системе и систематически обрезались. Возраст деревьев 23 года, диаметр кроны – 7–7.5 м, высота 4.5–5 м, ряды деревьев расположены с востока на запад, размещение деревьев 6х8 м. Брали по три дерева каждого сорта, хорошо развитых, примерно одинакового размера. Деревья росли на однородном агрофоне.

В основу методики измерения солнечной радиации в кронах яблонь был положен метод Росса и его коллег, видоизмененный нами в связи с объектом и задачами исследования [4]. Прямая солнечная радиация измерялась термоэлектрическим актинометром с гальванометром ГСА-I и выражалась в $\text{кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$. Степень ослабления прямой солнечной радиации от периферии к центру кроны исследовали пятноизмерительной рейкой по методу Лопухина [5].

Результаты опытов

Листья различных сторон кроны яблони в течение дня освещаются по-разному. Южная сторона кроны яблони *Осеннее полосатое* на протяжении большей части дня получала солнечную радиацию гораздо интенсивнее, чем северная. Интересно, что кривая изменения освещенности на периферии с южной стороны все время ниже кривой освещенности на открытом простран-

стве, что объясняется затенением от соседних веток деревьев. Причем, это затенение иногда очень значительное — наполовину и больше от полного солнечного освещения (рис. 1).

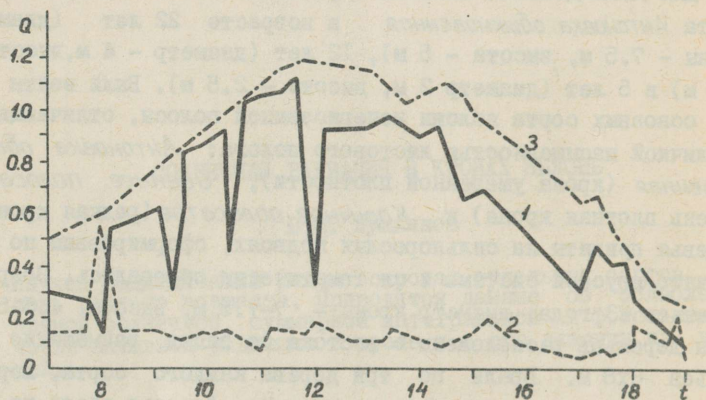


Рис. 1. Дневной ход интенсивности суммарной радиации Q (кал·см⁻²·мин⁻¹) на южной (1) и северной (2) сторонах кроны у яблони сорта *Осеннее полосатое* по сравнению с открытым пространством (3) на высоте 1.5 м от земли.

Аналогичная картина наблюдается и у деревьев сортов *Осеннее полосатое* и *Коричное полосатое*.

Восточная часть кроны сорта *Осеннее полосатое* получает наибольшее количество радиации до полудня, а после полудня — уже западная сторона. Это характерно и для других сортов. Однако как восточная, так и западная стороны кроны яблонь всех исследуемых сортов получают низкую (0.04–0.33 кал·см⁻²·мин⁻¹) радиацию по сравнению с южной периферией из-за взаимного затенения соседними деревьями (рис. 2).

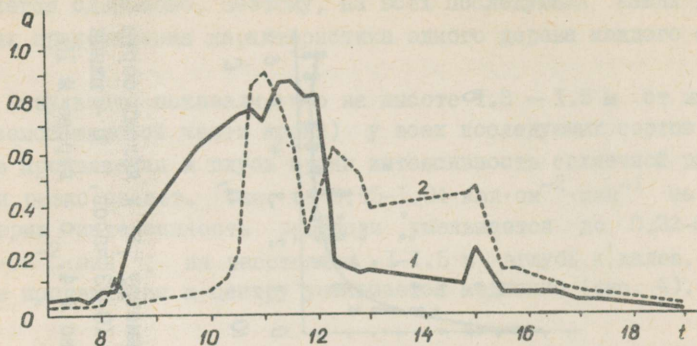


Рис. 2. Дневной ход интенсивности суммарной радиации Q на восточной (1) и западной (2) сторонах кроны у яблони сорта *Осеннее полосатое* на высоте 1.5 м от земли.

Рассмотрим световой режим у нескольких деревьев одного и того же сорта (на рис. 3 в качестве примера показан сорт *Осеннее полосатое*). Во-первых, хорошо видно сходство уменьшения интенсивности радиации от периферии к центру у всех трех деревьев одного сорта. Во-вторых, заметно, что колебания происходят в основном в листовом пологом толщиной 0.5–1.5 м с южной стороны, далее к центру колебания отсчетов радиации незначительны, но попадают на блики различной интенсивности в разное время и в разных местах. Причем, "размах" колебаний отсчетов выше у яблонь сортов *Антоновка обыкновенная* и *Коричное полосатое*, чем у яблонь *Осеннего полосатого*. Это можно объяснить несколько большими и, видимо, частыми просветами в кроне первых двух сортов. Такие колебания зависят от структуры и характера расположения биомассы в кроне, времени и азимута Солнца.

Канадский исследователь Хэйнике [3] также отмечал, что у двух деревьев сорта *Red Delicious* световой поток распре-

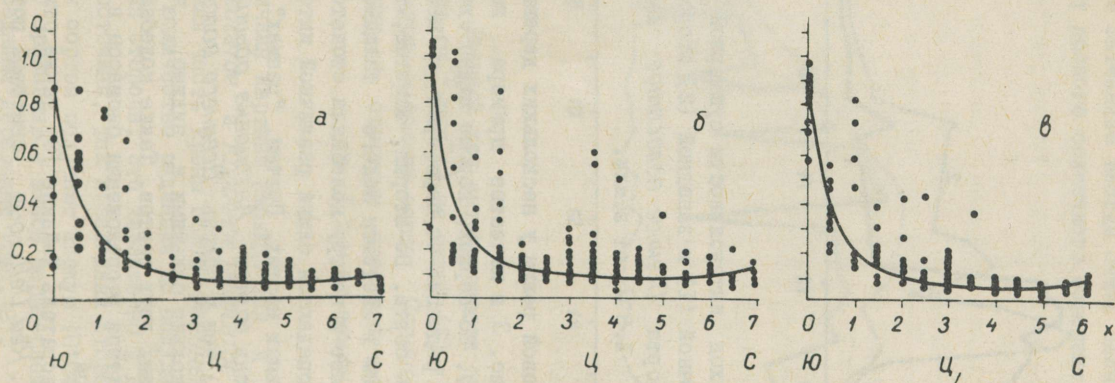


Рис. 3. Изменение интенсивности суммарной радиации Q по диаметру x у яблонь сорта *Осеннее полосатое* на высоте 1,5 м от земли. Время 10–13 часов, Ю – южная сторона, С – северная сторона, Ц – центр кроны: а – дерево № 4, б – дерево № 10, в – дерево № 12.

деляется одинаково. Поэтому, на всех последующих наших графиках представлена характеристика одного дерева каждого сорта.

Результаты показали, что на высоте 1.3 – 1.5 м от земли (в самой широкой части кроны) у всех исследуемых сортов по мере продвижения в глубь кроны интенсивность солнечной радиации резко падает. Так, от 0.95–1.04 кал·см⁻²·мин⁻¹ на периферии интенсивность радиации уменьшается до 0.22–0.38 кал·см⁻²·мин⁻¹; на расстоянии 1–1.5 м вглубь и далее, по мере продвижения к центру уменьшается медленно (рис. 4).

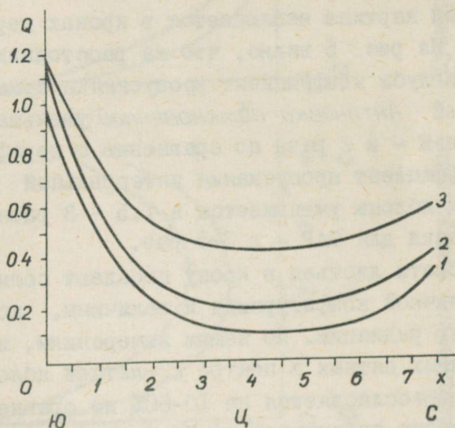


Рис. 4. Изменение интенсивности суммарной радиации Q по диаметру x в кроне у яблони сорта *Антоновка обыкновенная* на высотах 1.5 м (1), 2.5 м (2) и 3.5 м (3). Время 10–13 часов, Ю – южная сторона, С – северная сторона, Ц – центр кроны.

Несмотря на разную структуру кроны деревьев всех сортов наблюдается одинаковый характер падения радиации к центру кроны. Уже на расстоянии 1 — 1.5 м от южной периферии интенсивность суммарной радиации падает в 3–5 раз по сравнению с периферией. Это говорит о том, что решающую роль в поглощении радиации играет листовой полог толщиной 1 — 1.5 м в зависимости от структуры кроны, хотя имеются и некоторые сортовые различия. Расчеты показали, что листовой полог толщиной 1 — 1.5 м от южной периферии на высоте 1.5 м от земли поглощает 60–80% всей солнечной радиации. Фотосинтетически активная радиация (ФАР) — наиболее важная для работы листа, уменьшается в центре еще сильнее (в 80–90 раз), чем интегральная (в 6 — 10 раз).

Совсем иная картина наблюдается в кронах деревьев небольших размеров. Из рис. 5 видно, что на расстоянии 1 — 1.5 м от периферии вглубь коэффициент пропускания суммарной радиации у 12-летней *Антоновки обыкновенной* уменьшается в 3 раза, а у 5-летней — в 2 раза по сравнению с периферией. В центре кроны коэффициент пропускания интегральной радиации у 5- и 12-летних яблонь уменьшается в 1.5 — 3 раза, а коэффициент пропускания для ФАР — в 3–5 раз.

Через просветы листьев в крону попадают солнечные блики или пятна различной конфигурации и величины, которые представляют прямую радиацию. По нашим измерениям, интенсивность света в солнечных пятнах в центре 22-летней яблони *Антоновка обыкновенная* ослабляется на 10–60% по сравнению с радиацией незатененного пространства. Прямые лучи в кроне 5-летней яблони в промежутке от 11 до 16 часов проходили без ослабления. Продолжительность бликов в центре в течение светового дня у взрослых деревьев составила не более полутора часов.

Коэффициент пропускания прямой радиации в центре 22-летней яблони *Антоновка обыкновенная* уменьшается в 3–7 раз, тогда как у 12- и 5-летней всего в 1.5 — 2 раза.

Ранее нами было показано, что по мере резкого падения интенсивности солнечной радиации от периферии к центру у взрослых крупнообъемных деревьев, уменьшается также и чистая про-

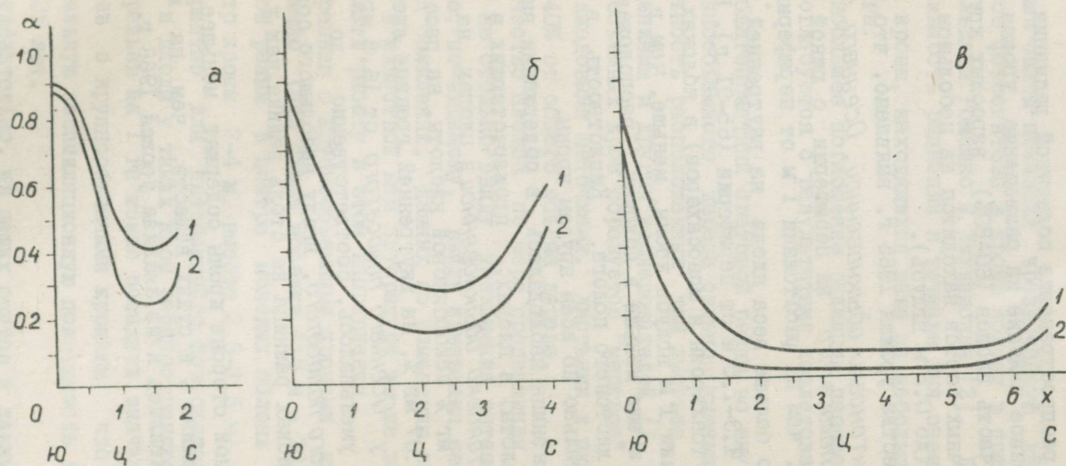


Рис. 5. Изменение коэффициентов пропускания α суммарной радиации (1) и ФАР (2) по диаметру x в кроне у яблони *Антоновка обыкновенная* разных возрастов: а - 5 лет, б - 12 лет, в - 22 года.

дуктивность фотосинтеза, сокращается выход продукции с 1 м² листовой поверхности [6].

Неравномерное распространение солнечной радиации в кроне оказывает существенное влияние на размещение урожая и его качество. Большая часть плодов (60–80%) взрослых крупнообъемных яблонь различных сортов находится на небольшом расстоянии от периферии (до 0.8 м вглубь).

Из анализа качества урожая 1965 г. выявлено, что средний вес одного плода *Антоновки обыкновенной*, *Осеннего полосатого* и *Коричного полосатого* на периферии с южной стороны больше (112–158 г), чем на расстоянии 1 м от периферии вглубь (80–95 г) и гораздо больше веса плода на внутренней границе листового полога – 1.3–1.5 м от периферии (65–91 г). Количество общих сахаров (сахарозы и моносахаров) в яблоках, находящихся на расстоянии 1 м вглубь кроны, меньше, чем в плодах на южной периферии и еще меньше в яблоках, расположенных на внутренней границе листового полога. Кислотность в плодах колеблется незначительно по всем ярусам кроны.

Очень большая разница наблюдалась в содержании витамина С (аскорбиновая кислота) в плодах, произрастающих в разных ярусах кроны. У *Антоновки обыкновенной* в плодах на южной периферии было 29.2 мг % аскорбиновой кислоты, на расстоянии 1 м от периферии 19.07 мг %, на внутренней границе листового полога 16.8 мг %; у *Осеннего полосатого* от 16.8 мг % содержание витамина С уменьшалось, соответственно до 10.3 и 6.7 мг %. У *Коричного полосатого*, ввиду небольшого содержания витамина С в яблоках разница не столь велика, как у предыдущих сортов.

Яблочки на северной стороне кроны содержат меньшее количество сахаров, витамина С и сухих веществ, чем на южной. Такая же картина выявилась и из анализа урожая 1966 г.

Заключение

Наши опыты показали чрезвычайную динамичность света в процессе фотосинтеза в кроне яблони в природных условиях. Это же наблюдали Ромашко и Тихвинская [2]. Далее, выявлено, что интенсивность радиации в течение дня очень сильно меняется в точках кроны, находящихся даже на небольших расстояниях друг от друга.

Наибольшее поглощение радиации периферийными слоями листьев согласуется с результатами исследований полевых культур [7, 8].

Неблагоприятный световой режим во внутренних частях кроны крупнообъемного дерева сильно уменьшает ассимиляционную деятельность расположенных там листьев, что подтверждается наблюдениями и других исследователей [1, 2]. В самом центре крупнообъемных крон образуется "мертвое" пространство, не занятое плодовыми веточками, листьями и плодами, составляющее около 40% от общего объема дерева.

Качество плодов по мере продвижения в глубь кроны резко падает не столько ввиду уменьшения интенсивности радиации, сколько, по-видимому, ввиду изменения ее спектрального состава. К сожалению, данных по изменению спектра внутри кроны яблони в известной нам литературе мы не встретили. Необходимо продолжать работу в этом направлении.

Деревьев с крупнообъемными кронами на 1 га размещается очень мало (при схеме посадки 6х8 м — 208 штук). Наоборот, световой режим в центре молодых яблонь небольших размеров (диаметр кроны 2-4 м, высота 2.5-3.5 м) складывается более благоприятно для интенсивного фотосинтеза. Облиственность ветвей и плоды у таких крон распространяются до центра. Таких деревьев на 1 га можно посадить значительно больше, чем деревьев с крупнообъемными кронами, что позволяет развить значительную ассимиляционную поверхность листьев много раньше 20-25 лет.

Следовательно, из наших опытов и данных других исследователей [1, 3] вытекает, что выращиваемые в настоящее время крупнообъемные формы плодовых деревьев требуют изменения су-

ществующей системы формирования и обрезки. Малообъемные формы деревьев, обладая большими преимуществами перед крупными деревьями, должны занять основное место в отечественных садах. Выявление более рациональных форм малообъемных деревьев является задачей дальнейших исследований.

Поступила в редакцию
29 января 1969 г.

Литература

1. И в а н о в П.П. Разработка способов формирования плодовых деревьев с целью создания плоских сниженных крон. Научный отчет НИИ садоводства, М., 1963.
2. Р о м а ш к о Я.Д., Т и х в і н с ь к а В.Д. Фотосинтез і дихання яблуні. Київ, "Наукова думка", 1964.
3. Н е і н і с к е D.R. The micro-climate of fruit trees. II. Foliage and light distribution patterns in apple trees. "Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.", 1963, 83, 1-11.
4. Л у к ь я н о в В.М., Д е н и с о в А.М. Методика определения светового режима в кронах плодовых деревьев. "С.-х. биология", 1968, 3, № 4, 582-584.
5. Л о п у х и н Е.А. Приближенный метод учета распределения суммарной радиации среди хлопчатника. "Тр. Ташкент. геофиз. обсерв.", 1951, вып. 5(6), 79-81.
6. Л у к ь я н о в В.М. Интенсивность солнечной радиации и продуктивность фотосинтеза в кроне яблони. "Докл. ВАСХНИЛ", 1969, № 5.
7. Т о о м и н г Х. Приближенный метод определения ослабления ФАР и ближней инфракрасной радиации в посевах кукурузы по измерениям интегральной радиации. В сб. "Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности". М., "Наука", 1966, 126-141.
8. Р о с с Ю., Н и л ь с о н Т. Пропускание прямой радиации Солнца сельскохозяйственными посевами. В сб. "Вопросы радиационного режима растительного покрова". Тарту, 1965, 25-64.

The Regime of Solar Radiation in Apple-Tree Crowns

V. M. Luk'yanov

The penetration of solar radiation in apple-tree crowns was studied for three types of trees: thin, moderately dense and very dense crowns with a diameter of 7 to 7.5 m and a height 4.5 to 5 m.

The dynamics of global radiation Q along the crown diameter X (Fig. 3 and 4) for various trees and at different altitudes has the same character. The basic role in the absorption of radiation is performed by the external part of the crown with a thickness of 1 to 1.5 m. Photosynthetically active radiation (Fig. 5, curve 2) diminishes considerably more rapidly than integral radiation (curve 1). In the crowns of young trees (age 5 to 12 years, diameter 2 to 4 m, height 2.5 to 3.3 m) the conditions for optimal photosynthesis are more advantageous than in the crowns of old and tall trees.

Содержание

Ю. Росс, З. Бихеле. Расчет фотосинтеза растительного покрова. II	5
Ю. Росс, В. Росс. Вертикальное распределение листовой поверхности в посевах	44
Ю. Росс, В. Росс. Пространственная ориентация листьев в посевах	60
В. Росс. Определение фитомассы посевов	83
Х. Мяги, Ю. Росс. Фитометрические характеристики и фотосинтетическая продуктивность посева ячменя. I. Агрометеорологическая характеристика и геометрическая структура посева	I02
Х. Мяги, Ю. Росс. Фитометрические характеристики и фотосинтетическая продуктивность посева ячменя. II. Динамика роста ассимилирующей площади и накопления фитомассы посева	I44
А. Лайск. Измерение прозрачности растительного покрова	I74
В. Лукьянов. Солнечная радиация в кронах яблонь	I86

Contents

J. R o s s and S. B i c h e l e. Calculation of the Photosynthesis of Leaf Canopies. II	42
J. R o s s and V. R o s s. Vertical Distribution of Leaf Area in Crop Stands	59
J. R o s s and V. R o s s. Spatial Orientation of Leaves in Crop Stands	81
V. R o s s. Determination of Phytomass in Crop Stands	101
H. M ä g i and J. R o s s. Phytometric Characteristics and Photosynthetic Productivity of the Barley Stand. I. Agrometeorological Conditions and Geometrical Structure of the Stand	143
H. M ä g i and J. R o s s. Phytometric Characteristics and Photosynthetic Productivity of the Barley Stand. II. Growth Dynamics of the Assimilation Area and Increase of the Dry-Matter Content	173
A. L a i s k. Measurement of Plant Cover Transparency	185
V. M. L u k' y a n o v. The Regime of Solar Radiation in Apple-Tree Crowns	197

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО
ПОКРОВА

На русском и английском языках

Редакционно-издательский совет Академии наук Эстонской ССР
Таллин I, ул. Сакала, 3
Редактор Л.Рийвес

Подписано к печати 30 XII 1969 г. Печатных листов 12,5.
Учетно-изд. листов 6,75. Бумага 30x42. 1/4. Тираж
1000 экз. МВ 08177. Зак. 1018. Ротапринт Тартуского
государственного университета, Тарту, ул. Пиккооли, 18.
Цена 68 коп.

Цена 60 коп.



Фитометрические характеристики и фотосинтетическая продуктивность посева ячменя. I. Агрометеорологическая характеристика и геометрическая структура посева. Мяги Х., Росс Ю. В сб. "Фотосинтетическая продуктивность растительного покрова". Тарту, 1969, 102-143.

Дана агрометеорологическая характеристика (ход фотосинтетически активной радиации, температуры воздуха, эффективных температур, осадков, запасов продуктивной влаги, фенологических характеристик в течение вегетационного периода (ВП)) посева ячменя в условиях Эстонии за 1964-1966 гг. По фитометрическим измерениям определены средние значения и статистические характеристики изменчивости высоты растения z_p и стебля, числа листьев, диаметра стебля и других параметров, а также их изменение в течение ВП. Боковая площадь стебля $S_s = 1.35 (z_p - 23)$, суммарная площадь листьев растения $S_L = 1.7 (z_p - 8)$, площадь i -го листа $S_{Li} = 0.13 h_{Li}^{1.55}$, где h_{Li} - длина i -го листа. Величины S_s , S_L и S_{Li} выражены в см^2 , z_p и h_{Li} - в см. Приведены кривые и таблицы распределения поверхности листьев, стеблей и колосьев с высотой и показана их динамика в течение ВП для участков с минеральным удобрением и без него. Наиболее густой слой листвы (плотность площади листвы $1.4 \text{ дм}^2 \cdot \text{дм}^{-3}$) находится на высоте $z_p/3$. Относительная площадь в период прекращения роста для листьев равна 4.5, стеблей - 5.7, колосьев - 2.5. По углам наклона листьев в посеве определена их ориентация, приближающаяся к равномерной. В течение ВП увеличивается число вертикальных листьев в посеве. Табл. 10. Рис. 11. Библ. 11 назв.

Солнечная радиация в кронах яблонь. Лукьянов В.М. В сб. "Фотосинтетическая продуктивность растительного покрова", Тарту, 1969, 186-197.

Изучено проникновение солнечной радиации в крону взрослых плодоносящих яблонь (диаметр кроны - 7-7.5 м, высота 4.5-5 м) сортов с различной насыщенностью листового полога: *Антоновка обыкновенная* (крона умеренной плотности), *Осеннее полосатое* (очень плотная крона), *Коричное полосатое* (редкая крона). Установлено, что несмотря на разную структуру кроны у деревьев всех исследуемых сортов наблюдается одинаковый характер распределения энергии солнечной радиации от периферии к центру. Решающую роль в поглощении радиации играет листовой полог толщиной 1-1.5 м от южной периферии кроны. Фотосинтетически активная радиация (ФАР) уменьшается в центре кроны значительно сильнее интегральной. Пропускание прямой радиации в центре уменьшается в 3-7 раз. Южная сторона крон исследуемых сортов на протяжении большей половины дня получала солнечную радиацию гораздо интенсивнее, чем северная. Восточная и западная стороны кроны получают низкую радиацию ($0.04-0.33 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$) из-за взаимного затенения соседними деревьями. Световой режим в кронах деревьев небольших размеров (возраст 5-12 лет, диаметр 2-4 м, высота 2.5-3.3 м) складывается более благоприятно для оптимального фотосинтеза, чем у крупнообъемных деревьев. Обосновывается необходимость изменения существующей системы формирования и обрезки плодовых деревьев, а также переход к небольшим, малообъемным формам деревьев. Рис. 5. Биол. 8 назв.

УДК 551. 508.25 + 578.087.1

Измерение прозрачности растительного покрова.
Л а й с А. В сб. "Фотосинтетическая продук-
тивность растительного покрова". Тарту, 1969,
174-185.

Прозрачность растительного покрова $\alpha(L, \vec{\tau})$ определяется как вероятность видеть небо в растительном покрове с глубины L (кумулятивный индекс площади листьев, англ. "cumulative leaf area index") в направлении $\vec{\tau}$. Прибор для определения $\alpha(L, \vec{\tau})$ состоит из узкоугольного приемника радиации, движущегося в растительном покрове, и регистрирующей электронной аппаратуры. Проведенные в посевах кукурузы, сорго и подсолнечника измерения показали, что случайное распределение листьев в пространстве существенно увеличивает прозрачность этих посевов. Рис. 6. Библ. 8 назв.

Расчет фотосинтеза растительного покрова. II. Р о с с
Ю., Б и х е л е З. В сб. "Фотосинтетическая продук-
тивность растительного покрова". Тарту, 1969, 5 - 43.

Предложена усовершенствованная математическая модель для расчета фотосинтеза ϕ , дыхания R и продуктивности (газообмена CO_2) F в растительном покрове (РП). Учтена зависимость ϕ и F от поглощенной листьями фотосинтетически активной радиации (ФАР), температуры листа t_L , концентрации CO_2 над РП и внутри него, количества листовой поверхности L_o в РП, угла наклона листьев и коэффициента поглощения ФАР листьями κ_o . Учтено также изменение фотосинтетического и дыхательного аппарата листа с возрастом и глубиной РП. Дыхание дается в виде $R = c_1 \phi_{Ln} + R_2$, где ϕ_{Ln} - плато световой кривой фотосинтеза (СКФ), зависящее от t_L , CO_2 и других факторов; параметр c_1 изменяется с глубиной РП, $R_2 = R_o \exp(\beta_t t_L - \beta_L L)$, где β_t и β_L - коэффициенты, L - глубина РП. Результаты расчетов, выполненных на ЭВМ, показывают, что ϕ и F быстро убывают с глубиной. Основной вклад в ϕ дают листья, находящиеся в светлых пятнах. При недостатке ФАР и малых высотах Солнца h_o максимальную F обеспечивают горизонтальные листья; при больших h_o максимальная F обеспечивается горизонтальными листьями только при редком РП, а при густом РП - вертикальными листьями. Температурный оптимум $F = \phi - R$ РП падает с уменьшением прихода ФАР и с увеличением фитомассы РП. При достаточной ФАР продуктивность $F(t_L)$ мало меняется в интервале $t_L = 10-40^\circ\text{C}$. В общем случае вид СКФ всего РП отличается от СКФ листа. При $h_o > 40^\circ$ максимальный ϕ соответствует $\kappa_o = 0.6 \div 0.7$, при $h_o < 25^\circ$ - $\kappa_o = 1$ (черные листья). Табл. 3. Рис. 9. Библ. 45 назв.

Пространственная ориентация листьев в посевах.
Рос с Ю., Рос с В. В сб. "Фотосинтетическая
продуктивность растительного покрова". Тарту, 1969,
60-82.

Изучена пространственная ориентация листьев в посевах кукурузы, сорго, картофеля, гибридной брюквы, конских бобов и подсолнечника. Это сделано при помощи функции $g_L(z, \vartheta_L, \varphi_L)/2\pi$, которая характеризует распределение листовых нормалей на высоте z по углу наклона ϑ_L (отсчитывается от вертикали, $0^\circ \leq \vartheta_L \leq \pi/2$) и азимуту φ_L (отсчитывается от направления севера по часовой стрелке, $0^\circ \leq \varphi_L \leq 2\pi$). Листья верхнего яруса подсолнечника активно следят за движением Солнца с фазовым сдвигом примерно 30° , если высота Солнца $h_\odot > 25^\circ$. В остальных случаях (кроме густого посева кукурузы) можно пренебречь азимутальной зависимостью ориентации. По углам наклона реальным распределениям $g'_L(\vartheta_L)$ характерно большое разнообразие. Для классификации функций $g'_L(\vartheta_L) = g'_L(\vartheta_L) \sin \vartheta_L$ предлагается "индекс угла наклона листовой поверхности" χ_L , который показывает отклонение реального распределения от равномерного и определяется как

$$\chi_L = \pm \frac{1}{2} \int_0^{\pi/2} |\sin \vartheta_L - g'_L(\vartheta_L)| d\vartheta_L.$$

Знак "+" или "-" определяется знаком разности $1 - g'_L(\pi/2)$. Приведены экспериментальные данные индекса χ_L для 13 видов. Для математического моделирования радиационного режима в растительном покрове требуется эффективная проекция листовой поверхности $G_L(h_\odot)$ в направлении Солнца. Показано, что величину $G_L(h_\odot)$ можно легко определить через индекс χ_L . Табл. I, Рис. 9. Библ. 14 назв.

Определение фитомассы посевов. Р о с с В. В сб. "Фотосинтетическая продуктивность растительного покрова". Тарту, 1969, 83-101.

Рассматриваются вопросы прямого и косвенного определения фитомассы (Φ) надземных и подземных органов и целого растения в с.-х. посевах. Это делается на основе математически средних растений, под которыми понимают растения с простыми характеристиками (высота растения, диаметр стебля, число листьев и др.), соответствующими средним значениям этих характеристик в посеве в данный момент времени. Такой способ позволяет ограничиться 10-20-ю растениями при измерении Φ и дает возможность легко сглаживать полученные данные. Для сушки берется проба от каждого органа, с учетом изменения содержания сухого вещества отдельных органов в вертикальном и горизонтальном направлениях. Подробнее излагаются методы определения Φ подземных органов. Изучено распределение Φ корней по глубине и поперек рядков. Полученные результаты позволяют уточнить методику определения Φ корней при помощи буров. Проведен множественный регрессионный анализ простых характеристик кукурузы, подсолнечника и гибридной брюквы, позволяющий выяснить те существенные характеристики, которые входят в аллометрические уравнения. Приводятся некоторые результаты соотношения Φ надземных и подземных органов, часто применяемое как характеристика приблизительной оценки Φ подземных органов. Табл. 3. Рис. 3. Библ. 33 назв.

Фитометрические характеристики и фотосинтетическая продуктивность посева ячменя. II. Динамика роста ассимилирующей площади и накопления фитомассы посева. Мяги Х., Росс Ю. В сб. "Фотосинтетическая продуктивность растительного покрова". Тарту, 1969, 144-173.

На основе выявленных в первой части работы фитометрических связей описан рост площади и сухой фитомассы отдельных листьев главного побега (ГП), боковой поверхности стебля и колоса, боковых побегов и посева в целом в течение всего вегетационного периода. Детально изучена динамика перераспределения и накопления фитомассы в период от момента сева до 3-го листа. В течение первых 6-ти дней 34% фитомассы зерна расходуется на дыхание, а 27% оттекает в новые органы.

Наибольшую площадь и фотосинтетический потенциал (ФП) ($350-550 \text{ см}^2 \cdot \text{сутки}$) имеют 4-ый, 5-ый и 6-ой листья ГП, наименьшую ($50-100 \text{ см}^2 \cdot \text{сутки}$) — последний лист. В отдельные годы ФП листьев составляет 25-45%, стеблей — 45-55% и колосьев — 10-20% от ФП посева.

В отдельные годы вклад боковых побегов в продукционный процесс варьирует в больших пределах. Индекс листовой поверхности достигает в посеве ячменя значения $3.5 \div 4.5$, индекс боковой площади стеблей — $4 \div 5$, колосьев — $1.5 \div 2$. Суммарный индекс зеленой фитоплощади достигает значения $8 \div 10$. В первые недели 60-70% ассимилятов (А) выделяется листьям и 30-40% подземным органам. В период выхода в трубку происходит интенсивный рост стебля (60-70% от А). Начиная с колошения доминирует рост колоса.

Перед колошением начинается сильный отток "старых" ассимилятов из листьев в колос, а в период молочной спелости — отток из стеблей. Табл. 4. Рис. 14. Библ. 5 назв.

Вертикальное распределение листовой поверхности в посевах. Росс Ю., Росс В. В сб. "Фотосинтетическая продуктивность растительного покрова". Тарту, 1969, 44-59.

Приводятся экспериментальные данные о вертикальном распределении листовой поверхности и его динамике в течение вегетационного периода в посевах кукурузы, сорго, подсолнечника, гибридной брюквы, хлопчатника и картофеля. Предлагается методика косвенного определения функции и плотности площади листьев $u_L(z)$, характеризующей распределение листовой поверхности с высотой в растительном покрове. Функция $u_L(z)$ задается формулой

$$u_L(z) = N_p \int_0^{z_0} \left(\alpha_1 - \frac{\alpha_0}{h} \right) \bar{S}_L(\bar{z}) f_p(h) dh,$$

где $\bar{S}_L(\bar{z})$ - средняя нормированная функция вертикального распределения площади листьев отдельного растения по относительной высоте $\bar{z} = z/h$, $f_p(h)$ - функция распределения высот растений h в посевах, N_p - густота посева, α_1 и α_0 - коэффициенты регрессионного уравнения $s_L = \alpha_1 h - \alpha_0$, связывающего суммарную площадь листьев s_L отдельного растения с его высотой h , $z_0 = \bar{h} + 2\sigma_h$ - статистическая верхняя граница посева. В первом приближении распределение высот h подчиняется закону нормального распределения. Нормированные функции $\bar{S}_L(\bar{z})$ являются для данного вида в фиксированный момент времени относительно постоянными величинами, не зависящими от характеристик s_L и h . Ошибка метода составляет 10%. В принципе предлагаемая методика применима и для более сложных систем, чем посева. Табл. 2. Рис. 5. Библ. 5 назв.