

УДК 633.2:581.12'13(470.311)

**ЭНЕРГО- И ГАЗООБМЕН, ФОТОСИНТЕЗ И ФОРМИРОВАНИЕ УРОЖАЯ
КЛЕВЕРО-ТИМОФЕЕЧНОЙ СМЕСИ**

И. С. ШАТИЛОВ, А. Ф., ШАРОВ, З. А. ПОНОМАРЕВА
(Кафедра растениеводства)

Решение задачи по оптимизации условий формирования урожая в значительной мере основывается на выяснении связи радиационного и водно-теплового балансов посевов и их фотосинтетической деятельности. Согласно А. А. Ничипоровичу [12], путь к увеличению урожая идет через изменение энерго- и массообмена таким образом, чтобы производить максимальное количество органического вещества с высоким содержанием энергии.

Нами было проведено изучение основных составляющих энерго- и массообмена многолетних трав в условиях Нечерноземья (в учебно-опытном хозяйстве «Михайловское» Тимирязевской академии). При этом главной задачей являлось определение радиационно-теплового баланса

и CO₂-газообмена клеверо-тимофеечных травостоев 1-го и 2-го годов пользования. При выборе объекта исследований предпочтение было отдано посеву многолетних трав, так как его пространственная структура характеризуется значительной изменчивостью.

Объект и методика исследований

Почва опытного участка дерново-подзолистая, pH — 5,6—6,1, содержание подвижных P₂O₅ — 15—17, K₂O — 14—18 мг на 100 г. Травы высевали под покров ячменя при норме 12 млн. всхожих семян на 1 га (клевер луговой — 8 млн. + тимофеевка — 4 млн.). Удобрения (фосфорно-калийные) вносили «в запас» под покровную культуру согласно рекомендациям для Московской области.

В комплекс наблюдений, которые проводились в фазы отрастания, стеблевания и бутонизации, были включены:

1) градиентные измерения составляющих теплового баланса, которые выполнялись в соответствии с руководством Главгидрометслужбы (1977 г.) путем дневной и суточной регистрации с помощью информационно-измерительной системы (ИИС-100) конструкции АФИ;

2) актинометрические наблюдения по стандартной методике [7];

3) измерения концентрации и градиента CO₂ с помощью газоанализаторов, включенных по абсолютной (ОА-5501) и дифференциальной (ГИП-10) схемам, на основании методики градиентных измерений CO₂, разработанной в АФИ [1];

4) регистрация интенсивности видимого фотосинтеза и дыхания органов растений [10];

5) наблюдения за влажностью почвы и биометрические наблюдения за фазами развития растений, высотой и густотой стояния; отборы проб для определения площади ассимилирующей поверхности листьев и стеблей и прироста биомассы.

Вегетационный период 1983 г. был благоприятным для роста и развития сеяных трав (табл. 1). Количество осадков, выпавших за апрель — август, превысило норму на 70 мм, а среднесуточная температура по месяцам была близка к норме. Начальный период вегетации 1984 г. характеризовался повышенными среднесуточными температурами воздуха, а осадков выпало меньше нормы в апрель на 70 %, в мае — на 22 %. В июне количество осадков превысило норму в 2 раза, в июле — в 1,2 раза; сухим выдался август. Продуктивные влагозапасы в почве на начало вегетации в 1983 и 1984 гг. оценивались как хорошие (около 220 мм в слое почвы 0—100 см).

Результаты исследований

В 1983 г. преимущество в травостое имел клевер: в общей листовой поверхности на его долю приходилось 84—91 %, густота стояния — 998 стеблей на 1 м² (327 кустов). Из-за ранней весенней вегетации (28 марта) вегетативный период был продолжительным, что позволило осуществить два укоса. Максимальная высота растений достигала 74 см. С учетом осеннего подкашивания сбор абсолютно сухого вещества составил 141,4 ц/га. В 1984 г. травостой также был хорошо развит. Максимальная высота его 92 см, плотность стеблестоя 1756 ст/м² (клевер 716 ст/м² + тимофеевка 1040 ст/м²). Положительное влияние на травы 2-го года пользования оказали осадки, особенно ко II укосу. Накопление сухой надземной массы 110,4 ц/га.

Т а б л и ц а 1

Метеорологические условия в годы проведения опытов *

Показатель	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август
Среднесуточная температура, °С:					
средняя многолетняя	3,3	11,5	15,0	17,4	15,5
фактическая	9,3	14,3	13,8	17,1	15,6
	6,3	14,8	14,4	16,5	14,2
Осадки, мм:					
средние многолетние	36	46	68	85	73
фактические	64,0	28,6	33,7	132,0	59,6
	11,1	35,8	151,5	103,3	39,0

* Здесь и в последующих таблицах в числителе — данные за 1983 г., в знаменателе — за 1984 г.

Фотосинтетическая деятельность трав в ходе вегетации

Показатель	I укос			II укос			III укос	
	сроки наблюдений						1	2
	1	2	3	1	2	3		
Интенсивность фотосинтеза верхних листьев, мг CO ₂ /дм ² ·г:								
клевера	<u>6,1</u> 2,8	<u>6,0</u> 3,5	<u>7,5</u> 3,1	<u>7,7</u> 3,0	<u>5,9</u> 3,2	<u>7,8</u> 2,5	<u>2,5</u> —	
тимофеевки	— <u>3,4</u>	— 2,9	— 2,4	— 4,4	— 4,3	— 4,7	— —	— —
Дневная продуктивность фотосинтеза, мг CO ₂ /дм ²	<u>48,6</u> 40,3	<u>41,6</u> 56,4	<u>69,5</u> 39,1	<u>81,3</u> 52,1	<u>49,1</u> 46,6	<u>60,0</u> 44,2	<u>28,2</u> —	—
Площадь листьев, тыс. м ² /га	<u>39,4</u> 44,1	<u>69,5</u> 53,3	<u>86,2</u> 61,2	<u>9,7</u> 31,5	<u>36,4</u> 61,7	<u>52,3</u> 65,7	<u>7,5</u> —	<u>49,1</u> —
Ночное дыхание, мг CO ₂ /дм ²	<u>1,8</u> 2,8	<u>1,5</u> 1,4	<u>1,9</u> 2,1	<u>1,5</u> 2,3	<u>1,4</u> —	— 2,4	— —	— —
Дыхание корней, мг CO ₂ /дм ²	<u>5,7</u> 3,6	<u>5,0</u> 5,2	—	—	—	—	—	—
Накопление сухой массы, ц/га	<u>30,4</u> 34,2	<u>52,1</u> 52,7	<u>76,8</u> 61,8	<u>7,1</u> 28,1	<u>18,2</u> 40,8	<u>42,0</u> 48,6	<u>7,7</u> —	<u>22,6</u> —
ФП, м ² /дн·м ²		<u>160,3</u> 149,0			<u>132,3</u> 142,8		<u>103,6</u> —	
ЧПФ, г/м ² ·сут		<u>2,9</u> 1,8			<u>2,6</u> 1,4		<u>1,4</u> —	
КПД ФАР, %		<u>2,4</u> 2,2			<u>1,7</u> 1,9		<u>1,4</u> —	

Более эффективное использование природных условий, затрат труда и материальных средств возможно при формировании агрофитоценозов, пространственная структура которых благоприятствует росту и развитию отдельного растения и увеличению продуктивности посева в целом.

Площадь листьев и ее распределение по высоте являются основными характеристиками структуры фитоценозов [3]. До настоящего времени повышение фотосинтетической продуктивности посевов осуществлялось главным образом за счет увеличения размеров фотосинтетического аппарата при снижении интенсивности его работы. В этом случае в реальной полевой обстановке скорость фотосинтеза листьев оказывается лимитированной условиями светового и углекислотного режимов, которые создаются внутри посевов и изменяются по мере роста растений. В оптимальном растительном покрове поглощает 2% ФАР, и достигается это обычно при индексе листовой поверхности (ИЛП), равном 5—8 [5, 13].

В нашем опыте наибольшая площадь листовой поверхности формировалась у трав 2-го года жизни и достигала 86 тыс. м²/га (табл. 2). Сравнение площади листьев за укосные периоды 1983 и 1984 гг. позволяет предположить, что решающими факторами, определяющими ИЛП, стали условия влагообеспеченности, а также продолжительность вегетативного периода. Так, в 1984 г. практически отсутствовали различия в ИЛП между I и II укосами, совпадали также и значения фотосинтетической мощности посевов (ФП). За вегетацию 1983 г. фотосинтетический потенциал составил 3,95 млн. м²·дн/га, а до уборки 1984 г. — 2,91 млн. м²·дн/га. По расчетным данным, продуктивность работы фотосинтетического аппарата в 1983 г. была выше, чем в 1984 г., как в I, так и II укосах. Доля листьев в надземной массе в 1984 г. выше, чем в 1983 г., — соответственно 70 и 38%. В формирование листовой

поверхности в 1984 г. клевер и тимофеевка внесли равный вклад. В этот год удельная поверхностная плотность листьев (УПП) в I и II укосы была примерно равной и достигала соответственно 22,3 и 25,8 г/м², а в 1983 г. оказалась ниже — 19,1 и 24,5 г/м². Отмеченные различия в УПП листьев клевера, по-видимому, результат адаптации растений к недостатку света.

В 1983 г. в фазу стеблевания интенсивность усвоения CO₂ листьями нижнего яруса находилась на уровне 0,33 мг/дм²·ч, т. е. не превышала 1—4 % фотосинтеза верхних листьев. Отмеченный факт имеет важное агротехническое значение и указывает на высокую утилизацию солнечной радиации в условиях, когда ИЛП травостоя составлял 8,6, поскольку радиация считается поглощенной полностью, если на поверхность почвы ее приходится менее 5 % [2]. В 1984 г. в эту же фазу интенсивность усвоения CO₂ в нижнем ярусе травостоя достигла 1,04 мг/дм²·ч, что вызвано улучшением условий для прохождения фотосинтеза. Очевидно, повышение фотосинтеза нижних листьев однозначно сказалось на дневной продуктивности листьев. Следует отметить, что в 1984 г. в связи с возрастом и вследствие этого ослаблением жизнедеятельности растений интенсивность фотосинтеза листьев верхнего яруса резко снизилась. В условиях 1983 г. часто наблюдалось компенсационное увеличение фотосинтеза верхних листьев в ответ на падение скорости ассимиляции CO₂ в листьях нижних ярусов. Таким образом, дневная продуктивность фотосинтеза в годы исследования являлась результатом взаимодействия внутренних и внешних факторов.

Нашими исследованиями подтверждена взаимосвязь показателей дневной продуктивности фотосинтеза листьев и чистой продуктивности фотосинтеза. Так, повышение (у трав 1-го года пользования) или снижение (у трав 2-го года пользования) дневной продуктивности фотосинтеза листьев совпадало соответственно с возрастанием или уменьшением значения ЧПФ. Дневная продуктивность фотосинтеза листьев достигала максимального значения (81 мг CO₂/дм²) в период отрастания после I укоса в 1983 г.

Изменения интенсивности фотосинтеза верхних листьев могут служить показателем онтогенетического старения. Так, значение видимого фотосинтеза в 1983 г. возрастало с начала весенней вегетации до мая от 3 до 5—7 мг CO₂/дм²·ч, в мае—июле практически оставалось на одном уровне и снижалось в августе до 2,5 мг CO₂/дм²·ч.

В конце периода стеблевания — начало бутонизации ежесуточный положительный баланс фотосинтеза у листьев нижнего яруса был на 3 ч меньше, чем у листьев верхнего яруса, и на 2 ч меньше, чем у листьев среднего яруса. Суточная интенсивность фотосинтеза листьев нижнего яруса (мг CO₂/дм²) в 15 раз ниже, чем у листьев верхнего яруса (табл. 3). Это важно учитывать агрономам и селекционерам в своей работе.

Т а б л и ц а 3

Динамика интенсивности фотосинтеза листьев клевера лугового в течение дня
(3 июня 1983 г., мг CO₂/дм²)

Часы дня	Листья			Часы дня	Листья		
	нижний	средний	верхний		нижний	средний	верхний
4	—	—	КП	13	0,87	2,86	10,05
5	—	КП	0,40	14	0,87	2,02	10,23
6	КП	0,34	0,80	15	0,65	1,85	9,45
7	0,07	0,84	3,62	16	0,29	1,18	8,00
8	0,29	2,13	5,82	17	0,44	1,01	4,83
9	0,58	2,13	7,23	18	0,22	0,67	4,15
10	0,65	2,35	7,52	19	КП	0,34	2,37
11	0,65	2,35	9,45	20	—	0,17	1,00
12	0,65	3,36	10,65	21	—	КП	0,20
				Итого	6,23	23,60	95,8

Составляющие теплового баланса, суммарное испарение, прирост надземной массы и коэффициент водопотребления многолетних трав 1-го и 2-го годов пользования

Показатель	I укос			II укос		
	срок наблюдений					
	1	2	3	1	2	3
Радиационный баланс, МДж/м ²	94,6 259	132 140	82 71	102 2	92 93	167 68
Поток тепла в почву, МДж/м ²	4 6	3 0,1	0,4 0,1	33 —	2 —0,4	0,8 2
Турбулентный теплообмен, МДж/м ²	0,8 36	5 50	12 31	44 —	28 22	36 14
Затраты тепла на испарение, МДж/м ²	90 215	122 90	66 41	53 —	63 72	126 53
Суммарное испарение, мм	37 87	50 37	27 17	22 —	26 29	51 22
Прирост надземной массы, ц/га	17 20	22 18	25 9	6 —	11 13	24 8
Коэффициент водопотребле- ния	216 429	230 202	109 182	379 —	232 231	214 276

Количество углекислоты, израсходованное на дыхание листьев, колебалось от 3 до 5 % к усвоенному и было очень значительным при весеннем отрастании — до 50 %. В ходе исследований отмечалось усиление интенсивности дыхания листьев многолетних трав на 3-й год жизни.

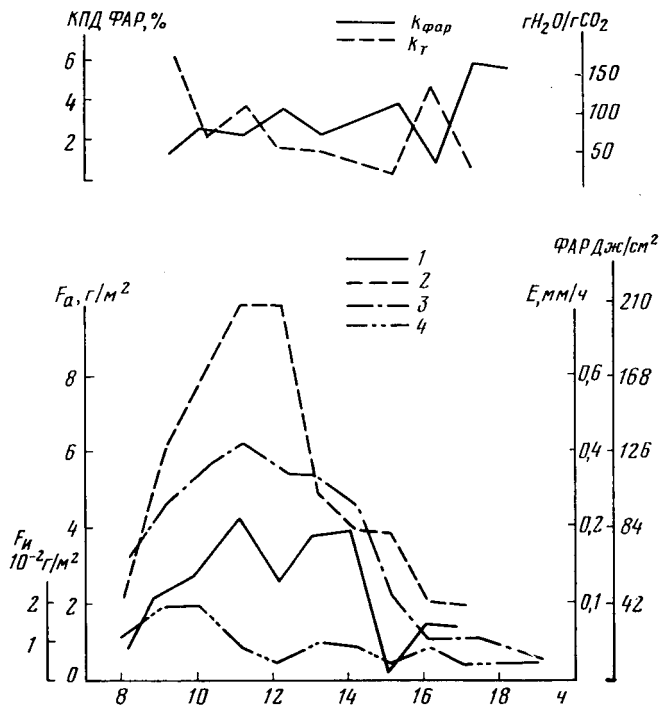
Количество ФАР, приходящей на деятельную поверхность, составило за период вегетации 1983 г. 1358 МДж/м², а к периоду уборки 1984 г. — 946 МДж/м². Указанные суммы радиации распределялись поукосно следующим образом: в 1983 г. — 597, 458 и 303 МДж/м², в 1984 г. — 516 и 430 МДж/м². Коэффициент использования ФАР в 1983 г. составлял в указанные периоды 44,0 %, 33,7 и 22,3 %. Суммарное количество ФАР, поступившей на посевы трав I укоса, в период интенсивного роста было одинаковым в 1983 и 1984 гг. и достигало соответственно 175 и 178 МДж/м². Равные суммы ФАР использовались травостоями в различной степени. В период максимальных приростов КПД использования ФАР в 1983 г. был равен 4,9 %, тогда как в 1984 г. — 2,9 %. Сравнение этих показателей за II укос, но в разные годы жизни трав дало иные результаты. Эффективность использования солнечной радиации в 1984 г. достигала 3,1 %, а в 1983 г. — 2,5, несмотря на то что приход ФАР в 1984 г. из-за облачной погоды оказался меньше на 19 %. В связи с этим можно отметить, что снижение газообмена растительного покрова в облачные дни было менее выражено, чем уменьшение прихода солнечной радиации.

Характер изменения КПД использования ФАР за укосные периоды находился в соответствии с использованием света в периоды интенсивного роста. Так, значения этого коэффициента в 1983 г. по укосам были 2,4 %, 1,9 и 1,4 %, а в целом за вегетацию — 2,0 %; в 1984 г. — в I и II укосах — соответственно 2,2, 1,9 % и за период от начала вегетации до уборки — 2,1 %. Если в расчетах учесть корневую систему, которая, по литературным данным [10], составляет около 70 % надземной массы, то значение КПД использования ФАР возрастет и составит в 1983 г. 2,7 %, а в 1984 г. — 2,9 %. Таким образом, полученные результаты показывают, что травостой 1-го и 2-го годов пользования были полноценно развиты, имели оптимальные размеры фотосинтетического аппарата, эффективно усваивали энергию ФАР.

С точки зрения рассматриваемых вопросов попытаемся на фоне

Рис. 1. Дневной ход потоков углекислого газа, испарения, входящей ФАР, коэффициента использования ФАР ($K_{ФАР}$) и транспирационного коэффициента фотосинтеза K_T (11/VI—84 г.).

1 — атмосферный поток CO_2 (F_a), 2 — испарение (E), 3 — ФАР, 4 — почвенный поток CO_2 ($F_{п}$).



конкретных складывающихся условий внешней среды охарактеризовать показатели фотосинтеза на уровне травостоев.

Среднесуточное значение радиационного баланса в 1983 г. оказалось равным за I укос 905 Дж/см², II — 1315 Дж/см², а в 1984 г. — соответственно 1031 и 1173 Дж/см². На нем сказалось альbedo подстилающей поверхности. Например, значение альbedo в I укосе 1983 г. достигало 17 %, а в 1984 г. — 9 % суммарной ФАР. По нашему предположению, снижение альbedo связано с многоярусностью травостоя.

Структура фитоценоза явилась решающим условием в распределении радиационного баланса на составляющие (табл. 4). Большая часть энергии радиационного баланса (44—93 %) расходуется на процессы, связанные с испарением. Наибольшего значения этот показатель достигал в I укосе у трав 2-го года пользования, а наименьшего — во II. В условиях 1984 г. тепло на испарение расходовалось примерно одинаково по укосам (74—85 %).

Затраты тепла на теплообмен в почве были незначительными и колебались от 1 до 6 %. Наибольшее их значение не превышало 80 Дж/см², что соответствовало 9 % радиационного баланса. Поток тепла в почве в июне-июле 1984 г. был отрицательным (в связи с избыточным увлажнением), что, как мы полагаем, однозначно сказалось на корневом питании растений. По сравнению с потоком тепла в почве турбулентный теплообмен деятельной поверхности с атмосферой характеризуется значительно большей интенсивностью. Так, в 1983 г. в I укосе турбулентный теплообмен находился в пределах от —1 до 37 %, а во II — от 10 до 45 %. Совершенно ясно, что данный показатель тесно связан с формированием травостоев. Отмечено [6], что коэффициент турбулентности тем больше, чем шероховатее деятельный слой. В 1984 г. в связи с большей ярусностью турбулентное перемешивание осуществлялось интенсивнее (затраты тепла составили в I укосе 10—57 % радиационного баланса). Это явилось важным условием для фотосинтеза растительного покрова, так как содержание CO_2 в воздухе было ниже, чем в 1983 г. Из-за облачной погоды (следовательно, невысокой термической стратификации) турбулентный теплообмен во II укосе 1984 г. снизился.

Наблюдения за теплобалансом позволили рассчитать суммарное ис-

Обмен CO_2 травостоя клеверо-тимофеечной смеси ($\text{г CO}_2/\text{м}^2$ почвы)

Показатель	I укос			II укос			III укос	
	сроки наблюдений						1	2
	1	2	3	1	2	3		
Атмосферный поток CO_2 :								
днем	48,8	24,2	33,6	3,6	14,2	28,8	10,0	16,4
	12,3	21,1	31,1	8,4	13,7	18,7	—	—
ночью	25,8	5,8	4,4	0	17,6	17,6	2,0	5,5
	4,2	2,0	1,4	0,5	1,6	1,6	—	—
Почвенный поток CO_2 :								
днем	—	—	33,6	2,3	1,8	1,1	1,9	1,6
	0,4	0,13	31,1	0,18	0,6	0,14	—	—
ночью	—	—	4,4	0	3,0	2,6	1,3	1,4
	1,3	0,25	1,4	0,3	0,9	0,44	—	—

парение влаги за периоды определений. Как следует из табл. 4, расход влаги на суммарное испарение возрастает по мере увеличения прироста сухого вещества. Наибольшее количество испарившейся воды (6,3 мм за сутки) отмечено в период отрастание — стебление в 1984 г. Средне-суточный расход влаги многолетними травами достигал 3,3 мм. В среднем за 1983—1984 гг. суммарный расход воды на единицу сухой массы оказался равным 215. Принимая, что на долю транспирации приходится около 40 % суммарного водопотребления [9], можно рассчитать транспирационный коэффициент (рис. 1). Его значение в умеренных условиях 1984 г. колебалось от 20 до 300 г H_2O на 1 г CO_2 . Характерно, что дневные изменения коэффициента транспирации и коэффициента использования ФАР взаимопротивоположные.

Определение расхода влаги с помощью метода водного баланса дало сходные результаты. Например, суммарное испарение за I укос в 1983 г. достигало 145 мм, а в 1984 г. — 138 мм. Исключением явился период II укоса трав в 1984 г., когда различия между значениями суммарного испарения, полученными указанными методами, превысили 50 %. Мы связываем это с тем, что осадков выпало гораздо больше, чем могло быть использовано в процессе испарения.

В последние годы при изучении влагообеспеченности применяется показатель эффективности использования воды, определяемый из соотношения CO_2 -ток/ H_2O -ток [11]. По нашим данным, использование влаги во время I укоса было более эффективным в 1983 г., чем в 1984 г., оно составило 6,5 и 4,1 г CO_2 на 1 кг воды. Особенно значительными были различия этого показателя во время интенсивного роста — соответственно 9,2 и 5,3 г CO_2 . Использование влаги во время II укоса почти не различалось по годам — 4,8 и 4,9 г CO_2 на 1 кг воды.

Анализ углекислотного газообмена с целью выяснения основных закономерностей воздушного питания многолетних трав предпочтительнее начать с характеристики концентрации CO_2 над травостоем. Измерение содержания CO_2 в воздухе ($\text{H}=2\text{ м} + \frac{2}{3}$ высоты растений) показало, что оно колебалось от 255 ppm до 440 ppm, уменьшаясь днем и увеличиваясь ночью. Наиболее резкие изменения наблюдались во 2—3-м ч ночи. В условиях 1983 г. концентрация CO_2 достигала в среднем в мае соответственно днем и ночью 313 и 353 ppm, в июне — 306 и 363, в июле — 318 и 305 ppm; в 1984 г. в те же месяцы — 306 и 317, 229 и 305, 286 и 318 ppm. Обращает на себя внимание более низкая концентрация CO_2 в 1984 г., что вызвано ухудшением воздухопроницаемости почвы из-за переувлажнения. По нашему убеждению, это обстоятельство однозначно сказалось на скорости фотосинтеза сеяных трав.

Перепад концентрации CO_2 (ΔC) на высотах 4 и 2 м над травостоем в дневные часы не превышал 2 %, в ночные — 5 %. Минимальное значе-

ние ΔC отмечено внутри травостоя. Однако перепад выражен слабо. Так, за время наблюдений ΔC находился в пределах 1—5 ppm. Смена знака градиента (переход через нуль) в суточном ходе определялась развитием травостоя и совпадала с моментом наступления светового компенсационного пункта для листьев среднего яруса, при ИЛП 4 и выше. Обычно это наблюдалось при значении приходящей ФАР около 10 Вт/м². После скашивания усвоение CO_2 из атмосферы шло лишь в полуденные часы при площади листьев выше 700 м²/га. До указанного уровня ИЛП градиент CO_2 не регистрировался. По аналогии с градиентом атмосферный поток CO_2 зависит от интенсивности ассимиляции CO_2 травостоем: чем выше оптическая плотность последнего, тем больше поток CO_2 из атмосферы (табл. 5).

Наиболее значительный дневной атмосферный поток CO_2 отмечен в 1983 г. до I укоса — 49 г CO_2 /м². Очевидно, для усвоения данного количества углекислоты потребуется 100-кратный обмен масс воздуха в течение дня.

В период отрастания поток CO_2 из атмосферы уменьшался до 4 г/м². Ход CO_2 -потока днем примерно соответствовал значениям ФАР и коэффициенту использования солнечной радиации. Дневной поток CO_2 больше ночного, хотя ΔC ночью обычно выше из-за снижения коэффициента турбулентности. Атмосферный поток имеет решающее значение в снабжении посевов CO_2 . В среднем за годы исследований на долю CO_2 , поглощенного травмами из атмосферы, приходилось 93 %.

Почвенный поток CO_2 определяли путем протяжки воздуха через установленный на почву колпак. Для этого потока характерно ослабление в дневные часы, когда идет фотосинтез, и усиление в ночные (22—2 ч), что напоминает суточный ход температуры почвы на глубинах 15—50 см. Интенсивность выделения CO_2 из почвы колебалась от 0,2 до 4,8 г/м² в сутки. Интенсивность дыхания дерново-подзолистой почвы зависела от условий года. Так, переувлажнение и недостаточное прогревание почвы в 1984 г. обусловили снижение выделения CO_2 . Дыхание почвы уменьшалось и при недостатке влаги. Отношение всего количества CO_2 , продуцируемого почвой, к атмосферному потоку составляло 1—15 %. Дневной поток CO_2 из почвы достигал 23—50 % суммарной продуктивности углекислоты почвы. Количество CO_2 , израсходованного в процессе дыхания надземной массы трав, не превышало в 1983 г. 30 % видимого фотосинтеза, а в 1984 г. — 11 %. Снижение дыхательных затрат в 1984 г., по нашему мнению, связано с развитием в травосмеси тимофеевки и, следовательно, с увеличением вклада нелистных органов в фотосинтез травостоя. В ночном потоке CO_2 на долю дыхания надземной массы приходилось около 70 %.

Интенсивность дыхания корней в токе воздуха не различалась по годам исследований. В среднем за сутки корни теряли в процессе дыхания около 3—5 мг CO_2 на 1 г сухой массы.

На основе приведенных данных об углекислотном газообмене был рассчитан прирост сухой массы трав (табл. 6). При расчетах массу корней принимали равной 70 % от надземной массы растений [10], а значение коэффициента эффективности фотосинтеза — 0,68 согласно основному уравнению фотосинтеза. Сопоставление расчетного и полученного прироста дало удовлетворительный результат. Таким образом, между процессами поглощения CO_2 и

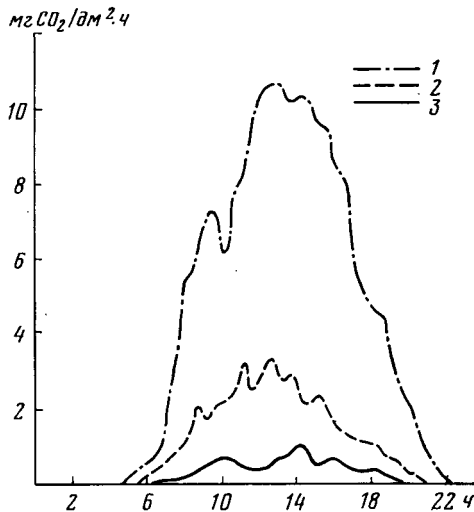


Рис. 2. Интенсивность фотосинтеза листьев клевера лугового (3—4/VI—83 г.)
1 — верхний лист, 2 — средний, 3 — нижний.

накоплением урожая трав имеется прямая зависимость. Наибольшему приросту надземной массы соответствует и большее усвоение CO_2 травами (I укос 1983 г.).

По значению расчетного прироста, вычисленному на основании определения интенсивности CO_2 -обмена листьев, видно, что в поглощении CO_2 травостоем решающее значение принадлежит листьям (рис. 2). Более высокий показатель нетто-ассимиляции в этом случае — результат того, что не учитывалось дыхание нелистовых органов.

Как было показано выше, площадь листьев достигала наибольших размеров в период I укоса 1983 г. Принимая во внимание высокое значение КПД использования ФАР за этот период (2,4 %), а также положительный баланс CO_2 нижних листьев (так как они фотосинтезировали с интенсивностью выше компенсационного пункта), получаем, что оптимальное значение ИЛП составляет 8—9.

Нетто-ассимиляция CO_2 трав 1-го и 2-го годов пользования достигала 70—85 % от значения атмосферного потока CO_2 и была в 8—50 раз больше почвенного потока CO_2 .

Рассматривая данные прироста биомассы в свете представлений А. А. Ничипоровича и Х. Г. Тооминга [4, 8], можно сказать, что урожай трав I укоса в период отрастание — стебление определялся продолжительностью (из-за равенства суточных приростов как в 1983, так и в

Т а б л и ц а 6

CO_2 -газообмен клеверо-тимофеечной смеси и прирост биомассы

Показатель	I укос	II укос	III укос	За вегетацию
Дневные потоки CO_2 , г/м ² :				
атмосферный	922	808	381	2111
	680	593	—	1273
почвенный	52	78	63	193
	10	12	—	22
суммарный	974	886	444	2304
	690	605	—	1295
Ночной поток CO_2 , г/м ²	260	392	122	744
	99	57	—	156
В т. ч. из почвы	83	127	64	274
	24	15	—	39
Ночное дыхание надземной части, г CO_2 /м ²	177	265	58	500
	75	42	—	117
Дыхание корней, г CO_2 /м ²	52	147	111	310
	34	61	—	95
Нетто-ассимиляция CO_2 , г/м ² :				
по градиентным наблюдениям	745	474	275	1494
	581	502	—	1083
по CO_2 -обмену листьев	781	667	280	1728
	612	734	—	1346
Расчетный прирост биомассы, г/м ² :				
по градиентным наблюдениям	507	322	187	1016
	395	341	—	736
по CO_2 -обмену листьев	531	453	190	1174
	416	499	—	915
Полученный прирост биомассы, г/м ²	702	410	149	1261
	482	436	—	918
Отклонения, %:				
от данных градиентных наблюдений	—28	—21	+26	—19
	—18	—22	—	—20
от данных по CO_2 -обмену листьев	—24	+10	+27	—7
	—14	+14	—	0

1984 г.), а после стеблевания — продуктивностью работы фотосинтетического аппарата. Решающим фактором, от которого зависел урожай II укоса, явились размеры листовой поверхности.

Исходя из соотношения усвоенной CO_2 к ее суточному потоку в суммарном исчислении была определена газообеспеченность травостоев. Газообеспеченность складывается из вертикальных потоков CO_2 в системе растение — почва — воздух и представляет собой часть субстанции утилизируемой системы [10]. Полученные данные свидетельствуют о том, что газообеспеченность была выше в 1984 г., при большей ярусности травостоя и составила 0,74, тогда как в 1983 г. — только 0,49. По-видимому, в условиях 1984 г. травы полнее использовали CO_2 . Следовательно, усвоение CO_2 зависит не только от размеров фотосинтетического аппарата, но и от структуры травостоев, которая становится более эффективной при увеличении гетерогенности видового состава травостоя.

Выводы

1. Использование ФАР травами достигает максимального значения 2,4 % при индексе листовой поверхности 8,6, в этих условиях нижние листья сохраняют положительный баланс CO_2 .

2. С увеличением КПД использования ФАР повышается эффективность использования воды. В период интенсивного роста КПД использования ФАР достигает 4,9 %, а эффективность использования воды — 9,2 г CO_2 /кг.

3. Наибольшее количество энергии радиационного баланса (44—83 %) расходовалось на процессы, связанные с испарением. Суммарный расход влаги на единицу сухой массы трав составил 215.

4. Увеличение ярусности травостоя способствовало лучшему турбулентному перемешиванию воздушных масс и улучшало обеспеченность CO_2 . Решающая роль в снабжении трав CO_2 принадлежит атмосферному потоку. Его наибольшее значение — 49 г CO_2 на 1 м² почвы.

5. Урожай I укоса определяется продолжительностью и продуктивностью работы фотосинтетического аппарата, а II укоса — размером листовой поверхности. Получено удовлетворительное совпадение расчетной и фактического прироста биомассы.

6. Листья верхнего и среднего ярусов играют важную роль в фотосинтетической деятельности посевов клевера лугового и в формировании урожая. В период конец фазы стеблевания — начало бутонизации суточная интенсивность видимого фотосинтеза верхних листьев примерно в 15 раз выше, чем у нижних.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гиршович Ю. Е. Методика исследования углекислотного газообмена растительных сообществ. — Тр. ГГО, 1968, вып. 229, с. 63—68. — 2. Гуляев Б. И. Фотосинтетическая продуктивность растений. Киев: Наукова думка, 1984. — 3. Ефимова Н. А. Радиационные факторы продуктивности растительного покрова. Л.: Гидрометеоздат, 1977. — 4. Ничипорович А. А. Теория фотосинтетической продуктивности растений. — В кн.: Итоги науки и техники. Сер. физиол. растений. М., ВИНТИ, 1977, т. 3, с. 11—54. — 5. Ничипорович А. А. Физиология фотосинтеза и продуктивности растений. — В кн.: Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982, с. 7—33. — 6. Руководство по тепловым наблюдениям. Л.: Гидрометеоздат, 1977. — 7. Тооминг Х. Г., Гуляев Б. И. Методика измерения фотосинтетически активной радиации. М.: Наука, 1967. — 8. Тооминг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л.: Гидрометеоздат, 1984. — 9. Шатилов И. С., Замараев А. Г., Чаповская Г. В. Эвапотранспирация и транспирация полевых культур на дерново-подзолистой почве Нечерноземья. — С.-х. биол., 1981, т. XVI, № 3, с. 387—393. — 10. Шатилов И. С., Чудновский А. Ф. Агрофизические, агрометеорологические и агротехнические основы программирования урожая. Л.: Гидрометеоздат, 1980. — 11. Baldocchi Dennis D., Verma-Shashi B., Rosenberg Norman J. — Agron. J., 1981, vol. 73, N 4, p. 706—710. — 12. Nichiporovich A. A. Heat and Moss. Transf. Biosphere. Part 1. Trans. Processes Plant Environ. Washington, D. C., 1975, p. 427—441. — 13. Saugier Bernard. — Bull. Soc. Bot. Fr. Actual. Bot., 1983, vol. 130, N 1, p. 113—128.

Статья поступила 15 мая 1985 г.

SUMMARY

Radiation-heat balance and CO₂-gas exchange of grass stands have been studied with an example of high productive grass stands of clover-timothy mixture of the first and second years. Qualitative indices of photosynthetic activity of perennial grass stands have been determined. Balance studies have been done in order to analyze the influence of the main environment factors on yield.