

А. А. ШАХОВ, С. А. СТАНКО, А. И. КОРОВИН

К ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ УСВОЕНИЯ СВЕТА РАСТЕНИЯМИ НА СЕВЕРЕ

Обилие солнечного света во время полярного дня на крайнем Севере в сочетании с относительно пониженными температурами почвы и воздуха представляет с эколого-физиологической точки зрения большой интерес для развития северного растениеводства. В теоретическом отношении здесь много интересного и еще неизведанного. Одним из таких почти неисследованных вопросов является проблема использования растениями света в Заполярье. Высказанная одним из нас (4, 5) фототермическая гипотеза приспособительного процесса у растений на Севере, хотя и опирается на ряд установленных фактов, но нуждается во всесторонней разработке и обосновании.

Как показано (5, 7, 6), у растений в результате приспособления к полярным температурно-световым условиям создается способность энергичного поглощения солнечной радиации, изменение содержания пигментов и интенсивности фотосинтеза. Поэтому нам казалось, что вопрос о способности растений в Заполярье восполнять недостаток тепловой энергии световой, т. е. доказательство принципиального положения фототермической гипотезы, следует выяснить на растениях, выращиваемых в Заполярье при разных температурах. Это не исключает, конечно, и других подходов, осуществляемых нами при разработке проблемы.

Для решения указанной задачи в 1954—1959 гг. проведена серия опытов. В 1958 г. поставлен опыт с ячменем «Винер» в вегетационных сосудах емкостью 8 кг. При набивке сосудов супесчаной почвой на каждый сосуд были внесены аммиачная селитра, суперфосфат и хлористый калий из расчета 0,5 г действующего начала на сосуд. Сразу же после набивки почвы часть сосудов была поставлена в холодную ванну при температуре 6—10°C в термовегетационном домике Института биологии Карельского филиала АН СССР. 3 июня 1958 г. был произведен посев в «холодных» сосудах, а спустя 12 дней в «теплых» сосудах (15—20°C), чтобы в дальнейшем «теплые» и «холодные» растения находились в одной фазе развития. В начале выхода в трубку обе партии сосудов были перевезены в Заполярье (ст. Апатиты Мурманской обл.), где и находились до конца опыта. В Заполярье растения ячменя выращивались при температуре почвы 5—10°C (холодный вариант) и 13—18°C (теплый вариант).

Спектральные свойства растений исследовались методом интегрирующей сферы, а также методом относительной спектрофотометрии с применением полевого кварцевого спектрографа нашей конструкции. Ниже приводим оптико-технические данные спектро-

графа. Оптика, изготовленная В. Г. Шрейбером (Ленинград) из плавленного кварца, состоит из двух линз диаметром в 2 см и фокусным расстоянием (F) 25 см и призмы с углом преломления 30° . Светосила спектрографа 1:25. Линейная дисперсия 11,5; 14,7; 21,0; 35,1; 50,2; 86,4 мкм соответственно для длин световых волн 300, 400, 600, 700, 800 и 900 мкм . Фотометрическим приспособлением служит диафрагменный диск с набором восьми диафрагм, размещенный между щелью коллиматора и коллиматорной линзой. Характеристика диафрагм, промеренных нами на МФ-2, дана в табл. 1.

В процессе спектральной съемки на пути пучка лучей, поступающего через щель в коллиматор, может быть поставлена любая из восьми диафрагм. Спектрограф имеет флажковый затвор, помещенный внутри камеры (между камерой и ее линзой). Выдержка при съемке определяется по хронометру.

Таблица 1

Логарифмы яркостей ($\lg I$) диафрагм полевого кварцевого спектрографа

№ диафрагм	Диаметр диафрагм (мм)	Радиус (R) диафрагм (мм)	$\lg I$ диафрагм	Яркость (I) диафрагм в относительных единицах	$\lg I$ диафрагм
1	1,890	0,945	0,0288	1,000	0,0000
2	3,984	1,992	0,2995	3,478	0,5414
3	6,478	3,239	0,5104	9,541	0,9796
4	9,013	4,506	0,6538	17,950	1,2540
5	12,192	6,960	0,8426	42,420	1,6276
6	15,205	7,602	0,8808	50,580	1,7040
7	17,230	8,615	0,9352	64,980	1,8128
8	21,338	10,669	1,0281	99,680	1,9986

Кассетная часть спектрографа с приспособлением для передвижения кассет несколько наклонена к оси коллиматора, что дает возможность получать одновременно все длины волн в фокусе (250—1200 мкм).

Кассета позволяет применять фотопластинку размером $4,5 \times 6$ см, на которой помещается 25 спектров шириной в 1 мм и при такой же ширине промежутков между ними. На полученных спектрограммах размещались спектры отражения и пропускания растений, а также оптическая шкала, которая служит для перевода плотности почернения в яркость.

Для шкалы в качестве эталона употреблялась белая матовая неселективная баритовая пластинка, считающаяся идеальным рассеивателем световых лучей, с коэффициентом рассеивания, близким к 1. Мы пользовались фотопластинками производства Московской фабрики фотопластинок № 2 «Панинфра», «Инфра 840» и «Инфра 880», что позволило исследовать спектральную область в интервале волн 300—950 мкм .

Спектрографирование «теплого» и «холодного» вариантов растений проводилось в двух биологических повторностях по два раза в естественных условиях освещения при безоблачном небе. Отражение света листьями растений снималось под углом падения луча, близким к нормали (снимаемая поверхность листа с падающими на нее лучами составляла угол $88-85^\circ$). Пропускание света растениями снималось в проходящих солнечных лучах по нормали. Применялась специальная насадка, позволившая соблюдать одинаковое расстояние до щели коллиматора и один и тот же телесный угол при съемке листьев растений и эталонной пластинки.

Экспозиция при съемке устанавливалась в зависимости от чувствительности фотопластинок и составляла для «Панинфра» 10 сек, а для «Инфра 840» и «Инфра 880» 12—14 сек. Проявление фотопластинок осуществлялось в стандартных условиях метолгидрохиноновым проявителем, закрепление — кислым закрепителем.

Спектральные свойства растений*, выращенных
в холодных и теплых условиях на термоплощадке

λ эфф т.м.	Картофель „Берлихинген“, 29/VII						Томат „Грунтовый Грибов- ский“, 30/VIII						Капуста „Московская поздняя“, 29/VIII						Кольраби, 30/VII					
	холод			тепло			холод			тепло			холод			тепло			холод			тепло		
	Отражение	Пропуска- ние	Поглоще- ние	Отражение	Пропуска- ние	Поглоще- ние	Отражение	Пропуска- ние	Поглоще- ние	Отражение	Пропуска- ние	Поглоще- ние	Отражение	Пропуска- ние	Поглоще- ние	Отражение	Пропуска- ние	Поглоще- ние	Отражение	Пропуска- ние	Поглоще- ние	Отражение	Пропуска- ние	Поглоще- ние
370	2,3	2,2	95,5	2,3	2,4	95,3	2,0	1,8	96,2	2,2	2,2	95,6	2,3	2,0	95,7	2,6	2,1	95,3	2,3	1,9	95,8	2,3	2,0	95,7
465	6,0	1,0	93,0	7,7	1,6	90,7	6,5	0,5	93,0	7,2	0,8	92,0	8,7	0,6	90,7	9,5	1,0	89,5	8,5	0,3	91,2	9,2	0,5	90,3
530	10,1	6,2	83,7	11,7	8,3	80,0	8,2	3,6	88,2	9,7	7,0	83,3	12,5	3,5	84,0	13,2	4,4	82,4	10,9	3,5	85,6	12,2	4,7	83,1
650	7,4	2,9	89,7	7,7	3,4	88,9	6,7	1,5	91,8	7,2	2,8	90,0	8,0	1,1	90,9	9,0	1,5	89,5	8,6	2,0	89,4	9,0	2,2	88,8
770	40,3	40,6	19,1	42,0	43,2	14,8	40,5	37,0	22,5	43,5	40,5	16,0	43,0	36,0	21,0	48,5	38,5	13,0	45,0	36,0	19,0	48,5	37,0	14,5

* Определения проведены методом интегрирующей сферы.

Таблица 3

Спектральные свойства растений*, выращенных
в холодных и теплых условиях на термоплощадке

λэфф т.м	Редис „Розовый” с белым кончиком*, 30/VII						Репка, 30/VII						Горох „Жигалева 112”, 31/VII						Бобы овощные „Белорусский”					
	холод			тепло			холод			тепло			холод			тепло			холод			тепло		
	Отражение	Пропускание	Поглощение	Отражение	Пропускание	Поглощение	Отражение	Пропускание	Поглощение	Отражение	Пропускание	Поглощение	Отражение	Пропускание	Поглощение	Отражение	Пропускание	Поглощение	Отражение	Пропускание	Поглощение	Отражение	Пропускание	Поглощение
370	2,2	2,2	95,6	2,2	2,3	95,5	2,2	2,1	95,7	2,4	2,2	95,4	2,3	3,0	94,7	2,8	3,2	94,0	2,3	2,2	95,5	2,6	3,2	94,2
465	9,5	1,0	89,5	10,2	1,3	88,5	8,0	0,7	91,3	8,2	0,9	90,9	8,2	1,5	90,3	8,6	1,7	89,7	10,5	1,0	88,5	12,2	1,2	86,6
530	13,5	8,2	78,3	15,2	12,5	72,3	12,5	6,0	81,5	14,2	6,7	79,1	13,5	10,6	75,9	14,6	12,0	73,4	16,5	9,0	74,5	18,0	9,8	72,2
650	10,3	4,2	85,5	10,7	7,0	82,3	8,4	2,5	89,1	9,0	3,2	87,8	10,4	5,6	84,0	10,8	6,0	83,2	9,5	4,5	86,0	12,0	4,5	83,5
770	44,5	39,5	16,0	46,0	42,5	11,5	45,6	40,0	14,4	48,4	46,0	5,6	43,5	46,0	10,5	48,5	47,5	4,0	43,0	45,0	12,0	48,5	44,5	7,0

* Определения проведены методом интегрирующей сферы.

Обработка спектрограмм проводилась на микрофотометре МФ-2 в 75 участках спектра: через каждые 10 $m\mu$ в спектральной области 300—600 и 700—950 $m\mu$ и через каждые 5 $m\mu$ в области 600—700 $m\mu$.

По данным плотности почернения шкалы вычерчивались характеристические кривые для каждой длины волны, с которых снимались логарифмы яркости отражения и пропускания растений, переводимые потом в коэффициенты спектральной яркости. Окончательные результаты оформлены в виде кривых отражений, пропускания и поглощения света во всем участке исследованных волн.

Определение оптических свойств верхнего листа методом относительной спектрофотометрии показало, что во все три исследованные фазы (трубка, колошение, начало налива зерна) наблюдается однотипная реакция растений на полярную солнечную радиацию: повышенное поглощение лучистой энергии «холодным» растением. Менее высокий отброс и пропускание лучистой энергии листьями холодных растений характерны для всего участка видимого спектра и даже ближней инфракрасной радиации (рис. 1, 2, 3). Особенно заметные различия касаются области зеленых, желтых, оранжевых, красных и ближних инфракрасных лучей.

Основное преимущество спектрографического метода исследования оптических свойств у растений состоит в том, что он дает возможность определять эти свойства по всему видимому спектру одновременно и при том учитывать спектральные свойства листьев при падении на них солнечного света. Однако этим методом не учитывается рассеяние света листом, если одновременно не исследовать индикатрисы — кривые, соединяющие коэффициенты яркости в отраженных и проходящих лучах под разными углами к нормали (7).

В целях более точного исследования спектральных свойств растений в 1959 г. применена высокочувствительная фотоинтегрирующая сфера. Она была сконструирована по нашему заказу Всесоюзным научно-исследовательским светотехническим институтом (начальником лаборатории В. С. Хазановым и инженером Ф. С. Дьяконовым). В сфере диаметром 270 мм свет (от лампы накаливания), прошедший или отраженный листом, попадал на фотоумножитель; интенсивность светового потока измерялась на микроамперметре. Благодаря высокой чувствительности прибора ошибка при определениях не превышала 1%. Методика описана в другой работе (9).

В 1959 г. исследованию оптических свойств подверглись различные растения, а условия их выращивания на Севере расширились. Помимо культивирования растений в вегетационном домике в сосудах, помещаемых в теплые (20—22°C), холодные (8—10°C) и контрольные (15—20°C) без охлаждения

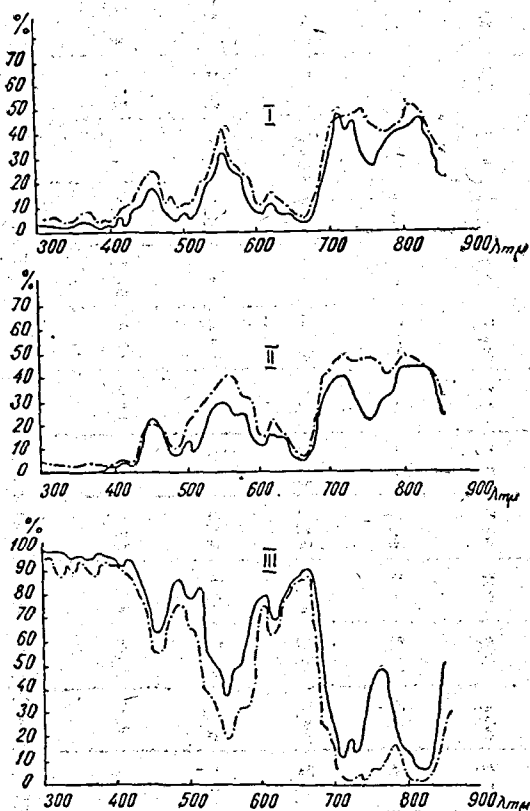


Рис. 1. Оптические свойства растений ячменя «Винер», выращенных на «теплой» и «холодной» почве в фазу трубки.
— теплая почва, --- холодная почва; I — отражение; II — пропускание; III — поглощение света.

ния и подогрева ванны с водой, другие растения выращивались под открытым небом на термоплощадке Института биологии (Петрозаводск). Почва на термоплощадке утеплялась (20—25°C) или охлаждалась (10—14°C) с помощью труб с теплой или холодной водой, заложенных в земле на площадках до посева растений.

Исследование оптических свойств листьев с помощью интегрирующей сферы показало, что даже при освещении листьев источником света, постоянным по интенсивности и спектральному составу, наблюдаются существенные различия в зависимости от условий культивирования растений (табл. 2, 3, 7).

В подавляющем большинстве случаев во всех исследованных участках спектра (λэфф. 370, 465, 530, 650 и 770 мμ), поглощение лучистой энергии больше листьями растений, выращенными при пониженной температуре почвы. Различия эти невелики в области сине-фиолетовых (370 мμ) и красных лучей (650 мμ), где разница обычно бывает 1—2 и менее процента и таким образом может в отдельных случаях находиться в пределах ошибки прибора. Но в листьях редиса и бобов это различие составляет 2,5—3%. В области зеленых лучей обращает внимание высокий процент их поглощения у всех исследованных нами растений, выращиваемых на Севере—72—83%, а разница между «теплыми» и «холодными» растениями—2,5—5% в пользу последних.

Больше всего отличия в спектральных свойствах растений, выращенных при пониженных и повышенных температурах, выражены в области дальних красных и ближних инфракрасных лучей (770 мμ). Фотоны этих лучей, как известно, несут тепловой энергии больше, чем лучи видимого спектра. Растения при пониженной температуре почвы поглощают ближние инфракрасные лучи на 4,3—8,8% больше растений, выращенных при повышенной температуре. Листья картофеля, томатов, капусты, кольраби (табл. 2), выращиваемых на холодной почве, поглощают около 20% ближних инфракрасных лучей; листья редиса, репы, гороха и бобов (табл. 3) в таких же условиях поглощают этих лучей около 10—16%. Сам факт и большая величина адсорбируемых ближних инфракрасных лучей, несомненно, говорит в пользу развиваемой

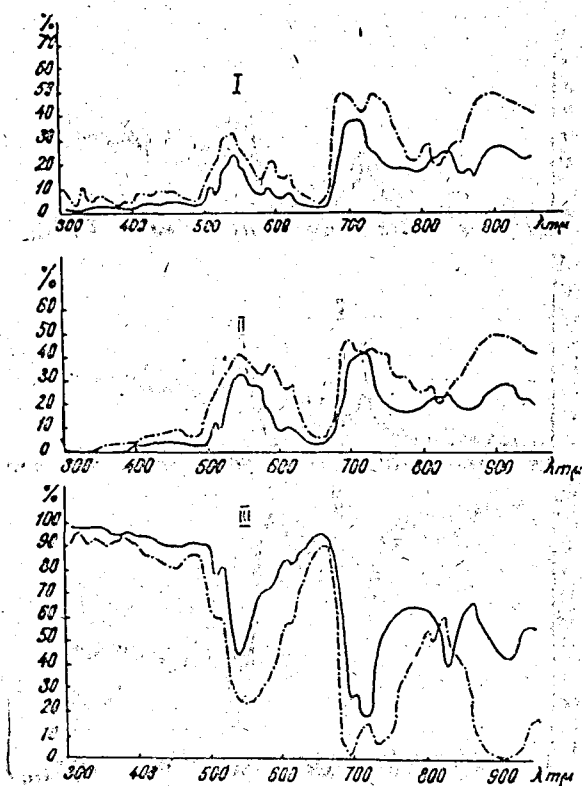


Рис. 2. Оптические свойства растений «Винер», выращенных на «теплой» и «холодной» почве в фазу колошения. Обозначения те же, что и на рис. 1.

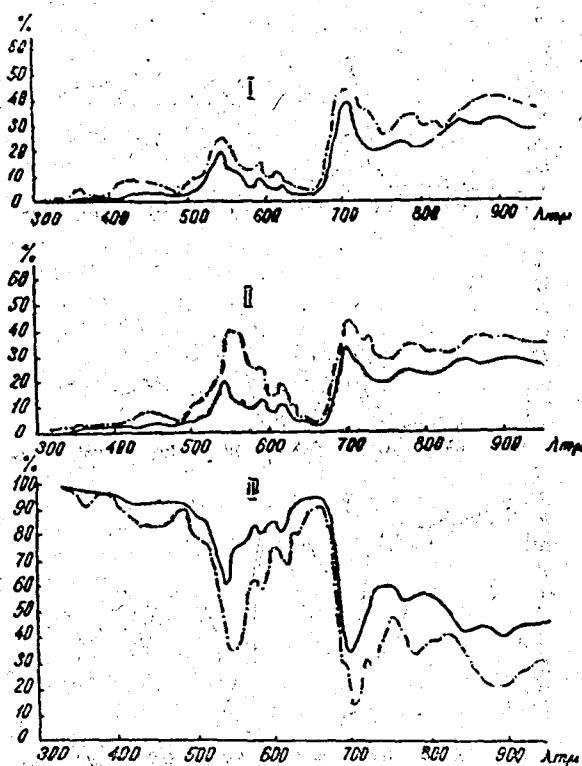


Рис. 3. Оптические свойства растений ячменя «Винер», выращенных на «теплой» и «холодной» почве в фазу налива зерна. Обозначения те же, что и на рис. 1.

нами фототермической гипотезы. Меньшее отражение и пропускание именно тепловых лучей растениями, выращенными в холоде, может свидетельствовать о компенсации тепла светом у растений на Севере и, таким образом, подтверждать одно из важных положений фототермической гипотезы (4, 5).

Естественно было ожидать, что растения, выросшие в разных температурных условиях, будут отличаться по отдельным процессам обмена веществ. В этом отношении представляло интерес содержание пигментов в листьях опытных растений (табл. 4).

Пигменты исследовались в высечках из листьев и разделялись хроматографическим методом (по Са-

Таблица 4

Содержание пигментов в листьях ячменя сорта «Винер», выросшего в условиях «теплого» и «холодного» вариантов почвы в Заполярье (мг на 100 г свеж. веса)

Дата	Вариант опыта	Хлорофилл		Виолаксантин	Лютеин	Каротин
		а	в			
29/VII 1958	теплый	99,9	35,1	2,6	7,3	9,0
	холодный	61,8	21,8	1,1	3,6	5,3
13/VIII	теплый	128,0	50,9	6,3	9,3	10,0
	холодный	120,0	38,4	7,7	18,4	9,5
19.VIII	теплый	108,0	36,6	5,4	11,2	12,1
	холодный	115,5	40,7	4,3	9,3	13,0

пожникову, 1955)¹. Концентрация хлорофилла и каротиноидов определялась на спектрофотометре СФ-4 в следующих длинах волн (мμ): «а» — 660, хлорофилл «в» — 642 — виолаксантин — 444 и 472, лютеин — 445 и 476, каротин — 452 и 482 мμ (табл. 4) или на ФЭКе (табл. 5).

¹ В опытах принимали участие студентки Петрозаводского пединститута Г. Н. Соловьева и Т. Н. Ломаева, а также научные сотрудники Института биологии Карельского филиала АН СССР С. Н. Дроздов и Ю. Е. Новицкая.

Таблица 5

Содержание пигментов в листьях растений, выросших в условиях «теплого» и «холодного» вариантов почвы (1959 г., г. Петрозаводск; % к контролю)

Дата	Растение	Вариант опыта	Условия выращивания	Хлорофилл		Виолак-сантин	Лютеин	Каротин
				а	в			
24/VII	Овес „Золотой дождь“	теплый	сосуды	123,7	110,0	89,0	111,5	119,5
		холодный	в ванне	111,5	115,0	88,7	93,7	135,5
31/VII	Капуста „Московская поздняя“	теплый	термо-	107,5	104,4	100,0	95,0	102,0
		холодный	площадка	98,5	99,5	86,0	82,7	96,2
1/VIII	Томат „Грунтовый Грибовский“	теплый	сосуды	128,0	143,5	90,5	106,5	123,5
		холодный	в ванне	98,3	82,5	42,0	43,0	116,5
29/VII		теплый	термо-	110,0	110,3	83,5	94,0	104,5
		холодный	площадка	73,5	91,8	61,3	76,6	90,0
29/VII	Картофель „Берлихинген“	теплый	сосуды	115,0	116,0	123,5	150,0	112,5
		холодный	в ванне	142,3	129,0	150,3	180,0	123,0
28/VII		теплый	термо-	102,0	101,8	69,5	70,0	94,0
		холодный	площадка	109,5	105,5	68,5	69,6	100,0

Как видно из табл. 4, в листьях растений холодного варианта в конце июля содержится хлорофилла и каротиноидов меньше, чем в листьях теплого варианта. В августе абсолютное содержание пигментов увеличивается в растениях обоих вариантов, а разница между «теплыми» и «холодными» растениями по количеству пигментов либо сглаживается, либо увеличивается в пользу «холодных» растений. Таким образом, условия биосинтеза хлорофилла «а» и «в» и каротиноидов (виолаксантин, лютеин и каротин) по мере воспитания в холодных заполярных условиях как будто улучшаются.

Исследования показали, что разные растения по-разному отвечают на пониженные температуры почвы (табл. 5).

В листьях картофеля, особенно у растений в сосудах, пониженная температура в зоне корневой системы влечет повышенное содержание пигментов. У овса, капусты и в особенности у теплолюбивых томатов пониженные температуры в области корней уменьшают в листьях содержание хлорофиллов и каротиноидов.

Вопрос о влиянии температуры на биосинтез пигментов у растений на Севере мало исследован и требует дальнейшего изучения. На поглощение света растениями, помимо концентрации пигментов в хлоропластах, существенно влияет состояние пигментов, их оптическая ориентация и др. Поэтому в дальнейшем интересно выяснить в фотосинтетическом аппарате то состояние его, когда при меньшем содержании пигментов, но в условиях пониженной температуры наблюдается более высокое поглощение света.

Меньший отброс и пропускание лучистой энергии листьями «холодных» растений должен сказаться на температуре растений (табл. 6).

Температура измерялась полупроводниковым микроэлектротермометром конструкции В. Г. Карманова (Агрофизический институт ВАСХНИЛ).

По-видимому, благодаря меньшему пропусканию тепловых лучей «холодными» растениями разница в температуре листьев, стеблей и колосьев растений «теплого» и «холодного» вариантов невелика. При

Таблица 6

Изменение температуры листьев, стеблей и колоса ячменя «Винер» на «холоде» и «тепле»

Дата и время измерений температуры Название растений и варианта опыта	29/VII 1959					14/VIII 1959							
	Время = 14,20—14,25					Время = 10,40—10,45							
	Температура воздуха	Температура листа	Разность температур	Температура стебля	Разность температур	Температура воздуха	Температура почвы в сосуде	Температура листа	Разность температур	Температура стебля	Разность температур	Температура колоса	Разность температур
Ячмень «Винер»													
холод	28,2	22,8	-5,4	25,3	-2,9	23,8	9,2	21,6	-2,2	21,2	-2,6	23,7	-0,1
тепло	28,2	25,4	-2,8	26,0	-2,2	23,7	16,2	22,5	-1,2	22,4	-1,3	23,7	0,0

разности температуры в 7—10°C можно было ожидать, что надземные части растения «холодного» варианта будут иметь более низкую температуру. Оказалось, что разность температур (правда, при повышенной температуре воздуха) между растениями «холодного» и «теплого» вариантов была для листьев 2,6—1°C, стеблей 1,3—0,7, колосьев — 0,1°C, т. е. на указанную величину надземные органы «холодных» растений были холоднее «теплых».

Возникает вопрос, не повинна ли транспирация в указанном температурном режиме «теплых» и «холодных» растений. Но при таком подходе следовало бы допустить более высокую транспирационную способ-

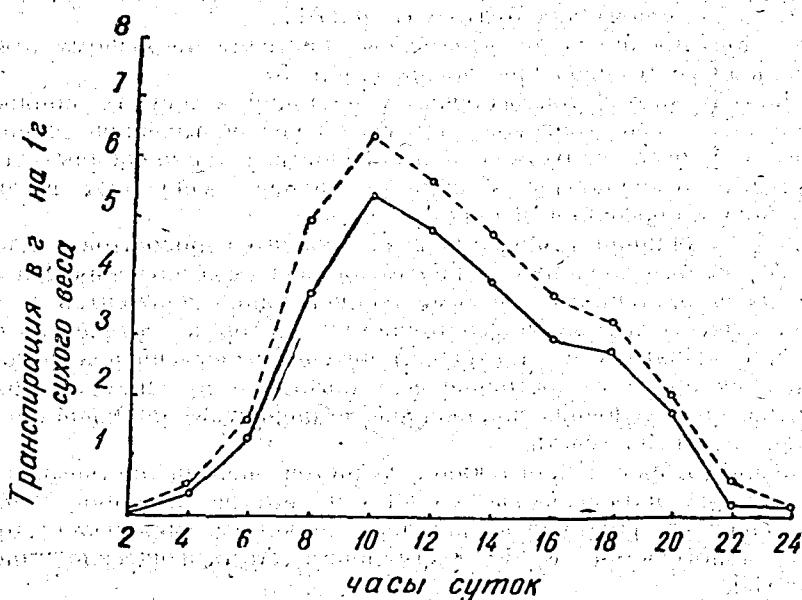


Рис. 4. Влияние пониженной температуры почвы на суточный ход интенсивности транспирации листьев ячменя «Винер».
----- «теплый», — «холодный» варианты.

ность «холодных» растений, что противоречит литературным и нашим данным. Транспирация растений в условиях Заполярья в нашем опыте не изучалась, однако определения, произведенные Ю. Е. Новицкой на растениях ячменя параллельных (оставшихся в Петрозаводске) сосудов, показали, что большой разницы в транспирации «холодных» и «теплых» растений нет. Больше того, в суточном ходе «холодные» растения почти все время транспирируют слабее «теплых» (рис. 4). Таким образом, наше допущение о влиянии спектральных свойств листьев «холодных» растений на их температуру остается в силе, а к вопросу о фототермическом приспособлении можно подойти с других сторон — биологической и агрономической.

Недавно нам стала известна работа Джона Крога (J. Krog, 12). Его исследования проводены на Аляске, в Энкоредже, в арктическом исследовательском центре здравоохранения и заслуживают того, чтобы с ними подробнее познакомиться.

Крог указывает, что такое растение, как *Salix polaris*, едва поднимающееся выше мхов и лишайников, среди которых оно растет, является одним из самых северных растений. Раннее появление полярной ивы весной, часто еще до того, как воздух согревается выше нуля, свидетельствует о том, что эти растения согреваются излучением солнца до температур, достаточных для развития. Поэтому интересно исследовать нагревание сережек ивы солнечным излучением. Предварительные опыты с введением иглообразных термпар в сережки показали, что когда температура воздуха была около нуля, сережки нагревались солнцем до 15—25°C. Столь высокая эффективность поглощения солнечного тепла была неожиданной, так как светлая окраска ивы, казалось, должна была способствовать отражению солнечных лучей, а не поглощению их.

Для исследования этого явления был поставлен следующий опыт. Одна сережка оставалась в естественных условиях; вводя в нее термпару, старались не нарушить волосной слой. Вторая сережка покрывалась ламповой сажой, чтобы устранить отражение света от волосков и облегчить поглощение. У третьей сережки волосики состригались до черной оболочки, чтобы определить роль волосков в предохранении от охлаждения путем проводимости и конвекции. Четвертая термпара помещалась в клубок ниток таких же размеров и такой же формы, как и сережка, чтобы можно было сравнить последнюю с предметом, аналогичным по цвету и размерам. Температура воздуха измерялась голой игольчатой термпарой. Все испытуемые предметы помещались рядом на солнце и регистрировалась их температура. Данные представлены на рис. 5. Снижение кривых в центре графика объясняется временным затене-

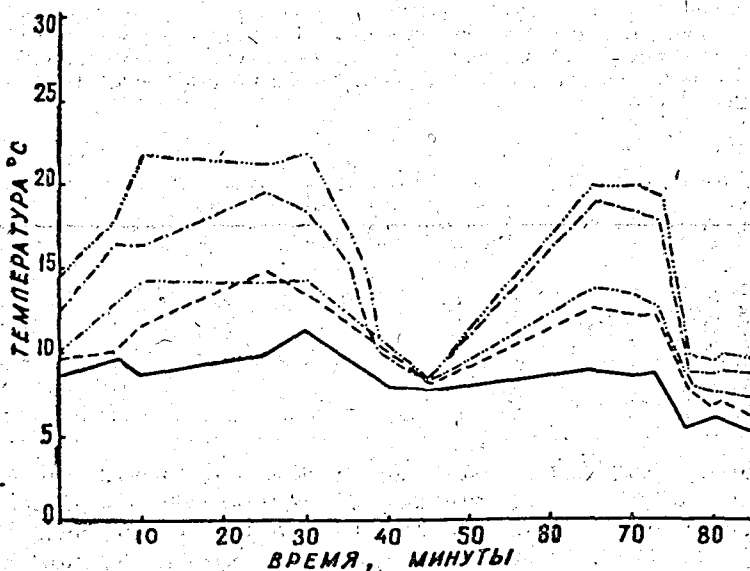


Рис. 5. Влияние солнечной радиации на температуру сережек ивы (*Salix polaris*, 10). — температура воздуха; ···· клубок ниток; -·-· ламповая сажа; --- остриженная сережка; ——— сережка с волосками.

нием солнца облаком. На этих кривых видно, что наибольшее повышение температуры по сравнению с окружающим воздухом было зарегистрировано у сережки, находившейся в естественных условиях. За ней следует сережка, зачерненная ламповой сажей. На третьем и четвертом месте находились соответственно сережка с остриженными волосками и клубок ниток.

Крог считает, что волоски ивовой сережки частично поглощают и пропускают солнечную радиацию в слой, состоящий из темных чешуек, окружающих цветочные почки, под которыми находится паренхимная ткань. Благодаря этому нагревается сердцевина сережки. Поглощаемая тепловая энергия солнца частично удерживается воздушным слоем, который имеется вокруг сердцевины сережки и снижает потерю тепла путем проводимости и испарения. По мнению автора, блестящие волоски, пропускающие значительную часть солнечной радиации в темную сердцевину сережки, являются непроницаемыми для длинноволнового излучения, направленного из центра сережки во внешнюю среду. В результате температура сережки может быть выше температуры воздуха на 10—15°C. С помощью такой «тепловой ловушки» растение удерживают тепло солнечного излучения, согреваясь им (стр. 839).

С точки зрения развиваемой нами фототермической гипотезы, очевидно преимущество выявленного Крогом приспособления для растений, произрастающих в арктической и субарктической областях. Поэтому неудивительно, считает автор, что аналогичные приспособления имеют и другие арктические растения, например, пушица (*Eriophorum*), у которой темный колосок покрыт блестящими прицветниками. Это растение после полярной зимы является наиболее раннецветущим. В одном случае в арктической Аляске автор наблюдал колоски пушицы, которые были желты на стороне, обращенной к солнцу, и содержали пыльцу, в то время как другая сторона была еще черной и неразвитой. В это время температура воздуха была значительно ниже нуля.

Из сказанного видно, что фототермическое приспособление выступает в качестве защитного фактора, повышающего холодостойкость растений чисто термическим путем, что должно явиться предметом внимания физиологов и экологов (8). Но за фототермическим приспособлением можно предположить более широкое биологическое значение.

Через поглощение света разного качества может изменяться не только внутриклеточный режим растений в холодное время, но и обмен веществ. Не связан ли фотосинтез растений при отрицательных температурах с возможностью фототермического приспособления? Интересно, что чем выше морозостойкость и зимостойкость растений, тем интенсивнее при отрицательных температурах процесс фотосинтеза (3).

Еще ранее Гасснер и Гезе (Gassner и Goese, 11), изучая «тепловую установку» растений в отношении их фотосинтеза, пришли к заключению, что фотосинтез у «холодных» растений протекает лучше, чем у «теплых». В их опытах пшеница и рожь выращивались в двух вариантах при разных температурах: в «холоде» при 10°C и в «тепле» при 20°C, после чего измерялась интенсивность фотосинтеза их листьев при этих же температурах в токе обыкновенного воздуха. Авторами установлено, что «холодные» растения ассимилировали лучше, чем «теплые», и интенсивность фотосинтеза «холодных» растений при 11°C была приблизительно такая же, как и «теплых» при 21°C.

Таблица 7

Спектральные свойства* капусты «Слава» в зависимости от питания (3/VIII 1959 г.)

λэфф mμ	NPK			3N+PK			3P+NK			3K+NP			3NPK		
	Отражение	Пропускание	Поглощение	Отражение	Пропускание	Поглощение	Отражение	Пропускание	Поглощение	Отражение	Пропускание	Поглощение	Отражение	Пропускание	Поглощение
370	3,0	1,8	95,2	2,7	1,8	95,5	2,6	1,9	95,5	2,8	2,0	95,2	2,6	1,7	95,7
465	21,2	1,3	77,5	18,8	1,2	80,0	15,4	1,7	82,9	13,0	1,6	85,4	17,2	1,1	81,7
530	28,0	6,8	65,2	19,6	3,1	77,3	22,0	4,5	73,5	19,6	3,9	76,5	19,2	2,7	77,1
650	20,7	3,7	75,6	15,7	1,6	82,7	18,0	3,0	79,0	18,0	3,7	78,3	15,0	1,6	83,4
770	49,4	31,7	18,9	47,1	31,7	21,2	48,0	34,2	17,8	48,2	32,8	19,0	47,3	32,2	20,5

* Определения проведены методом интегрирующей сферы.

В работе Павлетич и Литт (Pavletič и Lieth, 13) при изучении светокомпенсационного пункта некоторых вечнозеленых растений зимой и весной обнаружено, что с понижением температуры окружающей среды у ряда растений увеличивается потребность в световой энергии. Особенно отчетливо было отмечено это явление у хвойных как реакция на январское понижение температуры. В варианте опыта, где исследованные объекты в течение 24 ч выдерживались в тепле (12—15°C), обнаружена меньшая потребность в свете. Такое же явление наблюдалось у всех видов исследованных растений весной при повышении температуры окружающей среды.

Из изложенного следует, что температурные условия среды могут существенно влиять на отношение растений к свету как экологическому фактору. Под влиянием пониженной температуры почвы или воздуха в Заполярье листья растений более полно поглощают лучистую энергию солнца. Это делает весьма необходимым в интересах развития северного растениеводства всестороннее исследование фототермического приспособления растений на Севере.

Подходя с агрономической стороны к фототермическому приспособлению, необходимо выяснить, влияют ли условия минерального питания на спектральные свойства растений на Севере. Как видно из табл. 7, такое влияние, безусловно, имеется и проявляется оно на оптических свойствах листьев в разных участках спектра. Под влиянием утроенной дозы в отдельности азота, фосфора или калия при нормальном количестве остальных компонентов NPK возрастает фотоадсорбирующая способность растений. Так, по отношению к сине-фиолетовым лучам она повышается на 2,5% в случае 3N + PK, на 5—6% в варианте 3P + NK и на 7% в растениях, под которые внесено 3K + NP.

Под влиянием тройной дозы азота возрастает на 13% поглощение зеленых лучей и на 7% красных; утроенная доза фосфора также больше повышает поглощение зеленых лучей (8%), чем красных (3%); при внесении трех доз калия повышается на 7% адсорбирующая способность листьев к сине-фиолетовым, на 9% — зеленым и на 3% — красным лучам. Тройная доза NPK повышает поглощение сине-фиолетовых лучей на 4%, зеленых на 13% и красных на 8%. Интересно, что при столь существенных изменениях в минеральном питании поглощение листьями капусты ближних инфракрасных лучей почти не меняется, оставаясь, правда, во всех вариантах на довольно высоком уровне — 18—20%. Кажущееся отсутствие влияния указанных элементов минерального питания на поглощение листьями капусты ближних инфракрасных лучей (при заметной разнице в оводненности листьев) как будто указывает на специфическую способность повышенного поглощения этих лучей именно под влиянием пониженной температуры. Однако высокий уровень поглощения ближней инфракрасной радиации во всех вариантах минерального питания, проведенного в данном опыте на Севере, может говорить и о частичном влиянии элементов питания на поглощение инфракрасных лучей. Все это — свидетельство в пользу фототермической гипотезы.

Способность указанных элементов минерального питания изменять спектральные свойства листьев растений в сторону повышенного поглощения лучистой энергии согласуется с изменением пигментного аппарата капусты под влиянием минерального питания. Оказалось, что утроенная доза NPK почти в полтора раза увеличивает содержание в листьях капусты хлорофилла «а», виолаксантина, лютеина и каротина (табл. 8). Но в целом вопрос более сложен.

Таким образом, исследованием фототермического приспособления растений на Севере отчасти выявляется эффективность «северной дозы» удобрений, предлагаемой одним из нас (1) в качестве агротехнического

Таблица 8

Содержание пигментов в листьях капусты „Московской поздней“ (мг/дм^2) 6/VIII 1959 г.

Вариант	Хлорофилл		Виолак-сантин	Лютеин	Каротин
	а	в			
НРК	1,02	0,93	0,08	0,17	0,22
3N+PK	0,90	1,20	0,11	0,16	0,16
3P+NK	1,46	0,94	0,14	0,17	0,31
3K+NP	0,75	0,66	0,15	0,13	0,20
3NPK	1,30	0,83	0,24	0,27	0,35

мероприятия, повышающего урожайность сельскохозяйственных культур на Севере. Северная доза благодаря более полной утилизации лучистой энергии на Севере помогает растению преодолевать отрицательное влияние недостатка тепла.

Для практической агрономии найден и научно обоснован путь, идя по которому можно ускорить созревание и повысить урожайность сельскохозяйственных культур на Севере, особенно в неблагоприятное лето.

Задачей опытной и практической агрономии на Севере является доведение северной дозы до уровня эффективного агроприема для многих культур, возделываемых на Севере, и в особенности тех, которые плохо созревают. Поэтому, в первую очередь, необходимо установить дозы и соотношения между азотом, фосфором и калием дифференцированно для различных культур.

Так, под картофель, по-видимому, следует вносить 2—3 дозы калия, 2 азота и 1 фосфора, под капусту — 3 дозы азота, 2 калия и 1 фосфора.

В Карелии северная доза под зерновые составляет: 1 дозу азота, 2—3 фосфора и 1,5 калия, или в удобрениях 1,5 ц аммиачной селитры, 6—7 ц суперфосфата и 1,5 ц хлористого калия. Если в хозяйстве имеются другие удобрения, то важно, чтобы при их внесении приходилось на одну дозу азота (45—50 кг) 2—3 дозы фосфора (100—150 кг) и 1,5 дозы калия (75 кг).

Внесение северной дозы совместно с органическими удобрениями в наших опытах (1) всегда повышало эффективность ее влияния, делая его более устойчивым и сильным.

Северная доза, основанная на лучшем использовании элементов корневого и воздушного (светового и углеродного) питания растений на Севере, может быть одним из способов интенсификации северного растениеводства.

ВЫВОДЫ

1. Температурные условия среды и элементы минерального корневого питания существенно влияют на отношение растений к свету как экологическому фактору. Методами относительной спектрофотометрии и интегрирующей сферы установлена способность листьев растений в Заполярье под влиянием пониженной температуры усиливать поглощение лучистой энергии. Меньшее отражение и пропускание растениями, выращенными на холоде, зеленых, крайних красных и ближних инфракрасных лучей и, наоборот, большее их поглощение, устанавли-

ваемое с помощью интегрирующей сферы, подтверждают фототермическую гипотезу.

2. Под влиянием утроенной дозы в отдельности азота, фосфора и калия при нормальном количестве соответственно двух других элементов NPK возрастает фотоадсорбирующая способность растений. Тройная доза NPK также заметно повышает поглощение лучей видимого спектра. Таким образом, эффективность северной дозы удобрений в небольшой степени обусловлена благоприятным влиянием ее на световое и углеродное питание растений в условиях пониженных температур.

3. В интересах развития северного растениеводства необходимо всестороннее эколого-физиологическое исследование фототермического приспособления растений на Севере, в первую очередь, в связи с особенностями корневого питания (нормы удобрений, сроки и способы их внесения под разные культуры), что весьма необходимо для опытной и практической агрономии на Севере.

*Институт физиологии растений
АН СССР и Институт биологии
Карельского филиала АН СССР*

*Поступила в редакцию
15/IX 1959*

ЛИТЕРАТУРА

1. Коровин А. И. Влияние пониженной температуры почвы на растения в условиях Севера. Автореф. дисс. на степень д-ра биол. наук. Петрозаводск, 1959.
2. Сапожников Д. И., Бронштейн-Попова И. А., Красовская Т. А., Маевская А. Н. Количественное определение основных каротиноидов зеленого листа с помощью бумажной хроматографии. «Физиология растений», т. 3, 1956, вып. 5.
3. Шатилов И. С., Рачинский В., Поликарпова Л. Г. Фотосинтез многолетних трав и озимой пшеницы при отрицательных температурах. «Изв. ТСХА», вып. 3 (16), 1957.
4. Шахов А. А. Экологическая физиология растений в СССР. «Ж. общ. биологии», т. 18, 1957, № 6.
5. Шахов А. А. Фототермическое приспособление растений на Крайнем Севере. «Изв. Карельского и Кольского филиалов АН СССР», 1958, № 5.
6. Шахов А. А., Мишустина Н. Е., Шайдуров В. С. О суточной динамике пигментов у растений в Заполярье. «Изв. АН СССР», серия биол. (в печати).
7. Шахов А. А., Семененко А. Д. О поглощении света растениями в Заполярье. «Ж. общ. биологии», т. 19, 1958, № 6.
8. Шахов А. А., Станко С. А. Фототермическое приспособление на фактор холодоустойчивости растений. Тезисы докладов конференции по физиологии устойчивости растений. Изд. АН СССР, 1959.
9. Шахов А. А., Станко С. А., Хазанов В. С., Дьяконов Ф. С. Спектральные свойства растений. «Бот. ж.», 1959, № 12.
10. Шахов А. А., Шайдуров В. С. Энергетические особенности фотосинтеза растений во время полярного дня. «Ж. общ. биологии», т. 20, 1959, № 6.
11. Gassner G. und Goeze G. Der Einfluss den Anzuchttemperatur auf Assimilation, Chlorophyllgehalt und Transpiration junger Getreideblätter. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 52, H. 6, 1934 (321—335).
12. Krog J. Notes on Temperature Measurements Indicative of Special Organisation in Arctic and Subarctic Plants for Utilisation of Radiated Heat from the Sun. Physiologia Plantarum, vol. 8, Fasc. 4, 1955.
13. Pavletič Z. und Lieth H. Den Lichtkompensationspunkt einiger immergrüner Pflanzen im Winter und im Frühjahr. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 71, H. 8, 1958.