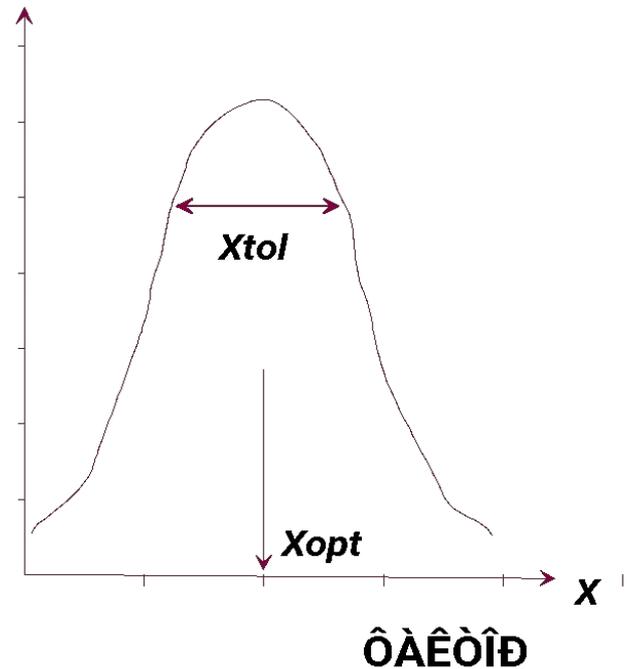
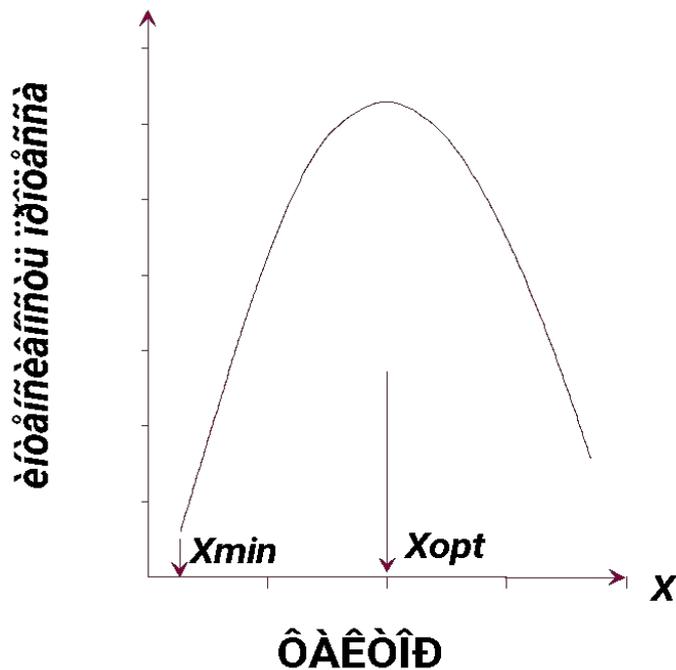




# Общая закономерность для биологических процессов - вид биологических кривых.

Это куполообразные функции, где:

- ширина «купола» характеризует биологическую устойчивость растений (толерантность),
- значения факторов, отвечающих вершине «купола», – биологический оптимум.



# Свойства, обеспечивающие физические условия роста и развития растений

## Гранулометрический состав почвы.

Выделенные по размерам элементарные почвенные частицы называют **гранулометрическими фракциями:**

ил  $< 0,001$  мм

пыль  $0,001-0,05$  мм

песок  $0,05-1,0$  мм

гравий  $>1$  мм.

Гранулометрический состав - относительное содержание выделенных фракций.

# Классификация почв по гранулометрическому составу

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

## Плотность почвы:

масса единицы объема почвы в ее естественном, ненарушенном состоянии, г/см<sup>3</sup>

$$\rho_b = \frac{m_s}{V_t}$$

### **плотность дерново-подзолистой почвы (г/см<sup>3</sup>):**

- пахотный горизонт (10-20 см) 1,3-1,4
- подпахотный (30 см) 1,4-1,5
- оподзоленный (глубже 40 см) > 1,5

### **плотность черноземов (г/см<sup>3</sup>):**

- пахотный горизонт (10-20 см) 1,1-1,2
- подпахотный (30 см) 1,1-1,3
- глубже 60 см > 1,3

## Пористость почвы:

объем пор в общем объеме почвы,  $\text{см}^3/\text{см}^3$  или %.

$$\varepsilon = \frac{V_{\text{пор}}}{V_{\text{почвы}}}$$

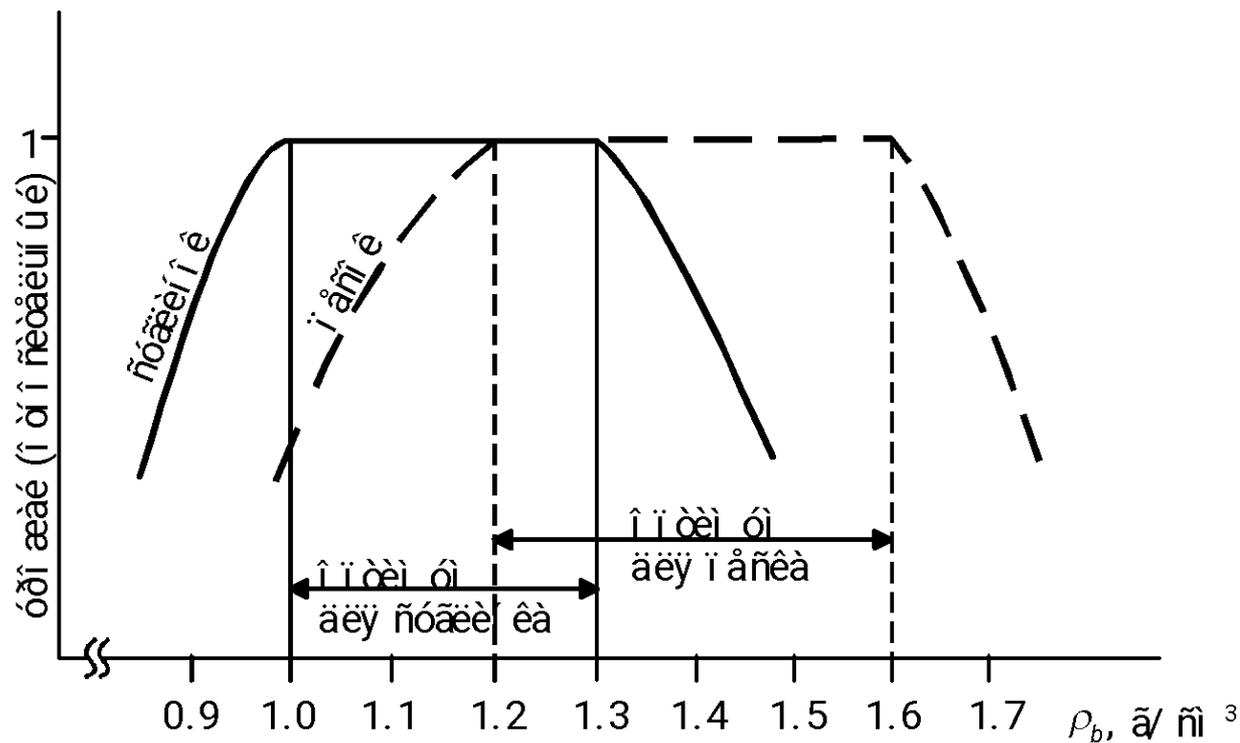
**градации пористости почвы для пахотного слоя ( $\text{см}^3/\text{см}^3$ ):**

- отличная (культурный пахотный слой) 0.65–0.55
- удовлетворительная 0.55–0.50
- неудовлетворительная < 0.50
- чрезмерно низкая 0.40–0.25

# Типичные значения плотности и пористости различных почв

Почвенные объекты	плотность почвы, $г/см^3$	плотность агрегатов, $г/см^3$	пористость почвы, $см^3/см^3$
Пахотные горизонты почв: суглинистые песчаные	0.8–1.5 1.4–1.7	1.3–1.8 –	0.69–0.46 0.46–0.35
Горизонты В и С	1.5–1.8	1.4–1.9	0.43–0.32
Торф (верховой)	0.1–0.3	–	0.93–0.79

# Зависимость урожая (в относительных единицах) от плотности суглинистой и песчаной почв



Оптимум для суглинистых почв от 1.0 до 1.3  $\text{г/см}^3$

## Оценка структуры почвы

агрономически ценные агрегаты **10–0.25 мм**:

- >60% – отличное агрегатное состояние
- 60–40 – хорошее
- <40% – неудовлетворительное

или используют коэффициент структурности ( $K_{стр}$ ):

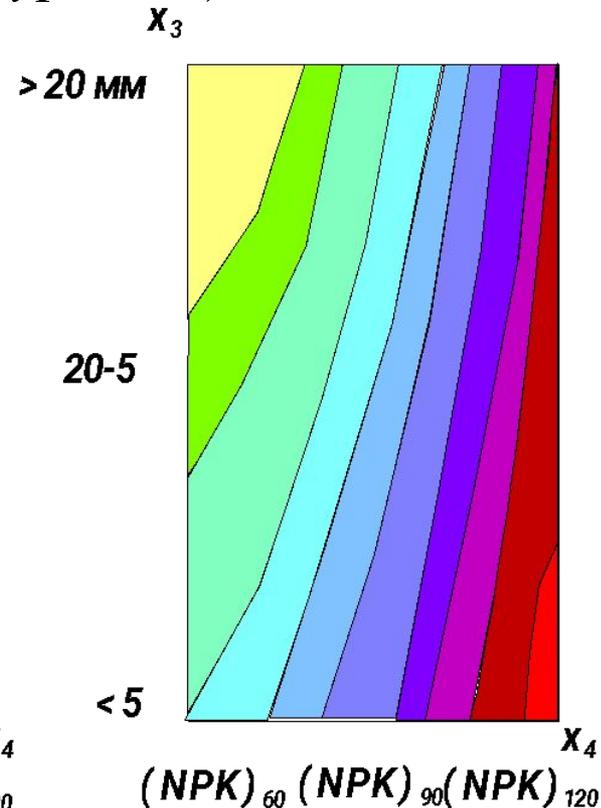
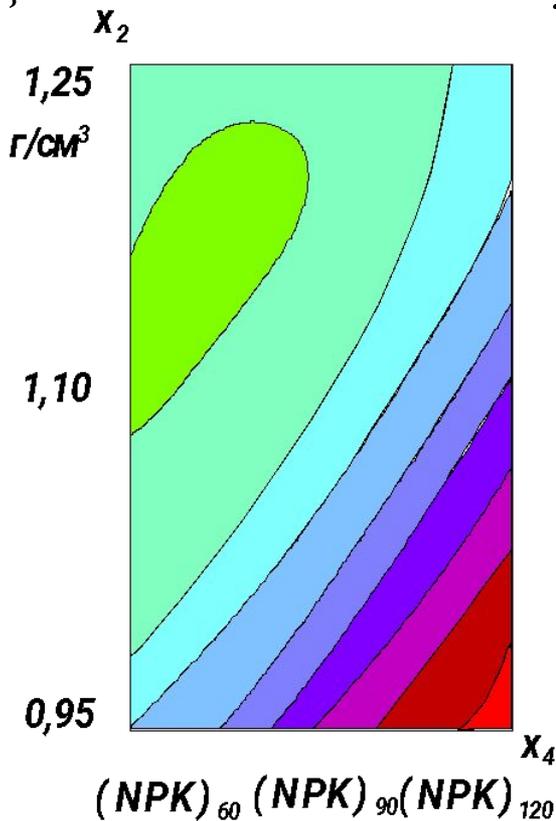
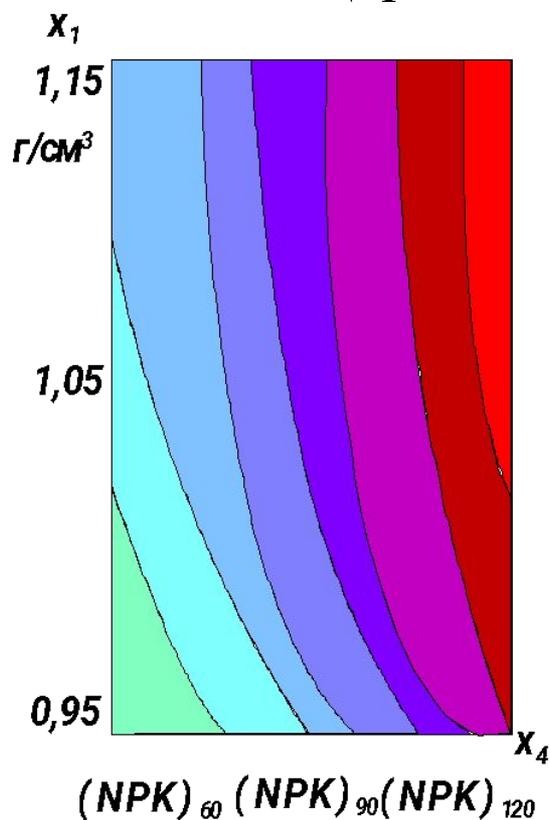
$$K_{стр} = \frac{\Sigma(10 - 0.25\text{мм})}{\Sigma(> 10\text{мм}, < 0.25\text{мм})}$$

- >1.5 – отличное агрегатное состояние
- 1.5–0.67 – хорошее
- <0.67 – неудовлетворительное.

# Задача структуры в пахотном слое - обеспечить корням наибольшую доступность питательных веществ.

Биомасса ячменя ( $\text{г/м}^2$ ) при различных дозах удобрений в зависимости от:

$x_1$  - плотности почвы в надсеменном слое,  $x_2$  - подсеменном слое,  
 $x_3$  - структурного состава семенного слоя  
(красный цвет – максимальный урожай)



## ***Основная мысль:***

*доступность питательных веществ, подток влаги к семенам и к корням растений, зависит*

***не только***

*- количества элементов питания,*

***но и от***

*- условий укладки (на плотном или рыхлом слое),*

*- соответствия размеров структуры (почвенных агрегатов) размеру семян,*

***а также***

*- климатических условий.*

*Сочетание доз удобрений и создание плотности пахотного слоя должно производиться совместно!*

*Оптимизация агрофизических условий оказывается делом достаточно тонким, требующим всесторонних знаний.*

*Это проблема взаимосвязи физических и агрохимических свойств почв.*

# Влагообеспеченность растений

**фотосинтез и транспирация** - 2 основных процесса в растениях -  
тесно взаимосвязаны:

наступает недостаток почвенной влаги →

→ надо снижать **транспирацию** (поток воды через устьица) →

→ происходит прикрытие устьиц →

→ снижения поступления  $\text{CO}_2$  в лист →

→ снижается **фотосинтез** (продукционный процесс).

# Транспирация.

Основной показатель влагообеспеченности - испарение растениями в атмосферу парообразной влаги в процессе их жизнедеятельности .

Это поток влаги через растение (Тр), измеряется количество влаги, выделяемое определенной массой или площадью листьев (1 г или 1 см<sup>2</sup>) сырых (или сухих) в единицу времени см/сут или гН<sub>2</sub>О/гсух.в-ва сут

(!) При этом

для фотосинтеза (т.е. продукционного процесса) растению необходимо **всего лишь от 2 до 10%**

общего количества потребляемой влаги (!)

Для сравнения различных видов растений по их потребности во влаге используют

**транспирационный коэффициент** — количество влаги, расходуемое растением для формирования **1 г зеленой массы**.

Он отражает **эффективность** использования влаги растением, способность экономно потреблять влагу при формировании зеленой биомассы.

Сорго	271
Кукуруза	372
Пшеница	505
Сахарная свекла	601

Для изучения и управления водным режимом растений более  
полезны  
**термодинамические подходы,**  
Использующие энергетическое состояние влаги  
к описанию влагопотребления растений.

# Энергетическое состояние влаги

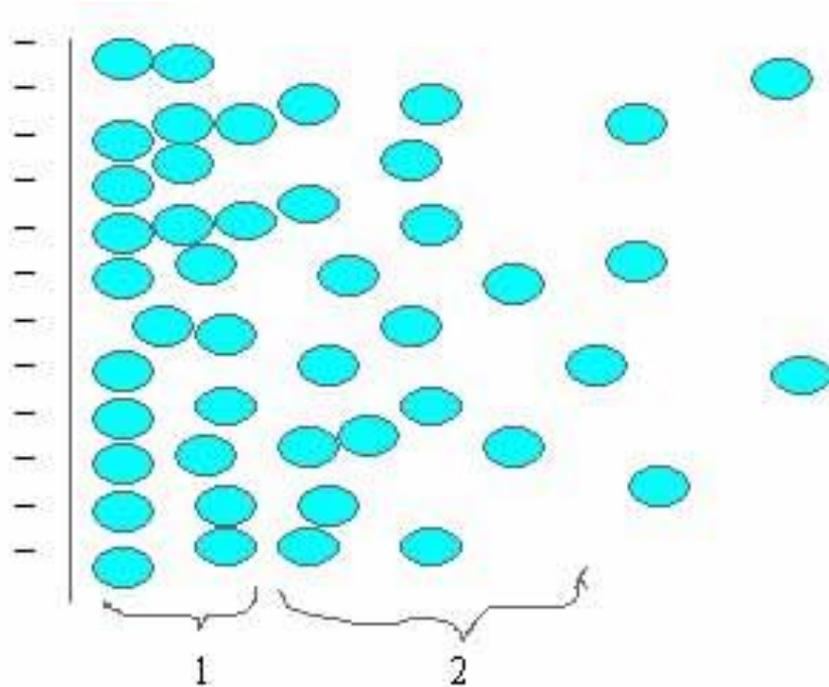
**Потенциал влаги в почве – работа, необходимая для перемещения воды из одной точки в другую**

Вода движется в направлении от большего к меньшему значению потенциала.

В почвенном растворе, клеточном соке, атмосфере потенциал ниже относительно свободной чистой воды - причиной понижения которого служат:

- капиллярно-сорбционные силы (менисковые и расклинивающие);
- осмотические и др.

# Состояние влаги в почве



1. Адсорбированная влага (прочносвязанная)
2. Пленочная влага (рыхлосвязанная)
3. Пленочно-капиллярная влага
4. Капиллярная влага
5. Гравитационная влага

*Шеин, 2005*

*абсолютно-сухая  
почва*

*увеличение влажности*

*все поры заполнены водой  
(водовместимость)*

*уменьшение степени связи воды с твердой фазой почвы*

*прочносвязанная*

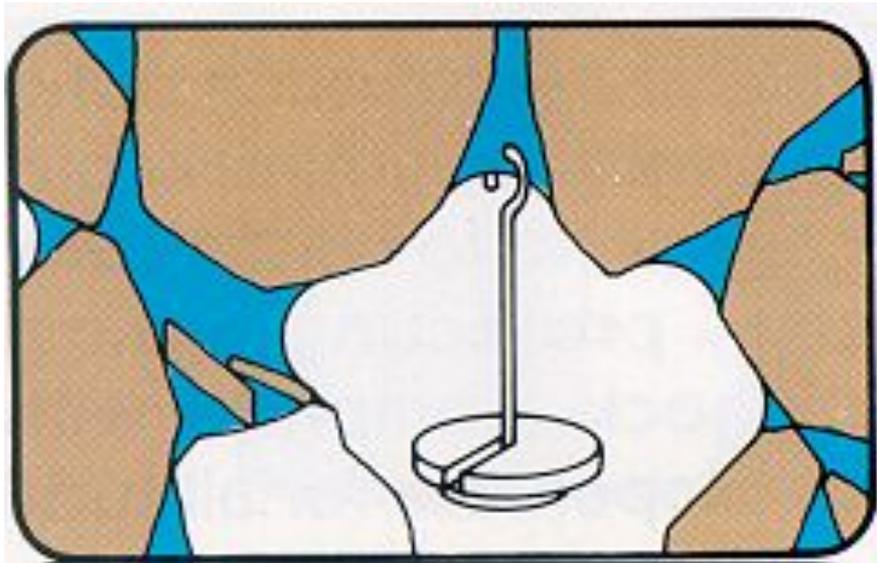
*неподвижная*

*слабоподвижная*

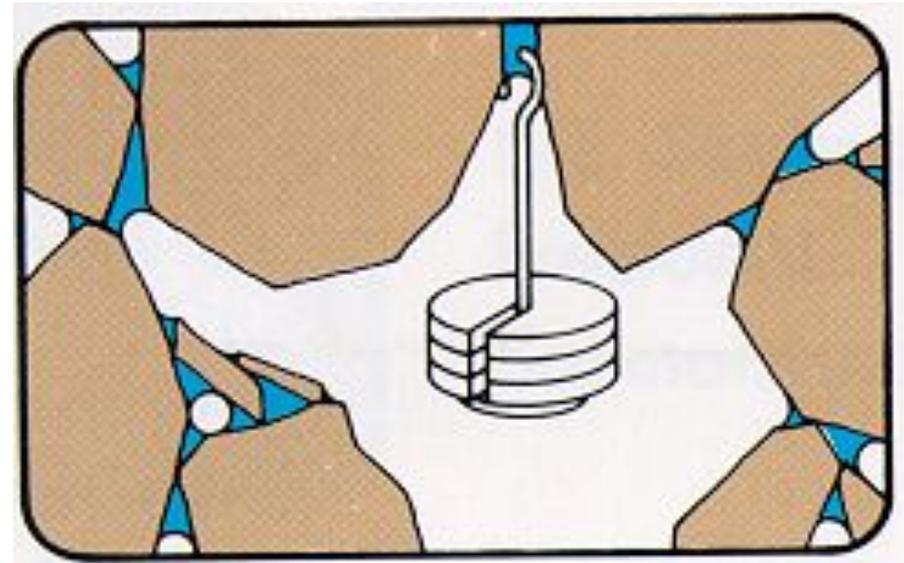
*подвижная свободная*

# Использование энергетических характеристик для оценки состояния влаги в почве

Потенциал (дж/кг) или давление (кПа, атм)

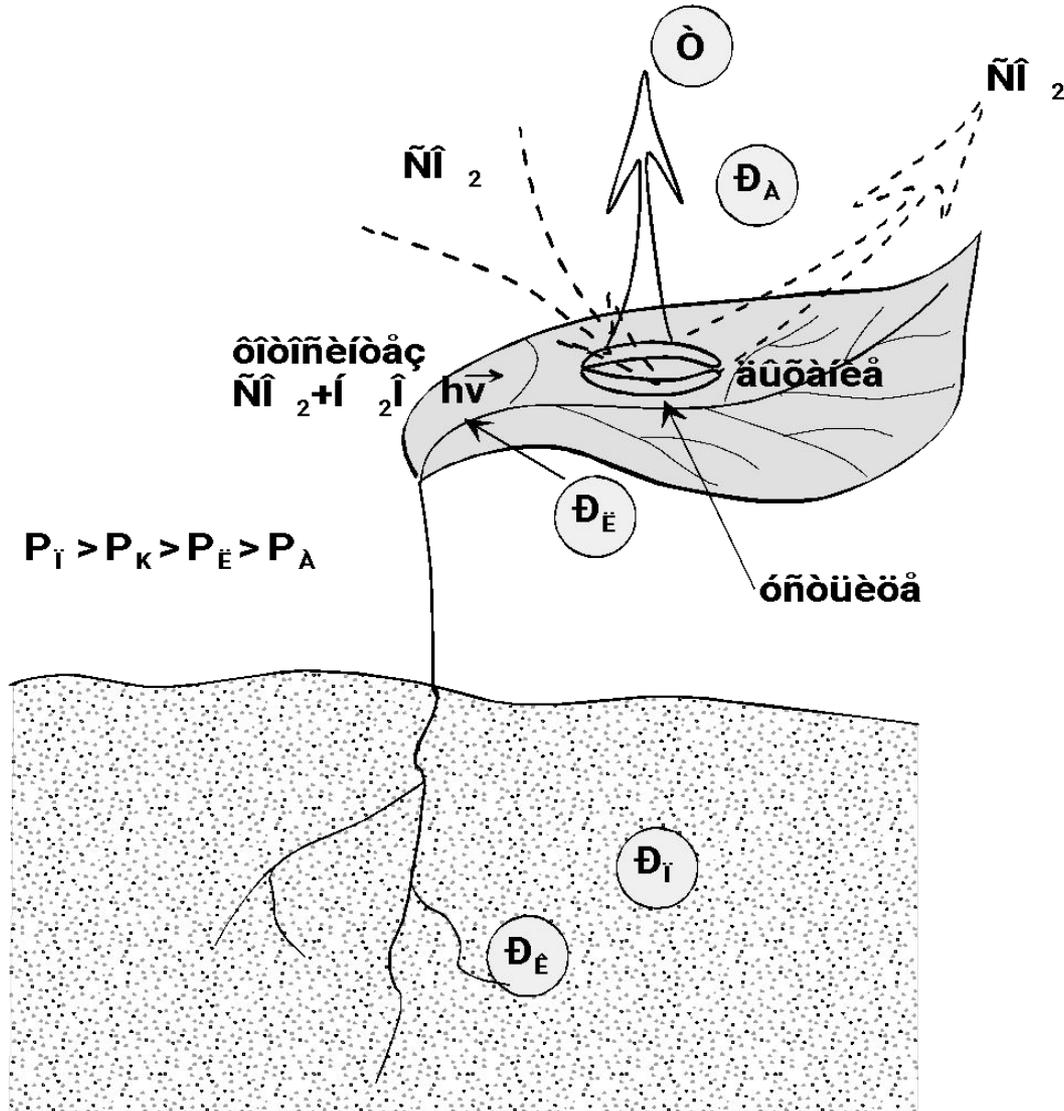


**Влажная почва**



**Сухая почва**

# Движение влаги в системе «почва-растение-атмосфера»

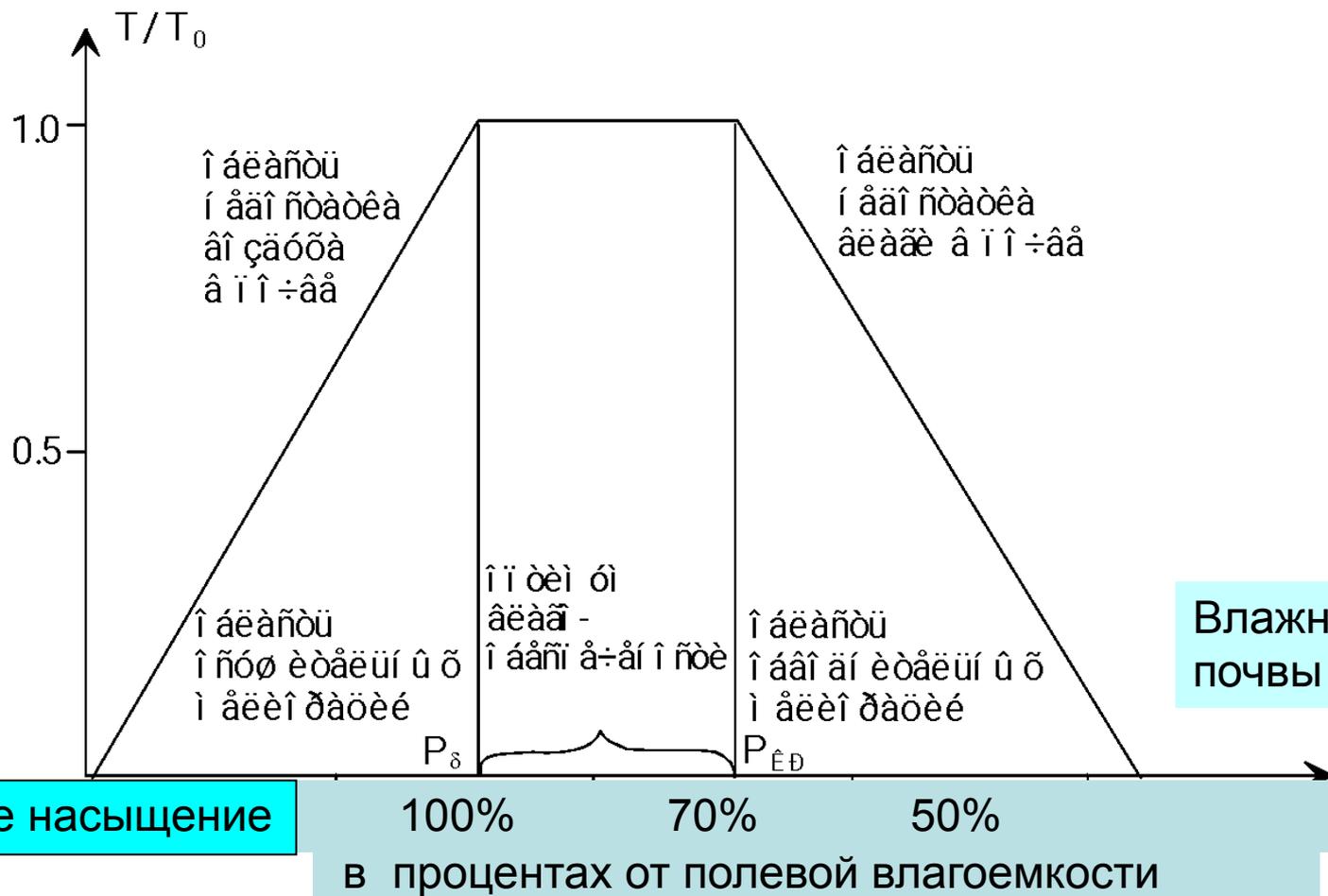




# Оптимальный диапазон и критическая влажность в почве

## влажности почвы

Относительная продуктивность



# Эта зависимость имеет несколько характерных точек:

## Пересечение с осью абсцисс:

- 1 - полное насыщение почвы водой,
- 2 - влажность устойчивого завядания растений.

## Точки перелома трапеции:

- 3 - вход воздуха в почвенное поровое пространство,
- 4 - «критическая» влажность в почве,

**Справа** - влажность ниже «критической» - ухудшение водного питания вплоть до прекращения транспирации и гибели растений.

## Почему?

Переход на экономию влаги → прикрываются устьица → рост замедляется.

*Это область обводнительных мелиораций (орошение).*

**Слева** - от полного насыщения до входа воздуха - переувлажнение действует на растение аналогично засухе - уменьшается общее влагосодержание листьев.

## Почему?

При недостатке воздуха блокируется система корневого питания растений, что снижает и транспирацию, и продуктивность растений.

*Это область осушительных мелиораций (дренаж).*

# Зависимость критической влажности от различных факторов

## ПОЧВА –

поровое пространство и гранулометрический состав определяют скорость подтока влаги к корням

При суховеях наблюдается завядание растений при полном недостатке воды в почве: так называемая «атмосферная засуха».

## Почему?

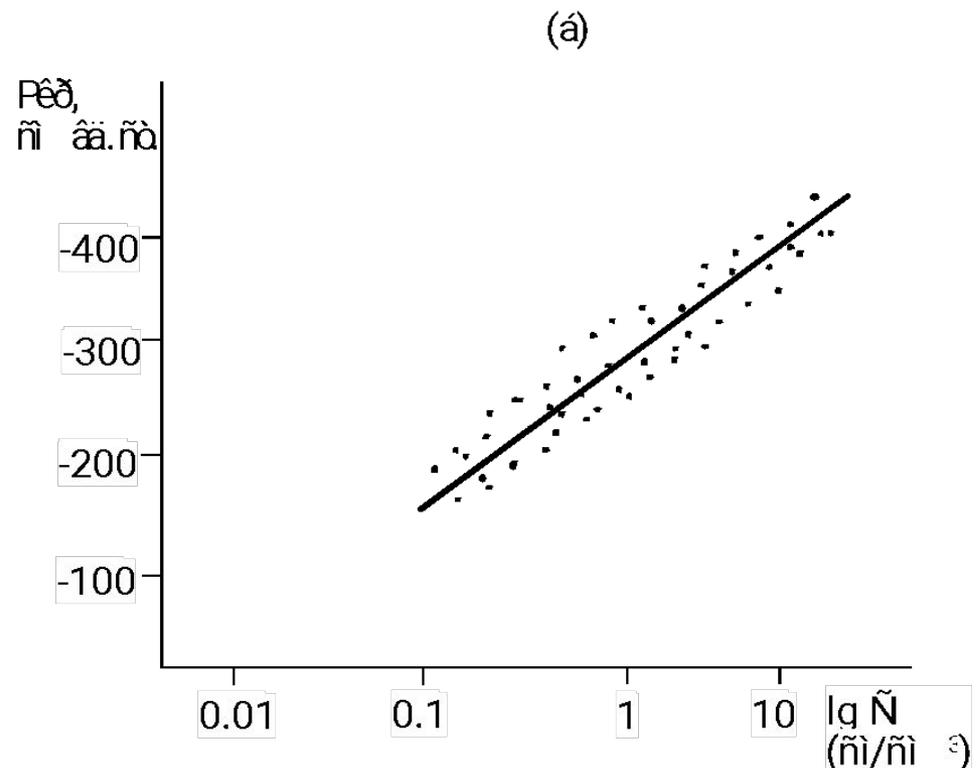
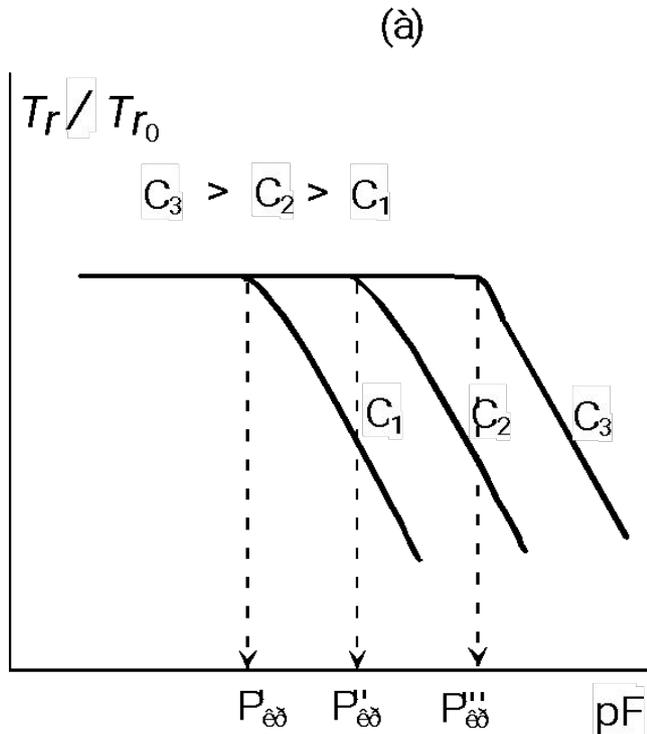
При резком увеличении сухости воздуха растения не «успевают» прикрыть устьица и восстановить поток от почвы к листьям, «инерционность» растений по сравнению с изменением метеоусловий

# Биологические факторы.

Из биологических факторов остановимся лишь на **концентрации корней.**

(а) При увеличении концентрации корней «критическая влажность», т.е. растений с более развитой корневой системой имеют более широкий диапазон оптимального водного питания.

(б) Зависимость от концентрации корней близка к степенной, а в полулогарифмических координатах близка к линейной.



## **Агротехнологические факторы управления водообеспеченностью растений**

**Дата посадки** - фактор важен, особенно в условиях дефицита влаги. Незасухоустойчивые виды успевают развить биомассу, чтобы завершить свой цикл формирования урожая.

Необходимо, чтобы почвенная засуха не совпала с периодом интенсивного роста растений, увеличения биомассы.

**Способ посадки.** Цель – найти оптимальное размещение растений в рядках и расстояние между рядками, чтобы растения в наибольшей мере использовали солнечную радиацию.

Необходимо создать архитектуру листового покрова, чтобы с наибольшей эффективностью использовать солнечную радиацию.

**Борьба с сорняками** - они потребляют влагу, оптимальное внесение пестицидов и пр..

- 1. Обработка почв (вспашка, боронование и пр.).** Снижаются непродуктивные потери в виде испарения с поверхности почвы, создается слой агрегатов - преграда для подтока влаги к поверхности.
- 2. Удобрения:**
  - а) увеличение роста корней (прежде всего, фосфатные удобрения),
  - б) увеличение вегетативной массы и лучшее использование солнечной энергии,
  - в) ускорение циклов развития, особенно важно для засушливых регионов и, конечно.
- 3. Мульчирование поверхности** – важный аспект снижения непродуктивных потерь в виде испарения.

Другие положительные воздействия мульчи: увеличение водопроницаемости, а, следовательно, увеличении почвенных влагозапасов, снижении поверхностного стока.

Это может стать доминирующим фактором, например, в тропических странах при осадках ливневого типа.

# **Рост и развитие растений**

## **Формирование продуктивности**

Основные параметры роста и развития

Влияние физических факторов на рост растений

Соотношение корневой и надземной биомассы

Влияние на рост корней внешних условий

# Процессы роста и развития растений:

- **семя попадает в почву** → передвижение почвенной влаги за счет градиента давления воды, вначале за счет осмотической составляющей, затем и капиллярно-сорбционной.
- **вода поступает в семя** (влажность должна быть не ниже критической) → в семени идут процессы метаболизма, гидролиз запасных веществ и производство новых.

Интенсивность ферментации зависит от температуры: для характеристики внешних условий используют «критические» предпосевные влажность и температуру почвы.

- **зародыш семени стал проростком:** появились coleoptile - трубочка, охватывающая первый лист (из coleoptile в будущем стебель и листья) и зародышевые корни →
- **интенсивно растут зародышевые корни.**
- **проросток достигает поверхности почвы** →

появляется росток →

**фаза всходов:** первый лист выходит через верхушку coleoptile, поле зеленеет.

## Важный момент (!):

растение переходит на **автотрофное питание** → начинается процесс **фотосинтеза** → интенсивный рост (нарастание биомассы) → формирование вегетативных, а затем и репродуктивных органов растений.



*Упрощенно:*

- **рост растений** – количественное возрастание массы и линейных размеров
- **развитие** – процессы качественных изменений в течение жизни растения (в онтогенезе), тесно связанных с ростом.

При количественном описании процессов роста необходимо знать функции распределения ассимилянтов между органами:

- в начальный период основные ассимилянты идут на постройку вегетативных органов (увеличение площади листового аппарата, корневой системы);
- затем, по мере старения, они в большей степени расходуются на прирост репродуктивных органов.

Основные параметры роста:

$M$  – биомасса, прирост биомассы ( $\Delta M$ ) и скорость роста  $\Delta M/\Delta t$  - разность между суммарным фотосинтезом и затратами на дыхание

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

где  $\Delta M$  - увеличение биомассы за время  $t$ ,  
а  $\Phi$  и  $R$  – фотосинтез и дыхание.

# Влияние физических факторов на рост растений

*Итак:*

рост – разность между процессом фотосинтеза и дыханием  $\Phi - R$ .

## **Воздействие основных физических факторов на фотосинтез и составляющие процесса роста:**

Солнечная энергия – увеличивается по логарифмическому (или логистическому) закону.

Основными параметрами являются предельное насыщение (стабильный максимум фотосинтеза) и угол наклона кривой на начальном участке (чувствительность).

Температура и влажность почвы – следуют куполообразной (параболической) кривой, на которой имеется оптимальный диапазон - оптимум влажности и температуры;

Минеральные биофильные макроэлементы (N, P, K) - также следуют основной биологической куполообразной кривой.

Представление о динамике роста организмов  
впервые было сформулировано *Юлиусом Саксом*



**Юлиус фон Сакс - немецкий ботаник (1832-1897)**

Юлиус Сакс измерял скорость роста в длину различных органов растений и сформулировал положение о S-образной кривой роста.

### Кривая Сакса $M(t)$



Общий подход к описанию процесса развития в онтогенезе:  
определяющим является **фактор внешней среды**,  
при достижении критического значения которого программа  
развития организма меняется.

Таковыми параметрами, связанными непосредственно с фазами развития и  
ростом, являются **температура** и **свет** – сумма эффективных температур и  
фотопериодичность (длина светового дня).

При достижении некоторой суммы температур рост корней уменьшается, а  
рост листьев увеличивается.

При дальнейшем увеличении этой суммы наступает фаза поступления  
ассимилянтов (в основном) в репродуктивные органы, в колосья зерновых, в  
клубни корнеплодов и т.д.

Однако,

существует ряд приспособительных реакций растений на изменение условий произрастания:

*«При недостатке того или иного субстрата развиваются преимущественно те органы, которые могут обеспечить его дополнительный приток».*

Например,

- срезание части листьев растений приводит к недостатку углеводов, недостаток тут же компенсируется увеличением поверхности листьев и увеличением фотосинтеза.
- если создать недостаток азота в растениях, преимущественно растут корни, чтобы компенсировать увеличением его доставки из почвы.

Поэтому для роста важны **не абсолютные количества** углеводов и азота, а их **сбалансированность**,

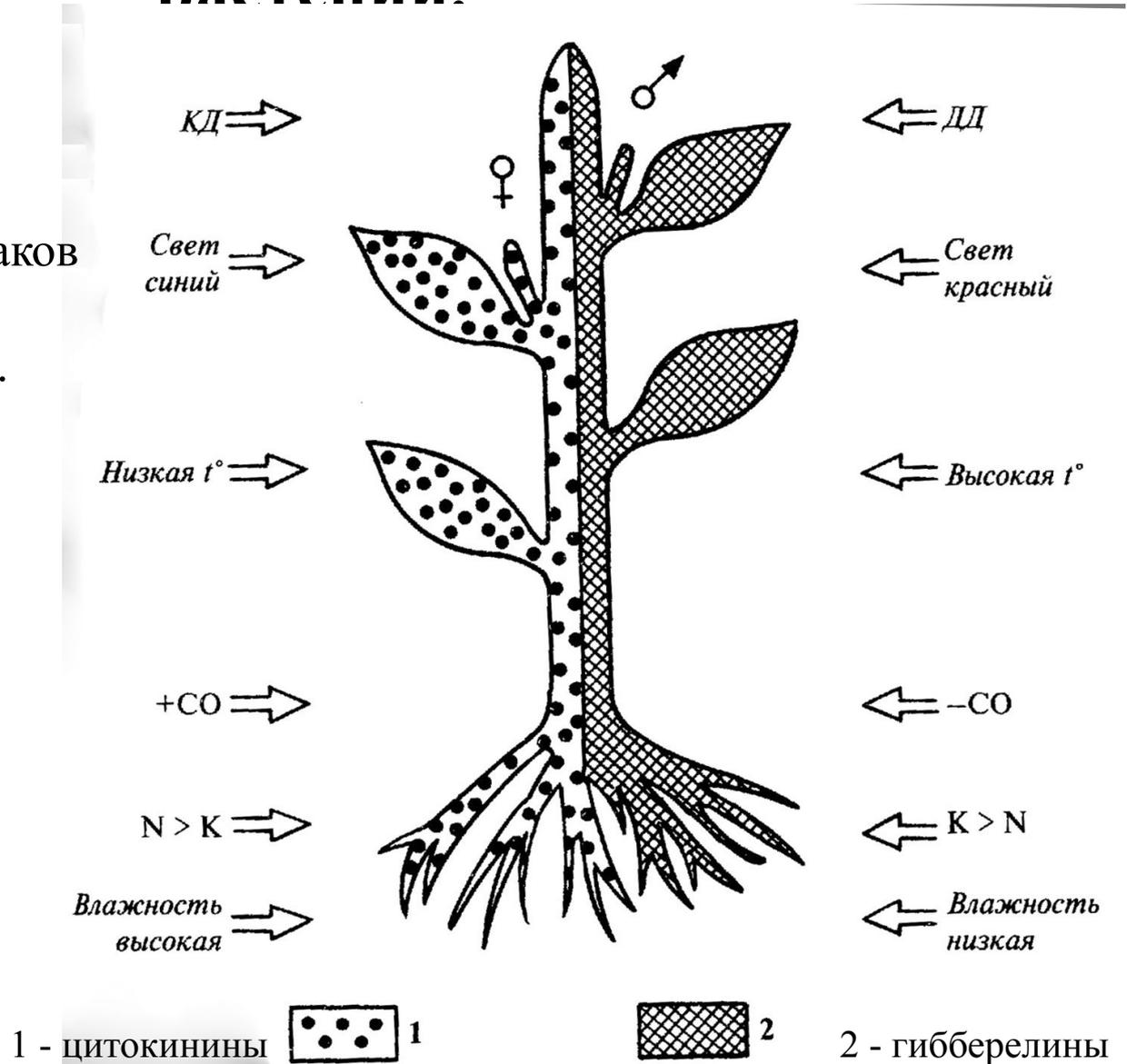
точнее, **сбалансированность двух потоков:**

↓ - потока «вниз» углеводов от листьев по растению,

↑ - потока «вверх» воды и веществ из почвы через корни в листья.

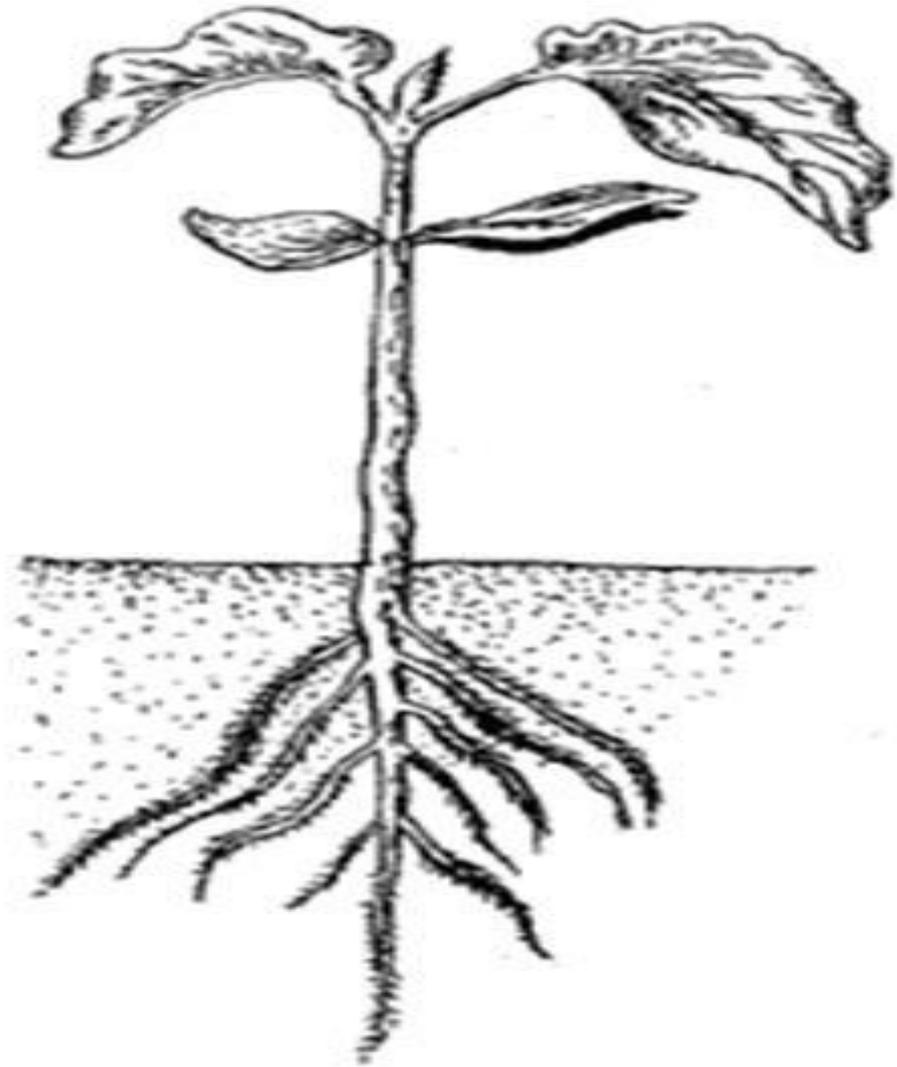
# Роль факторов внешней среды на содержание и активность фитогормонов и проявление пола у растений.

Гибберелины отвечают за формирование признаков мужского пола, цитокинины – женского.



## Соотношение

- надземной и
- корневой биомассы



## Общий принцип взаимоотношения надземной и подземной частей растений:

- надземные органы «обслуживают» корни ассимилянтами, необходимыми для их роста.
- корни снабжают надземную биомассу питательными веществами,

Поэтому можно рассматривать:

- корни - как **гетеротрофные** образования - используют для своего функционирования готовые органические продукты,
- листовой аппарат – **автотрофный** тип питания - используют минеральные вещества и формируют из них углеводы, белки и пр. (фотосинтез).

## **Коррелятивный рост – взаимозависимость роста разных органов растений.**

Закон коррелятивного роста:

*каждый орган растения соответствует (коррелирует)  
другим органам по строению, функциям, росту и развитию.*

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

Наиболее важным в коррелятивном росте растений является соотношение **двух** главных органов питания: **корней** (минеральное и водное питание) и **листьев** (воздушное питание и фотосинтез).

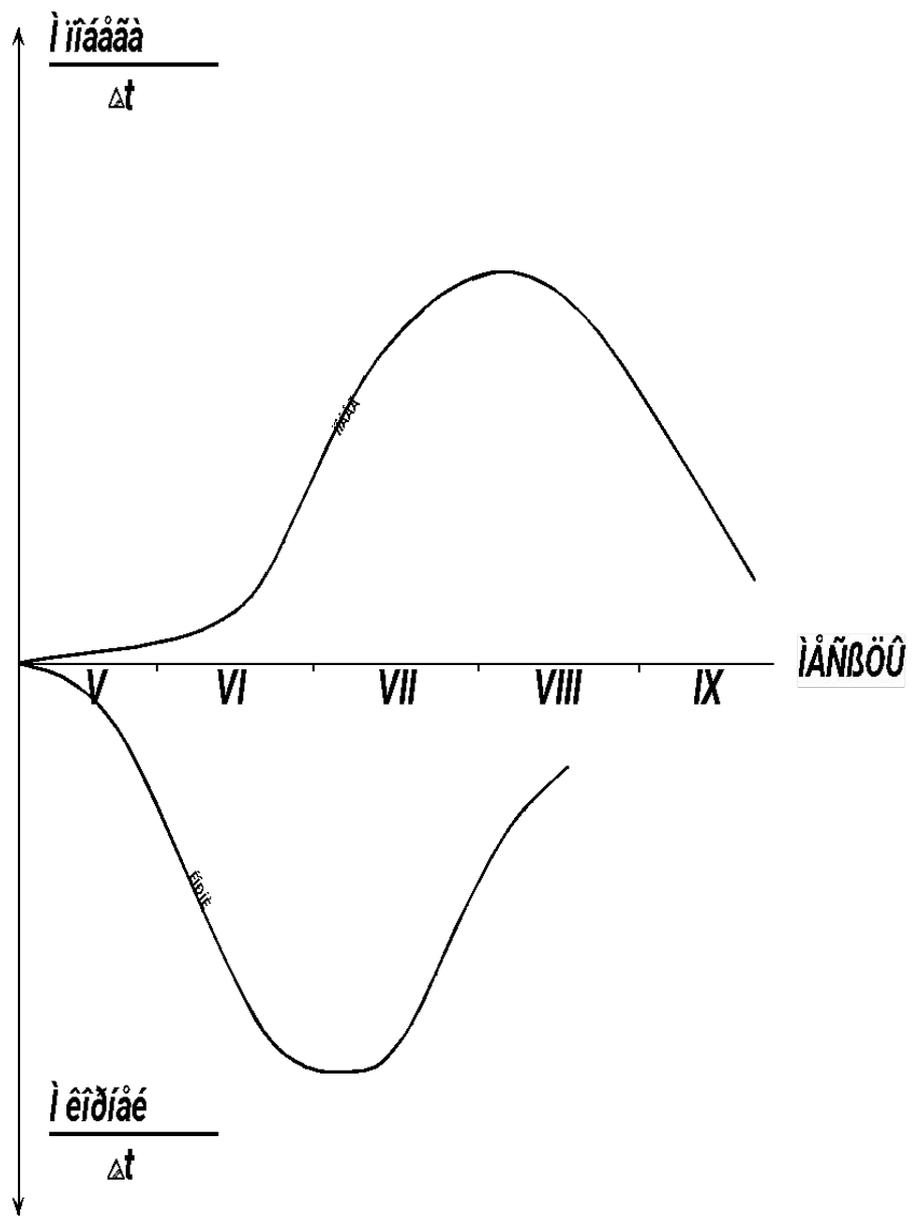
В соответствие с этим принципом  
рассмотрим:

**как складывается соотношение побег/корень?**

В начале вегетационного периода более **быстро растут корни**, осваивая почвенное пространство (главное для растения добыть больше питательных веществ).

Достигается максимум абсолютной скорости роста → максимум в поступлении питательных элементов, начинает **интенсивно расти побег** (корни снижают скорость роста).

Далее скорость роста побега увеличивается, достигает максимума и снижается (уже в силу процессов онтогенеза).



Завершается вегетационный цикл развития растений.

*Рассмотрим:*

- чем теоретически определяется это соотношение?
- каков принцип?

3 гипотезы,  
объясняющие формирование соотношения  
побег/корень.

## ***Гипотеза конкуренции:***

*рост корней ограничивается продуктами фотосинтеза, а листьев – питательными веществами из корней.*

- Соотношение побег/корень **увеличивается:**

корни в достатке снабжают листья питательными веществами → процессы фотосинтеза в листьях идут интенсивно, но все образующие ассимилянты расходуются «на месте», в побеге →

**растение активно функционирует,  
активно накапливает надземную биомассу.**

- Соотношение **уменьшается:**

побегу не хватает питательных веществ →

функционирование фотосинтетического аппарата затруднено → часть ассимилянтов не используется на месте, оттекает в **корни** → они **начинают интенсивно развиваться**, осваивать новые участки почвы для потребления большего количества питательных веществ, воды.

## *Гипотеза избытка углеводов:*

*рост корней зависит, прежде всего, от избытка углеводов, которые не использованы листьями.*

основная роль в функционировании растений все же принадлежит надземной биомассе, а корни находятся на «остаточном» снабжении,

Подтверждение гипотезы - усиления роста корней при дефиците азота.

## *Гипотеза размера емкости:*

*рост корней зависит от размера емкости, использующей углеводы.*

Если «листовая емкость» высока, то корни не имеют возможности расти - все углеводы уходят в «листовую емкость» в виде запасов и структурной биомассы.

Стоит этой запасной «емкости» уменьшиться, начинают расти корни.

Можно отметить:

все эти 3 гипотезы взаимно дополняют друг друга.

Основная - первая,

две другие обращают внимание на регулирование соотношения побег/корень углеводами, образующимися в качестве ассимилянтов в листьях.

**Корни тоже могут включиться в регулирование процесса роста:**

уменьшение поступления питательных элементов от них приведет к снижению образования запасов и структурной биомассы → оттоку избытка углеводов в корни → к их росту.

Все гипотезы дают возможность прогноза.

Например:

**что будет, если искусственно подрезать корни?**

Если питательных веществ и влаги в достатке (листьям достаточно питательных веществ и от оставшихся) →  
→ подрезка корней будет стимулировать интенсивное накопление углеводов в растении, увеличение его структурной биомассы и запасов.

Если недостаточно (на бедных почвах, в периоды водного дефицита) → подрезка корней приведет к снижению роста надземной биомассы.

Таким образом:

соотношение побег/корень – это характеристика функционирования растений, условий его произрастания:

чем ниже это соотношение, тем хуже обеспеченность растений питательными веществами и водой из почвы.

*Таким образом:*

1) Процессы роста надземной и подземной частей растений взаимосвязаны - (**коррелятивный рост**):

рост **корней** зависит от количества продуктов фотосинтеза (прежде всего, углеводов), поступающих из листьев,

а рост **надземной части** определяется потоком питательных веществ, влаги, поступающих из корней.

2) Соотношение побег/корень указывает на условия произрастания:

чем выше это отношение, тем благоприятнее почвенные условия при оптимальных микроклиматологических условиях.

# Влияние на рост корней внешних условий

- физических свойств почвы
- температуры
- света
- давления почвенной влаги, аэрации
- удобрений
- pH и токсичных элементов
- недостатка иона Са.

# Физические свойства почвы

В опытах сравнивался рост корней:

- 1 - в песке
- 2 – в питательном водном растворе того же состава.

Хотя общая длина корней в вариантах опыта была близкой, но корни в песке имели больший диаметр:

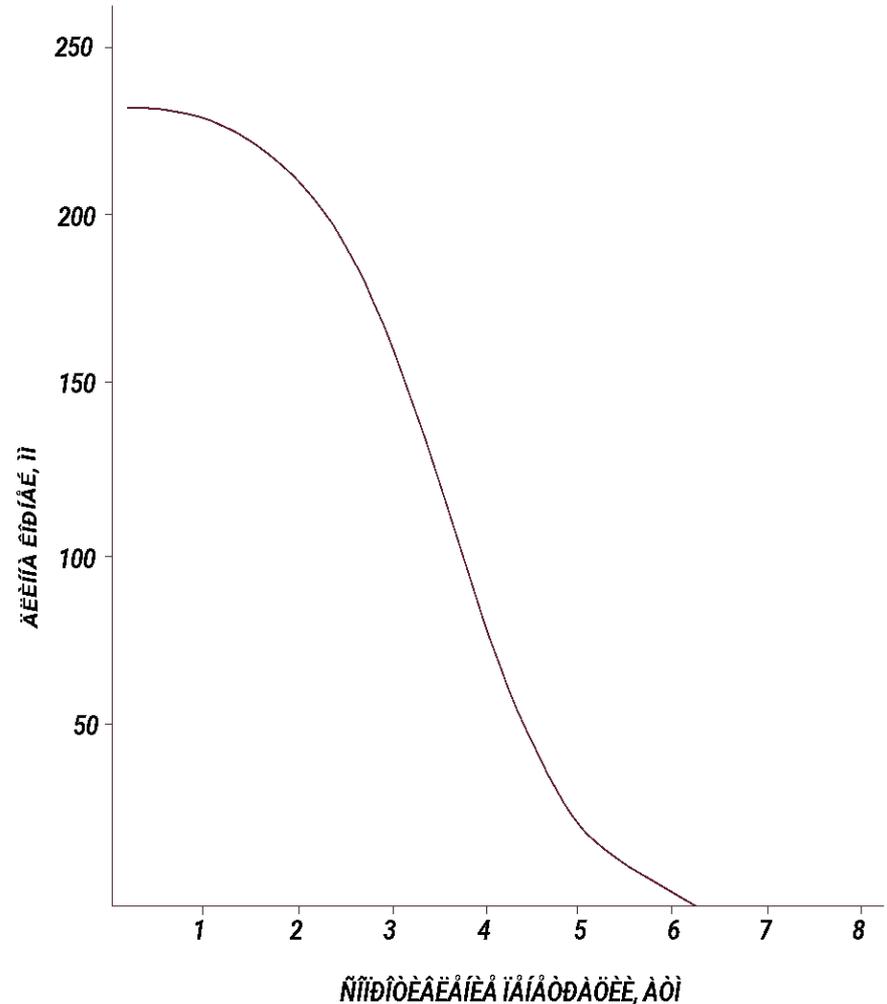
в песке- 0.49 мм, а в растворе- 0.34 мм.

Увеличение диаметра происходило за счет разрастания клеток коры корня, их утолщения.

*Скорость роста экспоненциально убывала при увеличении сопротивления почвы!*

Вывод:

*сопротивление проникновению корней – основной почвенный фактор, определяющий их рост.*



# Температура почвы

*при понижении температуры интенсивнее растет корневая система*

*В вегетационном опыте:*

**надземная часть растений - при  $25^{\circ}$  ,  
температура подземной части - от  $12^{\circ}$  до  $35^{\circ}$**

*В результате:*

**максимум отношения побег/корень при  $29^{\circ}$  ,  
при температурах ниже оптимума это соотношение снижается.**

Это хорошо объясняется гипотезами соотношения побег/корень:

**при низких температурах корни доставляют в надземную часть меньшее количество питательных веществ, так как снижается их подвижность и доступность в почве**

→ это вызывает дополнительный поток ассимилянтов из листьев в корни, образованных, но неизрасходованных,

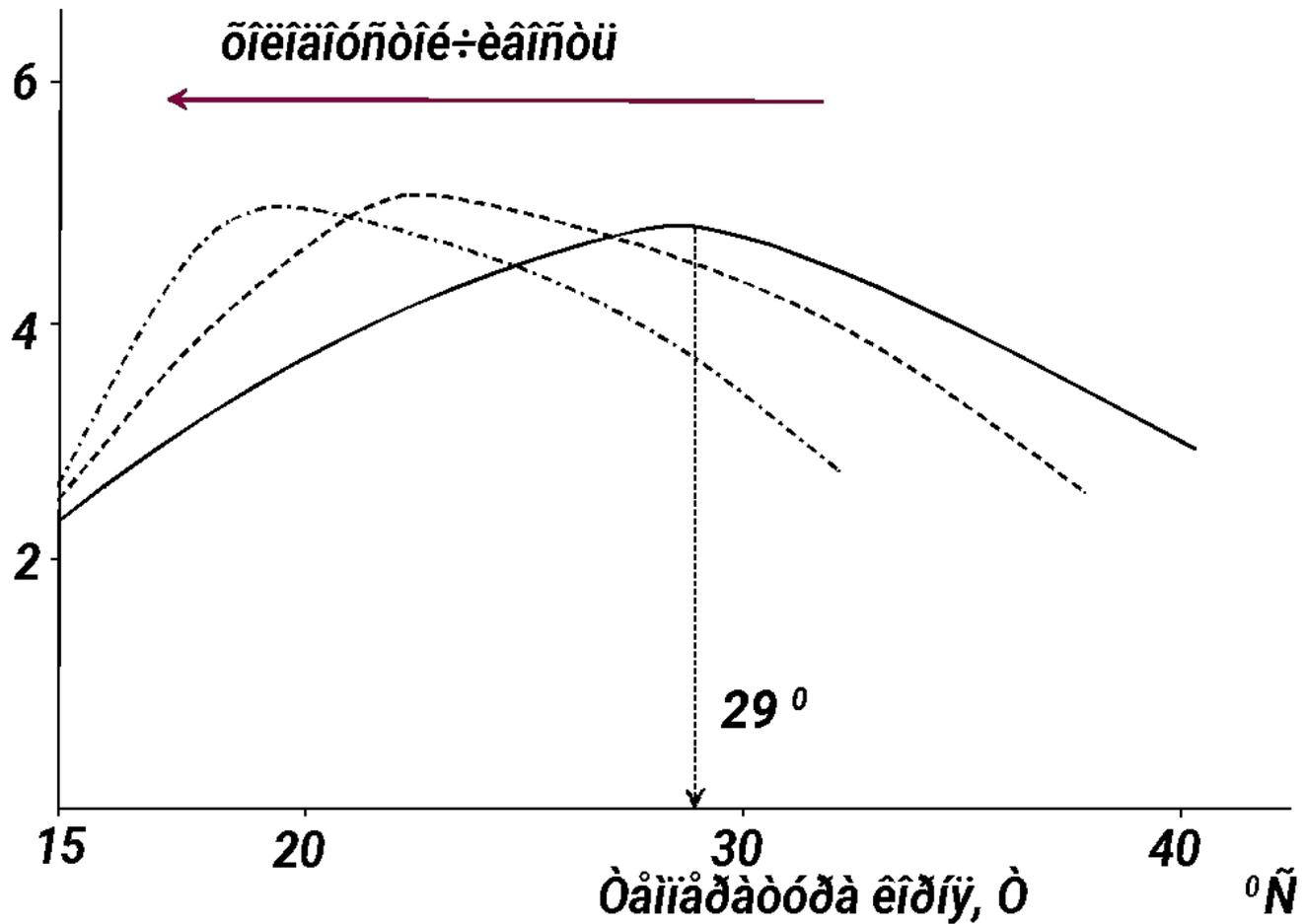
→ что и обуславливает их дополнительный рост.

Отношение «побег/корень» указывает, что по мере роста  $T^0$  от  $15^0$  до  $29^0$  надземная часть растет все интенсивнее.

При дальнейшем повышении температуры почвы уже сказывается угнетающее действие повышенных температур на корни, что приводит к оттоку в них ассимилянтов, к их росту и снижению соотношения «побег/корень».

Для адаптированных к холоду растений указанный максимум соотношения смещается в сторону **более низких** температур.

$\hat{I} \circ \hat{\pi} \hat{\rho} \hat{\alpha} \hat{i} \hat{e} \hat{a}$   
 $\hat{i} \hat{i} \hat{a} \hat{a} \hat{a} / \hat{E} \hat{i} \hat{\delta} \hat{\alpha} \hat{i} \hat{u}$



# Влияние света на рост корней

Используем гипотезу о регулировании соотношения побег/корень:

В вегетационных опытах:

увеличение интенсивности света →

→ увеличение продуктов фотосинтеза, ассимилянтов →

→ они оттекают в корни → усиливается их рост.

при затенении растений рост корней угнетался сильнее, чем рост надземных органов.

# Влияние почвенной влаги

При уменьшении влажности скорость роста побегов уменьшилась в 10 раз, а скорость роста корней в 2 раза  
→ скорость роста побегов при водном стрессе снижается быстрее, чем скорость роста корней.

*Ухудшение водного питания ведет к снижению соотношения побег/корень.*

# Влияние удобрений

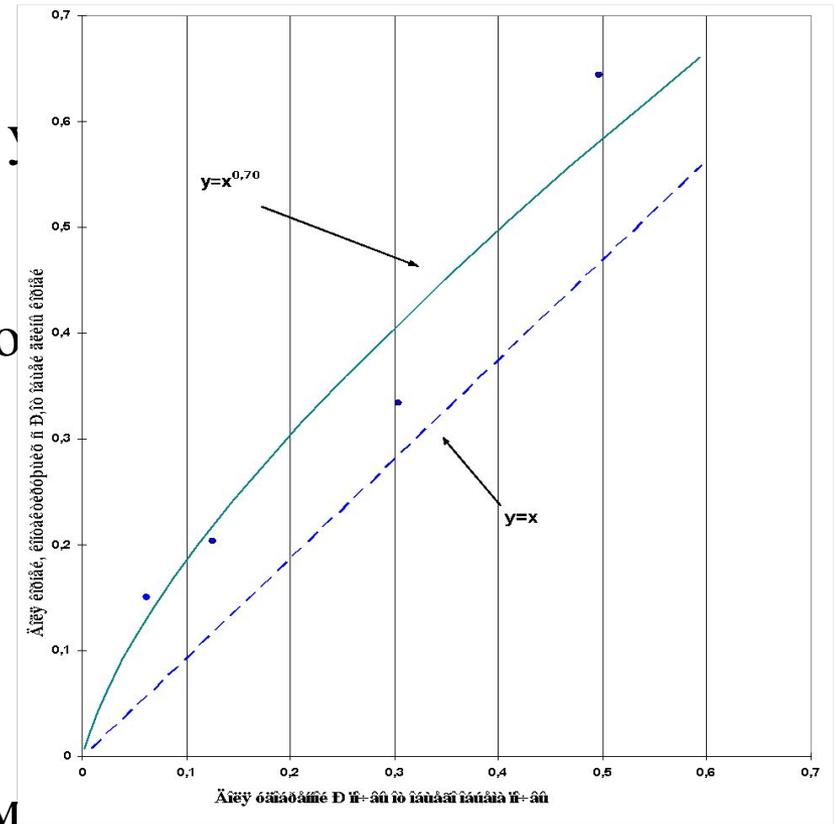
- Дефицит азота стимулирует рост корней – работает гипотеза об оттоке избытка ассимилянтов в корни при недостатке питательных элементов, поступающих из корней в листья.
- Корни очень активно реагируют на внесение фосфорных удобрений.

Вегетационный опыт:

контроль - без внесения фосфора,  
внесение фосфора на одном локальном  
на двух участках, трех и т.д.

Учитывали долю корней,  
которые контактируют с пятнами фосфора  
в отношении к общей длине корней.

Если бы у корней не было  
«предрасположенности» к фосфору, то  
с увеличением доли фосфора линейно  
увеличивалась бы и доля корней,  
контактирующих с фосфорными пятнами.



Результат - связь нелинейная: доля корней контактирующих с пятнами фосфора растет значительно быстрее линейного закона.

Т.е, фосфор определенно стимулирует рост корней, особенно в случае его локального внесения, когда явно выражен корневой тропизм в отношении зон с увеличенной концентрацией фосфора.

# Влияние аэрации

Корень является активной частью растения → для поглощения веществ необходима энергия → необходим кислород → корни «дышат».

Рост корней существенно замедляется при снижении содержания **кислорода** в почвенном воздухе менее **15 объемных %**.

В **атмосферном воздухе** концентрации кислорода и углекислого газа составляют примерно **21 и 0,03%**.

В **почве** за счет дыхания корней, за счет химических процессов содержание  $\text{CO}_2$  увеличивается даже в поверхностных слоях до **1.3%**.

В более глубоких слоях почвы, из-за физического «стекания» более тяжелого углекислого газа, его концентрация повышается до 10%.

Если воздухоносная порозность почвы снижается, то содержание  $\text{CO}_2$  в этом ограниченном объеме порового пространства будет повышаться.

Некоторые растения (например, рис) имеют специализированные клетки, формирующие ткань, - аэренхиму, сохраняющую воздух и способствующую нормальному росту корней в период затопления

# Дыхательные корни

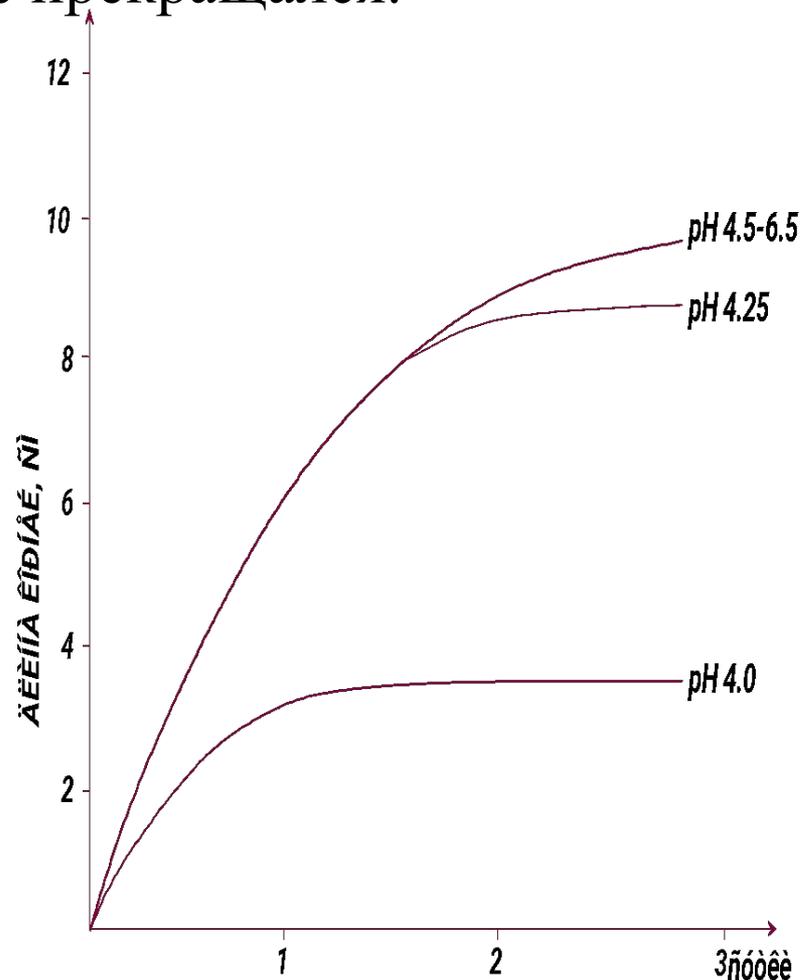


# Влияние pH на рост корней

В водных культурах выращивались растения:

- При pH **ниже 4.0** рост корней заметно замедлялся уже на 1-е сутки, а затем и вообще прекращался.

- Однако увеличение pH всего на 0.5 единиц и чуть выше уже приводил к заметному, практически нормальному росту корней.



## **Растения и свет.**

**Солнечная радиация и радиационный баланс.**

Радиационный баланс земной поверхности это:

**поступление** энергии в виде прямой, рассеянной и отраженной радиаций →

последующее **превращение** ее в тепловую на деятельной поверхности →

**расход** на нагрев почвы, растений, приземного воздуха и транспирацию.

Поток лучистой энергии – количество лучистой энергии, проходящей в единицу времени через единицу площади  
(Вт/м<sup>2</sup>, кал/см<sup>2</sup> мин, Дж/см<sup>2</sup>).

**Виды радиации.** Различают несколько видов радиации, или составляющих радиационного баланса:

### ***1. Прямая солнечная радиация $I_s$***

коротковолновая (400–750 нм – ультрафиолетовая и видимая), идущая прямо и непосредственно от Солнца.

Именно она (в основном) и формирует климат (с греческого «климат» - «угол»):

чем ближе угол падения солнечных лучей к нулевому (угол падения лучей измеряют, как угол между лучом и нормалью к поверхности почвы), тем жарче будет климат.

Уравнение расчета прямой солнечной радиации по высоте Солнца  $h_{\odot}$

$$S' = S \sin h_{\odot}$$

где  $S'$  - солнечная энергия, поступающая на горизонтальную поверхность,

$S$  – прямая солнечная радиация при параллельных солнечных лучах.

## ***2. Рассеянная (диффузная) радиация $I_a$***

отраженная от взвешенных коллоидальных и других частиц, молекул газов, от облаков в атмосфере.

Если солнце закрыто облаками, то вся поступающая радиация – рассеянная.

Спектральный состав рассеянной радиации отличается от прямой, рассеянная содержит больше коротковолновых лучей.

**Прямая и рассеянная формируют суммарную солнечную радиацию  $I_{\Sigma}$**

В июле в Москве при ясном небе в астрономический полдень ( $13^{30}$ ):

- прямая солнечная радиация  $700 \text{ Вт/м}^2$  ,

- суммарная радиация  $1500 \text{ Вт/м}^2$

### *3. Противоизлучение атмосферы $I_{li}$*

- еще одна составляющая, приходящая на деятельную поверхность, - формируется в результате нагрева частиц в атмосфере, окружающих растения предметов, в том числе и самих растений.

Это длинноволновое излучение - длина волны более 750 нм.

Таким образом,

поступает на деятельную поверхность **радиация:**  $I_s + I_a + I_{li}$

коротковолновая  $(I_s + I_a)_{\text{поступ.}}$

и длинноволновая  $I_{li}$

Они сравнимы по величинам.

**отражается** часть поступающей радиации:

в виде коротковолновой  $(I_s + I_a)_{\text{отраж.}}$

и длинноволновой (излучение почвы,  $I_{le}$ ).

**Радиационный баланс** деятельной поверхности – это

разность между всеми видами лучистой энергии, притекающей к этой поверхности, и всеми видами лучистой энергии, покидающей эту поверхность.

**Радиационный баланс в дневное время:**

$$I_{\text{поступ}} = \left[ (I_s + I_a) - (I_{\text{отраж}} + I_{li}) - I_{le} \right] + (I - I)$$

**НОЧЬЮ** он составит лишь разницу длинноволновых радиаций:

$$I_n = I_{li} - I_{le}$$

«Альbedo» - отношение отраженной к поступившей коротковолновой энергии ( $\alpha$ , величина безразмерная):

$$\alpha = \frac{(I_{\text{отража}} + I)}{(I_{\text{воступа}} + I)} .$$

Свежий снег 0,85

Почва:

сухая 0,2–0,3 ; влажная 0,05

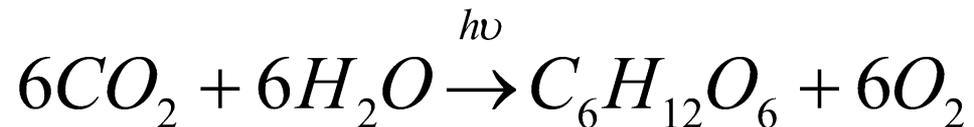
Песок:

белый 0,4 ; серый 0,2-0,3

# Фотосинтез

процесс превращения солнечной энергии в растении в химическую и ее накопления в виде питательных органических веществ.

Итоговое уравнение фотосинтеза:



где  $h\nu$  - квант света (лучистая энергия Солнца,  $E$ )

## **К.А.Тимирязев «Жизнь растения»**

«...Когда-то где-то на землю упал луч Солнца,  
но он упал не на бесплодную почву, он упал на былинку пшеничного  
ростка или, лучше сказать, на хлорофилловое зерно.

Ударяясь о него, он потух, перестал быть светом, но не исчез:  
Он только затратился на внутреннюю работу,  
Он рассек, разорвал связь между частицами углерода и кислорода,  
соединенными в углекислоте.

Освобожденный углерод, соединяясь с водой, образовал крахмал.  
Этот крахмал, превратясь в растворимый сахар, после долгих  
странствий по растению отложился, наконец, в зерне в виде крахмала  
же или в виде клейковины.

В той или другой форме он вошел в состав хлеба, который послужил  
нам пищей. Он преобразовался в наши мускулы, в наши нервы. Он  
приводит нас в движение.

Быть может, в эту минуту он играет в нашем мозгу...»

# Спектральный состав света

Распределение лучистой энергии по длинам волн называется спектром



Спектральный состав солнечной радиации в зависимости от длины волн:

0,4-0,8 мкм - видимая часть

< 0,4 мкм (0,38)  
ультрафиолетовая

> 0,78 мкм  
инфракрасная

$$\lambda = c / \nu$$

длина волны = скорость света ( $3 \cdot 10^{10}$  см/сек) / частота колебаний

$$E \text{ (энергия кванта)} = h\nu$$

чем короче длина волны, тем больше энергия кванта

Фотосинтетически активная радиация (ФАР)  
(380 - 710 нм)

составляет около 50% всей солнечной радиации,  
достигающей деятельной поверхности.

**Но!**

лишь 1–3% ФАР накапливается в виде продуктов фотосинтеза,  
в тропических лесах эта величина приближается к 5%,  
а в искусственных условиях к 8%.

# Световая кривая фотосинтеза - зависимость фотосинтеза ( $\Phi$ , $\text{мгСО}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$ ) от интенсивности поступающей лучистой энергии ( $\text{Вт}/\text{м}^2$ ).

Оптимальная область мощности светового потока в диапазоне 500-800  $\text{Вт}/\text{м}^2$ , что близко к солнечному полуденному освещению.

Оптимальная область мощности светового потока в диапазоне 500-800  $\text{Вт}/\text{м}^2$ , что близко к солнечному полуденному освещению.

## основные параметры:

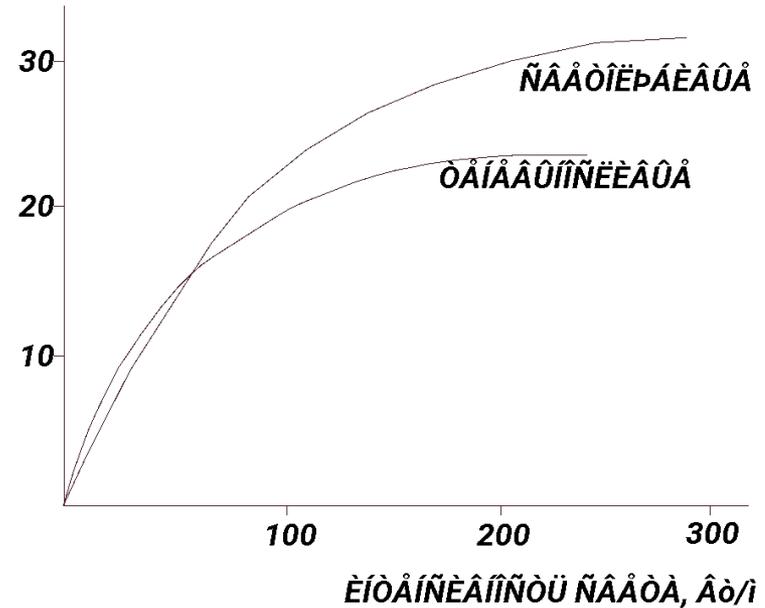
1 - угол наклона кривой в нарастающей части

– параметр светочувствительности.

Чем угол больше при слабом начальном изменении света, тем активнее растения используют световую энергию, в особенности при малых ее значениях.

Чем выше этот параметр, тем более активно происходит нарастание процесса, тем чувствительнее растение к добавлению даже небольшой интенсивности света (группа теневыносливых растений).

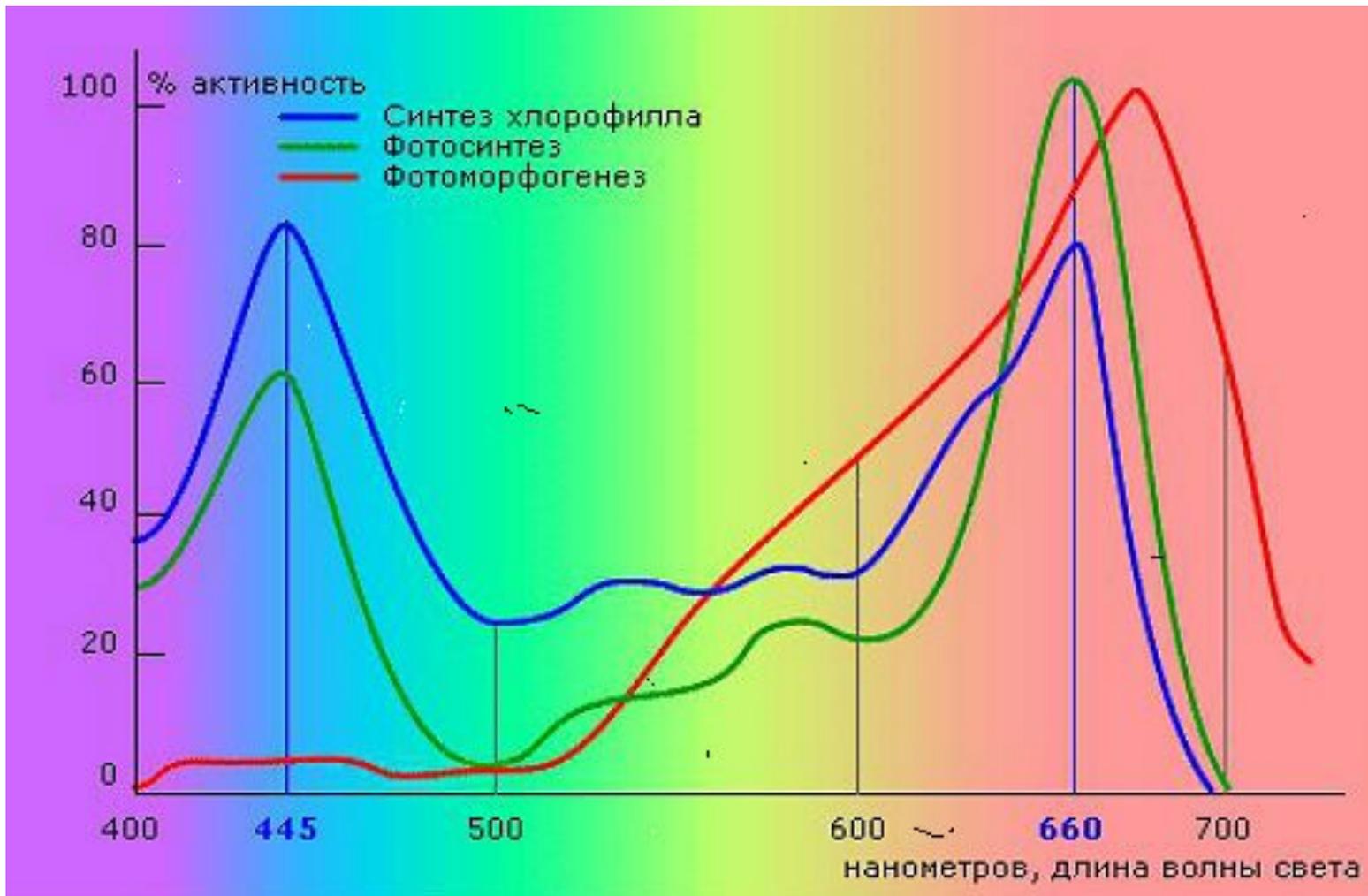
2 - количество световой энергии, при котором кривая выполаживается - **максимум фотосинтеза при полном обеспечении** растений световой энергией - характеризует «мощность» фотосинтеза (выше у светолюбивых растений).



К.А.Тимирязев: «*Фотосинтез интенсивнее всего должен происходить в красном участке спектра*»

При изучении фотолиза углекислоты он выявил наиболее фотосинтетически активную часть спектра – **красная** область видимого света.

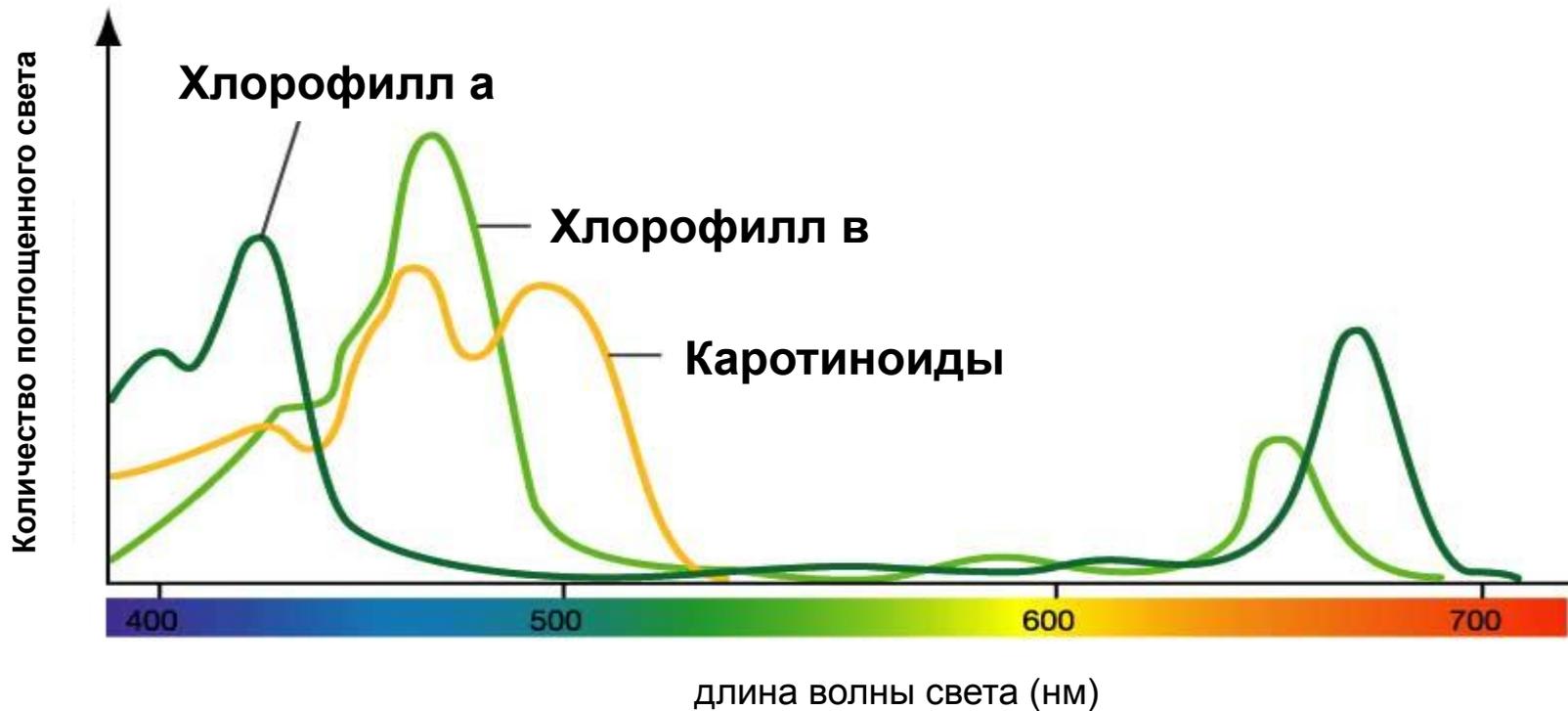
Впоследствии показал, что и **сине-фиолетовая** часть спектра чрезвычайно важна для растений. Именно здесь у большинства наземных растений фотосинтез будет протекать наиболее интенсивно.



## Спектральная кривая фотосинтеза:

- 1) Фотосинтетически активная радиация находится в области **380–710 нм**,
- 2) Здесь имеются 2 максимума поглощения: для лучей **440** и **660 нм**.

Спектры поглощения **хлорофилла а**, **хлорофилла в** и **каротиноидов**



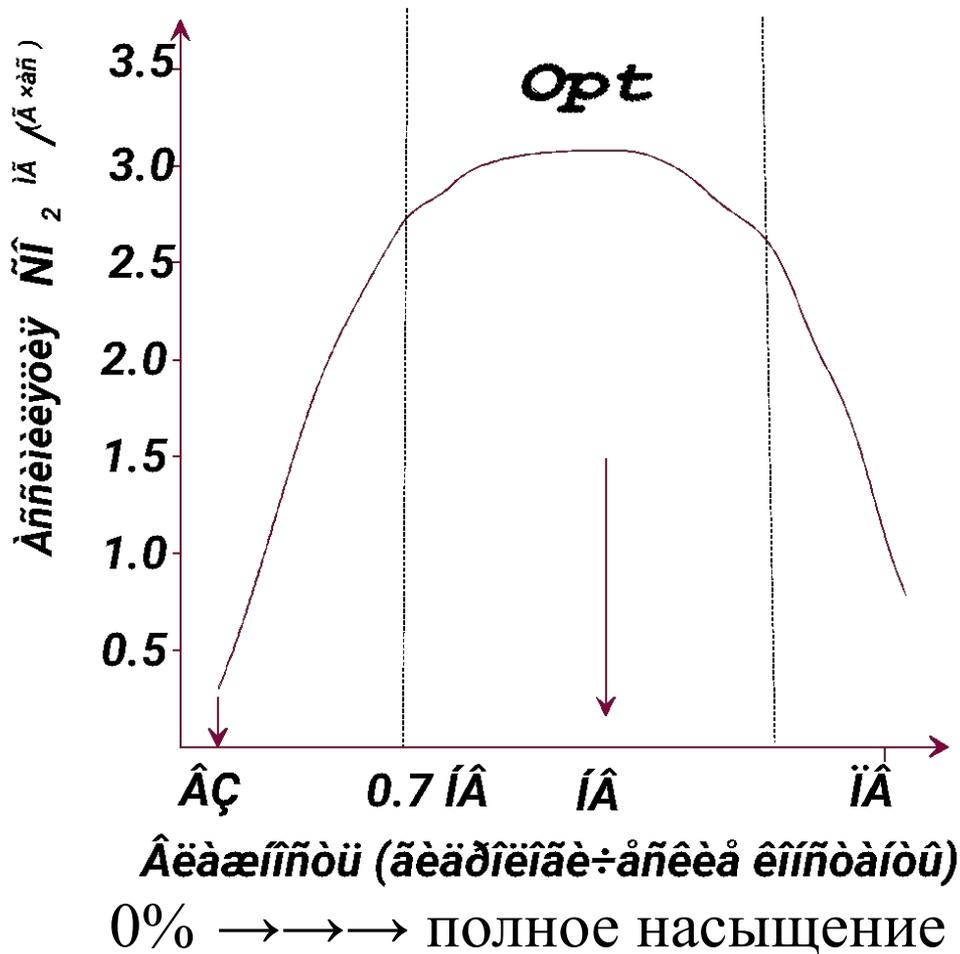
Таким образом:

- Фотосинтетически активная радиация (ФАР) находится в области 380–710 нм.
- В этой области имеются два максимума поглощения: для лучей с длинами **440 нм** и **620 нм**.

# **Влияние на фотосинтез внешних факторов**

# Влияние влажности почвы на фотосинтез

$H_2O$  – один из членов в уравнении фотосинтеза

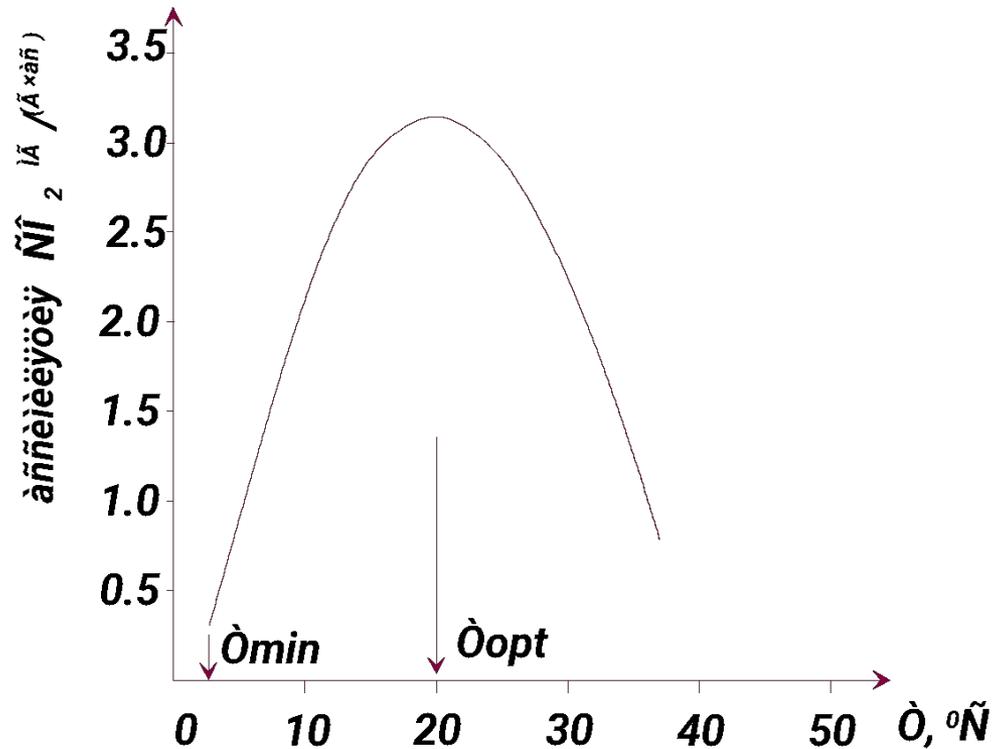


# Влияние температуры на фотосинтез

Важны характеристики растений

$T_{opt}$  – температуры оптимума и

$T_{min}$  - начала фотосинтеза.



Они зависят от физиологических особенностей растений:

- северные древесные растения (ель, сосна) начинают фотосинтезировать даже при отрицательных температурах  $(-15) - (-10)^\circ\text{C}$ .
- тропические растения – при  $+4 - +8^\circ\text{C}$ .

Кроме того,

для описания влияния температуры на фотосинтез употребляют и параметр, аналогичный используемому в химической кинетике:

**$Q_{10}$  - во сколько раз возрастает скорость реакции при повышении температуры на  $10^{\circ}\text{C}$ .**

Обычно для фотосинтетических процессов, как для большинства ферментативных реакций,  $Q_{10} = 2-3$ .

Однако,

$Q_{10}$  не является постоянной для конкретного растения и всей температурной кривой фотосинтеза –

если **температура** - единственный лимитирующий фактор (например, ярким утром после ночных заморозков), параметр  $Q_{10}$  может достигать и значений  $>4$ .

# Газообразный CO<sub>2</sub>

необходимый минеральный продукт для фотосинтеза (уравнение фотосинтеза)

CO<sub>2</sub> - основной начальный «кирпичик» в формировании трех- или четырехкарбоновых кислот.

Зависимость фотосинтеза от содержания CO<sub>2</sub> в воздухе близка к логарифмической:

- быстро возрастает для большинства растений от 0 до 0.1% CO<sub>2</sub> и
- достигает «насыщения» при **0.2-0.3%** (а в земной атмосфере всего 0.03 % !).

Следовательно, в естественных условиях фотосинтез приближается лишь к половине от максимально возможного значения.

**Перспектива регулирования условий в закрытом грунте!**

## *Итоги:*

### **Фотосинтез зависит от:**

- **интенсивности светового потока** (освещенности) в виде **возрастающей логистической функции**, где основные параметры:
  - **начальный угол наклона световой кривой** (параметр теневыносливости) и
  - **максимальное значение фотосинтеза** ( $\Phi_0$ );
- **спектрального состава света:**  
максимумы интенсивности фотосинтеза в **сине-фиолетовой** и **красно-оранжевой** частях спектра: **440 нм** и **620 нм**;
- **температуры воздуха и влажности почвы:**  
в виде **одновершинных куполообразных кривых** с определенным для каждого вида растений **диапазоном оптимума температур и влажностей**.

**Светообеспеченность  
растительного покрова**

По отношению к количеству света, необходимого для нормального развития, растения подразделяют на

3 экологические группы:

**1. Светолюбивые, или гелиофиты -**

сосны, лиственницы, мать и мачеха, пшеница, степные растения, растения высокогорий, степей, полупустынь, раннецветущие

Оптimum развития при полном освещении; сильное затенение действует на них угнетающе.

Процесс фотосинтеза преобладает над процессом дыхания при сильном освещении

**2. Теневыносливые -** имеют широкую экологическую амплитуду выносливости по отношению к свету.

**3. Теневые -** для них приемлемы области слабой освещенности.

# Световые ресурсы (светообеспеченность)

Главный световой показатель для растений - ФАР.

По типу фотопериодической реакции (ФПР) различают следующие основные группы растений:

- **растения короткого дня** - для перехода к цветению требуется 12 ч светлого времени и менее в сутки (конопля, капуста, хризантемы, табак, рис);
- **растения длинного дня** - для цветения и дальнейшего развития нужна продолжительность непрерывного светового периода более 12 ч в сутки (пшеница, лен, лук, картофель, овес, морковь);
- **фотопериодически нейтральные**; для них длина фотопериода безразлична и цветение наступает при любой длине дня, кроме очень короткой (виноград, томаты, одуванчики, гречиха, флоксы и др.).

Растения длинного дня произрастают преимущественно в северных широтах, растения короткого дня — в южных.

- Для характеристики светообеспеченности используют число часов с солнечным сиянием.
- Гелиотермический показатель Жеслина — сумма температур x длина светового дня

## **Главные вопросы для реального растительного покрова:**

- как изменяется продуктивность растений при изменении формы листовой пластинки, ее угла поворота к солнечным лучам, ее суточного движения?
- как изменяется продуктивность растений за счет структуры растительного покрова (точнее архитектуры, ярусности листьев)?
- как физика этого явления может способствовать наибольшему усвоению растениями солнечной лучистой энергии или искусственного освещения?

## Закон ослабления радиации в растительном покрове

где

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

$I(0)$  – поступающая световая энергия,

$I(L)$  – радиация под листовой поверхностью, имеющей индекс листовой поверхности  $L$ ,

$L=A/S$  - индекс листовой поверхности - отношение площади листьев к площади всего посева.

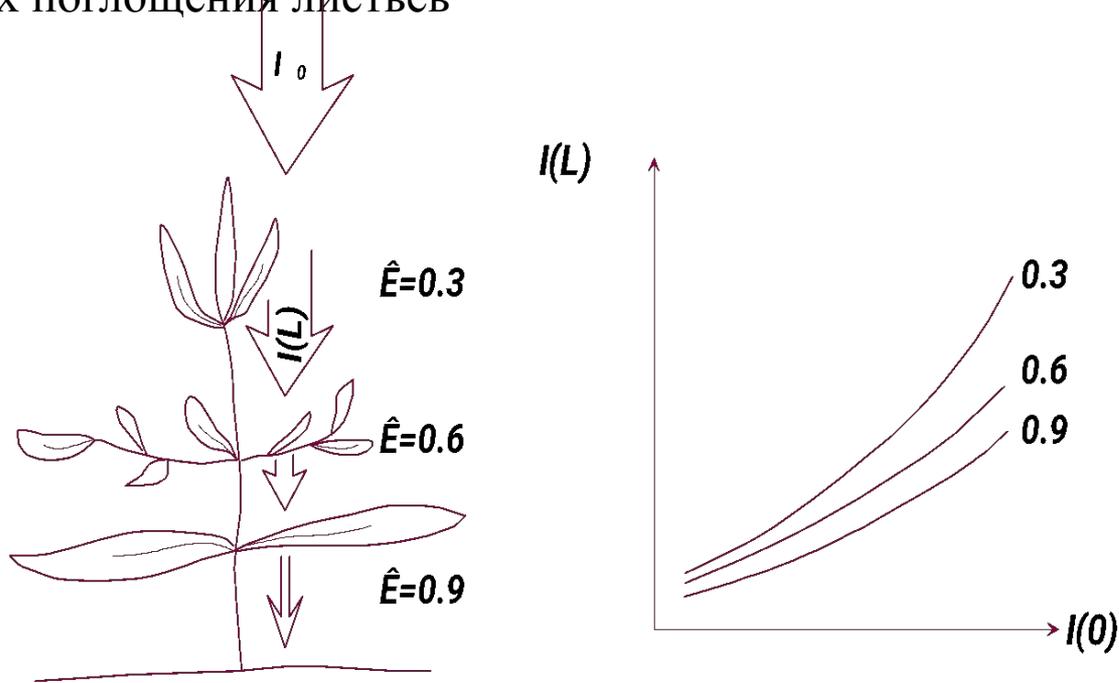
$K$  – коэффициент экстинкции (поглощения или ослабления) листовой поверхностью лучистой энергии.

Поглощение световой энергии определенным листовым ярусом в одинаковой степени зависит от  $K$  и от  $L$ .

Чем они больше, тем сильнее данный ярус поглощает световую энергию.

# Распределение светового потока в растительном покрове

(а) при различном расположении листьев (б) изменение светового потока внутри растительного покрова при различных коэффициентах поглощения листьев



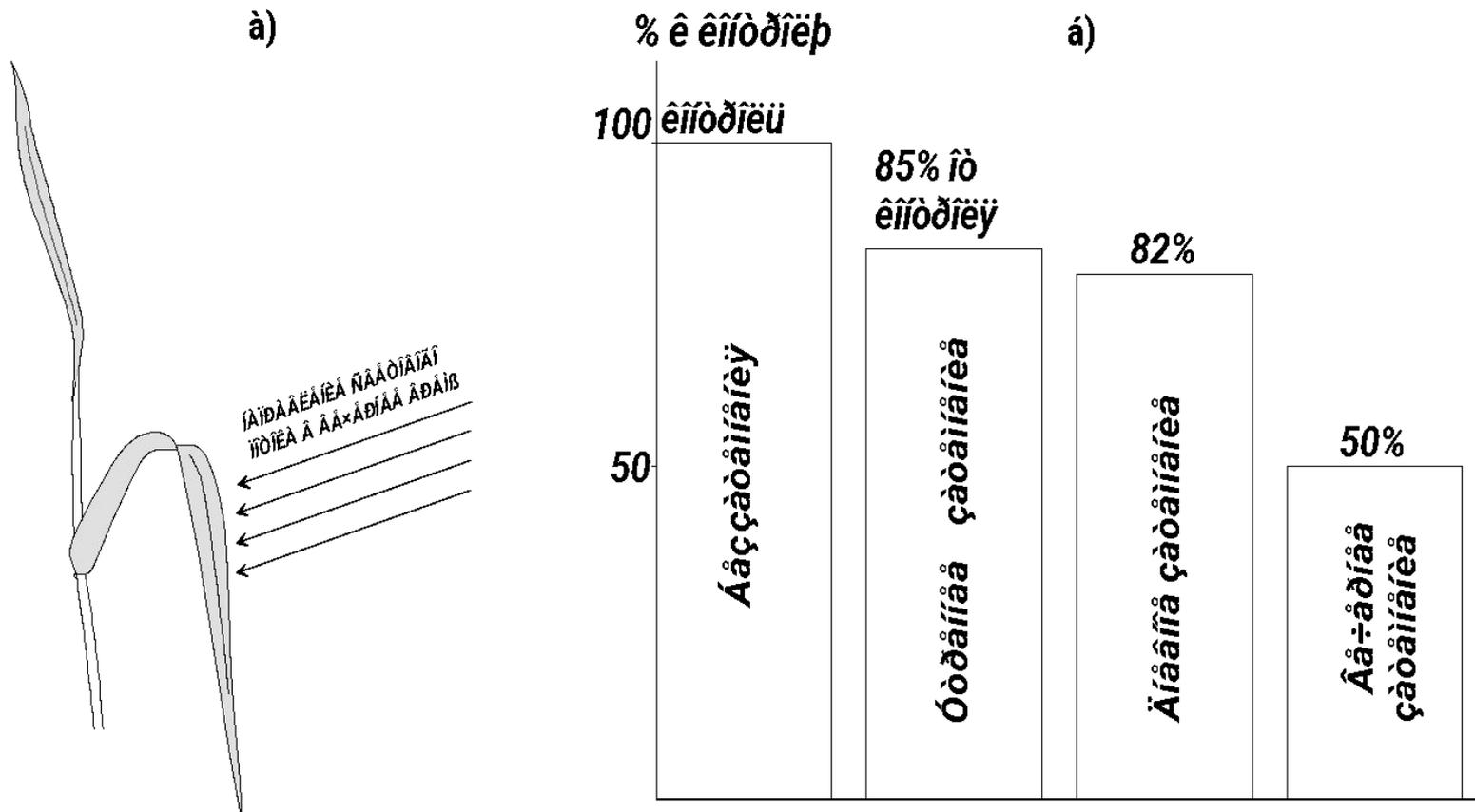
Для горизонтально расположенных листьев ( $K=0.9$ )  
**практически вся световая энергия усваивается растениями.**

При вертикальном расположении  $K$  приближается к 0.3, зависимость крутая →  
увеличение поступающей энергии будет приводить к увеличению поглощения, -  
**растения чувствительны к фактору поступающего света.**



# Направление светового потока

Схема расположения листа злаков к направлению светового потока (а) и (б) результаты опыта по влиянию утреннего, дневного и вечернего света



# **Фотопериодичность**

**Свет как фактор онтогенеза**

**Длительность светового дня** – один из основных факторов, регулирующих наступления стадий растений, особенно древесных, в онтогенезе.

Например,

длительность светового дня является регулятором для подготовки деревьев к зиме: они запасают вещества, сбрасывают листья и пр.

**Длительность светового дня - космический фактор,** ответственный за осуществление фаз в онтогенезе многолетних растений и, соответственно, их «привязке» к определенной природно-климатической зоне.

**Морозоустойчивость** многолетних растений зависит не только от зимних холодов, а от предшествующих зиме световых условий.

**Механизм этого явления – фотопериодический:**  
укорачивание светового дня является пусковым механизмом подготовки растений к зиме - растение сбрасывает листья, формирует запасы.

Если растение таким образом подготовлено, оно оказывается зимостойким.

## ***Итоги:***

**- фотопериодический механизм** – основной регулирующий фактор подготовки древесных и кустарниковых растений к зиме: укорачивание светового дня приводит к сбрасыванию растением листьев, формированием запасов и пр.

**- зимостойкими** оказываются только те особи и виды, которые в данных световых и климатических условиях успевают до наступления холодов закончить рост и подготовиться к зиме.

**зимостойкость** определяется генетическими особенностями вида, связанными с длительностью светового дня.

# Тепло. Тепловой баланс ландшафта

Процессы радиационного и теплового балансов на поверхности Земли :  
поступление энергии в виде прямой, рассеянной и отраженной радиаций →  
последующее превращение ее в тепловую на деятельной поверхности →  
расход на нагрев почвы и растений, приземного воздуха и эвапотранспирацию  
( $LE=L$ -удельная теплота испарения воды (585 кал/г) \*  $E$ - количество  
испарившейся воды из почвы и из растений, г  $H_2O/cm^2 \cdot сут$ ).

**Составляющие теплового и радиационного баланса (кал/см<sup>2</sup>·сут):**

**5 из радиационного баланса  $I_n$ :**

- 1) + Прямая солнечная радиация
- 2) + Рассеянная солнечная радиация
- 3) + Противоизлучение атмосферы
- 4) – Отраженная солнечная радиация
- 5) – Излучение почвой тепла

**3 – тепловой расход:**

- 6) – Поток тепла в почву ( $Q_s$ ),
- 7) – Конвективный нагрев приземного слоя атмосферы ( $H_a$ )
- 8) – Потери тепла на испарение и транспирацию ( $LE$ )
- 9) Еще составляющая -  $Q_{ФАР}$  - энергия, пошедшая на фотосинтез, но она мала, и ее часто не указывают.

$$\text{Сумма} = 0$$

**положительные** составляющие имеют направление **к** рассматриваемому слою, стремящиеся его «наполнить»,  
**отрицательные** – напротив, его «опустошающие».

Итак, уравнение теплового баланса:

**днем:**

$$I_n - Q_s - H_a - LE - Q_{\Phi AP} = 0$$

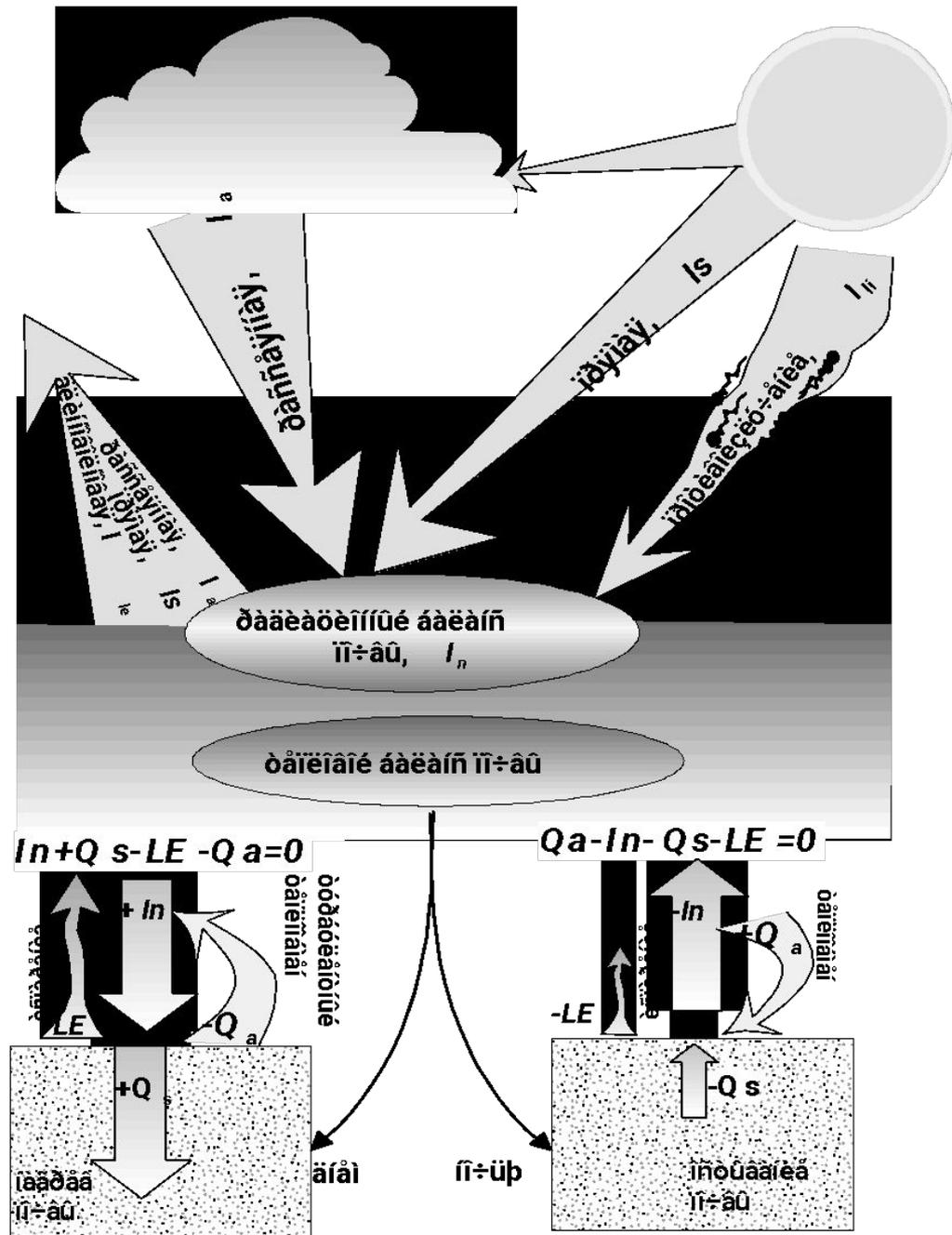
**НОЧЬЮ:**

+  $Q_s$  - направлена из глубины к поверхности,

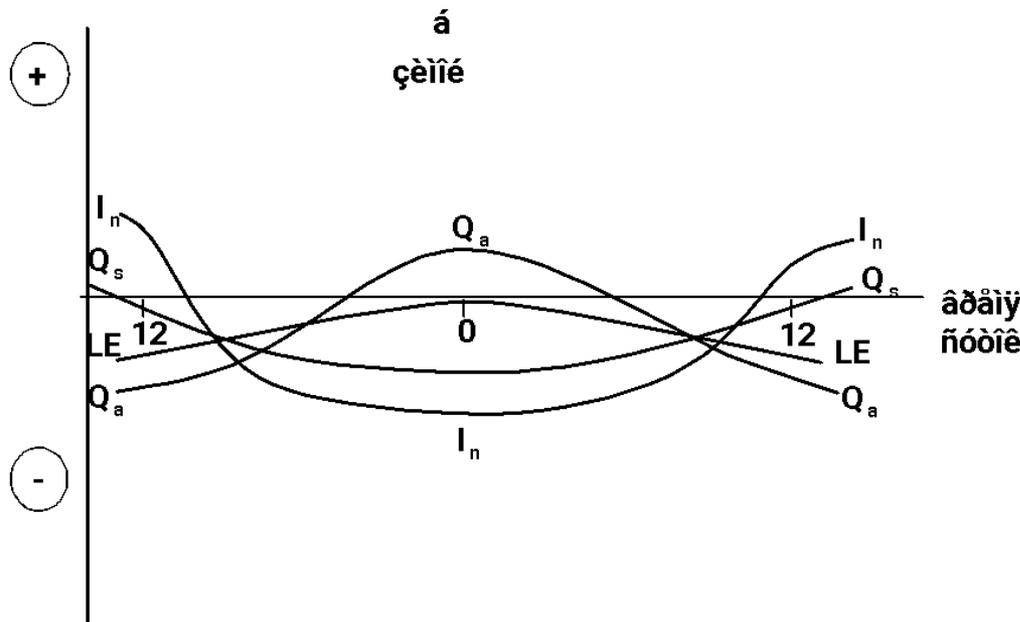
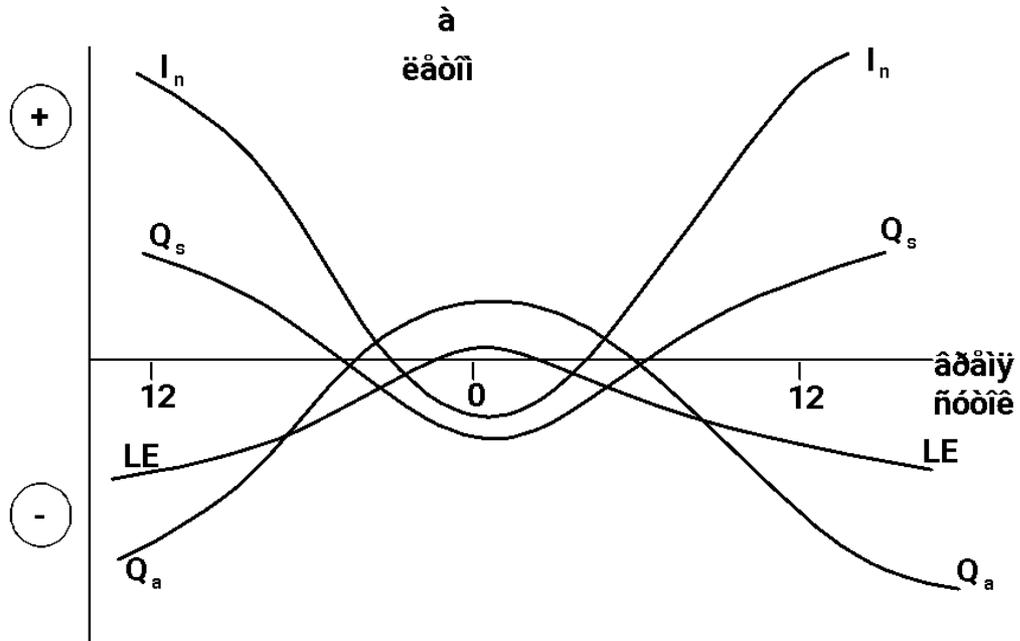
+  $H_a$  - тоже может быть направлен к поверхности,

-  $I_n$  – почва выделяет тепло в атмосферу,

$$+ Q_s + H_a - I_n - LE = 0$$



# Суточный ход составляющих теплового баланса в летний и зимний периоды



**Все процессы формируются на деятельной поверхности, и от ее характеристик зависят величины составляющих баланса:**

- изменяя, например, величину альбедо  $\alpha$ , мы можем изменить соотношение поступающей и отраженной энергий.

- изменяя свойства деятельной поверхности можно изменить соотношение составляющих теплового баланса.

**Именно поверхности почвы или растительного покрова принадлежит основная роль в прогреве приземного слоя воздуха.**

В уравнении теплового баланса есть  $LE$  - испарение или эвапотранспирация -, что позволяет совместно рассматривать два вида баланса – **тепловой и водный**, которые тесно взаимосвязаны.

Это позволяет по тепловым ресурсам рассчитывать потери воды с поверхности растительного покрова, которые и определяют его влагообеспеченность и продуктивность.

# Теплообеспеченность

Основные показатели терморесурсов - суммы активных и эффективных температур.

**Активная температура** – среднесуточная температура воздуха после перехода через биологический ноль развития данной культуры:

Для каждой культуры свой собственный биологический ноль, после достижения которого растение начинает активно вегетировать:

- у озимых и ранних яровых зерновых среднесуточная температура начала вегетации -  $5^{\circ}\text{C}$ ,
- у поздних яровых -  $10^{\circ}\text{C}$ ,
- у теплолюбивых (рис, хлопчатник) -  $15^{\circ}\text{C}$ ,
- сахарный тростник, финиковые пальмы -  $20^{\circ}\text{C}$ .

**Эффективная температура** – это разность между среднесуточной температурой и биологическим нулем для данной культуры.

# Физические основы некоторых метеорологических явлений

- **Засуха** - длительный период с осадками ниже нормы при повышенных температурах воздуха.

Типы засухи: атмосферная (воздушная), почвенная и физиологическая.

- Атмосферная - следствие длительного периода без осадков при высокой температуре и низкой влажности воздуха.

Основная причина формирования засух на территории Русской равнины - вторжение холодных воздушных масс с севера или северо-запада и формирование вслед за этим холодным фронтом мощного антициклона.

Холодный воздух ( $0^{\circ}\text{C}$ ) содержание влаги не более  $4.9 \text{ г/м}^3$ .

Двигаясь на юг, воздух прогревается.

При  $20^{\circ}\text{C}$  содержание влаги может достигать уже  $17.3 \text{ г/м}^3$

**Но содержит только 4.9 г или 28% !**

**В итоге - дефицит влаги - атмосферная засуха.**

- Почвенная - следствие понижения доступности влаги при повышенной эвапотранспирации.
- Физиологическая - растение неспособно потреблять влагу из почвы, хотя запасы ее в почве удовлетворительные.

- **Оазисы.**

В уравнении теплового баланса член турбулентного потока тепла

$$Q_s + Q_a - I_n - LE = 0$$

может быть положительным не только в ночное время, когда этот поток направлен в почву.

Такое направление турбулентного потока может сложиться вследствие так называемого явления «**оазисного эффекта**», когда разогретый и сухой воздух из пустыни внедряется на небольшой высоте в оазисную зону.

В условиях **малой влажности и высокой температуры** воздуха и при **достаточном количестве влаги в почве** эвапотранспирация может быть значительной, что охлаждает поверхность почвы ниже температуры окружающего воздуха.

Складывается явление, называемое температурной инверсией, - смену знака турбулентного потока тепла.