

В. П. ДАДЫКИН, Б. Н. ГРУШЕВСКИЙ, Р. П. ИВАНОВА
и Е. В. ПОТАЕВИЧ

ВНЕШНИЕ УСЛОВИЯ И ЭНЕРГЕТИКА РАСТЕНИЙ

I

Как известно, источником энергии для растительных организмов служит энергия солнечного луча, поглощаемая зелеными листьями в светлые часы суток. В растительной клетке, содержащей хлоропласты, происходит первичное аккумуляирование энергии, приносимой солнечным лучем, и синтез органических веществ. Впервые это со всей убедительностью было показано классическими работами К. А. Тимирязева, который раскрыл громадную космическую роль зеленого растения и подвел энергетическую базу под понимание жизненных процессов растения. К. А. Тимирязев впервые изучил характер поглощения лучистой энергии и установил избирательность поглощения по спектру (Тимирязев, 1937).

К настоящему времени накопился значительный фактический материал по поглощению света зелеными растениями. В общих чертах адсорбционная кривая, полученная около 80 лет назад К. А. Тимирязевым, подтверждается. В классическом виде адсорбционный спектр зеленого листа характеризуется двухвершинной кривой с максимальным поглощением в областях красных и сине-фиолетовых лучей и с провалом в области зеленых лучей. Основные экспериментальные данные по изучению оптических свойств листьев приведены в монографии Рабиновича (1951, 1953, 1959).

Как в монографии Рабиновича, так и в современных учебных руководствах (Рубин, 1954; Максимов, 1958), а также в отдельных работах, посвященных вопросам фотосинтеза и неразрывно связанного с ним процесса восприятия света (Клешнин, 1954; Ничипорович, 1956, и др.), молчаливо принимается, что поглощение лучистой энергии листьями растений стабильно и не зависит от условий существования изучаемых растений.

В физиологии растений до недавнего времени даже не ставился вопрос о возможных различиях в оптических свойствах листьев, обусловленных различиями в условиях произрастания. Скорее, наоборот, имеют место утверждения о стабильности поглощения света растениями независимо от видовой их принадлежности, от экологических условий произрастания и других факторов среды (Клешнин, 1960).

Физиология растений рассматривает лишь один случай изменения оптического аппарата растений под влиянием внешних условий — изменение окраски синезеленых водорослей под влиянием света разного спектрального состава. Это явление Н. М. Гайдуков (1903) назвал хроматической адаптацией. Открытие Гайдукова имеет несомненно более общий характер. Наземные растения, у которых различия в условиях освещения не столь сильны, как у водных, выработали способность образовывать

световые и теневые листья. Да и сами растения по своей теневыносливости различаются довольно сильно. Одни виды хорошо растут и развиваются только на прямом солнечном свете, другие довольствуются ограниченным количеством света, которое проникает под полог леса и едва составляет 8—10% от полного солнечного освещения (Holch, 1931; Smith, 1940).

Между тем в биологической литературе уже достаточно давно стали появляться экспериментальные данные, дающие основание рассматривать вопрос поглощения света неоднозначно для всех видов и различных условий произрастания и ожидать значительной изменчивости в этом важнейшем жизненном процессе, от которого зависит обеспечение энергией растительного организма.

Еще у Визнера (Wiesner, 1907) имеются высказывания, что потребность растений в свете увеличивается при продвижении с юга на север. В. Н. Любименко (1924) считал свет и тепло в известных пределах взаимозаменяемыми. В серии работ А. Н. Данилов (1935, 1936, 1940) развивает идею различного восприятия света растениями, которые воспитываются в разных условиях. А. Н. Данилов допускает, что на какую-то работу, прямо или косвенно обслуживающую фотосинтез, может использоваться энергия инфракрасной части спектра. Б. С. Мошков (1950, 1953, 1959) в ряде работ показывает различное использование лучистой энергии, обусловленное температурой. При пониженной температуре среды значительно возрастает доля поглощаемой листьями инфракрасной радиации. На этом же настаивает В. Г. Карманов (1951).

Ряд исследований отражения и пропускания ближней инфракрасной радиации листьями различных растений из разных условий местообитания осуществил Обатон (Obaton, 1941, 1944, 1949), получивший значительную изменчивость данных. Так, коэффициенты отражения в диапазоне волн от 0.7 до 0.87 мкм у исследованных им 33 видов изменялись от 0.10 до 0.34. По исследованиям М. Дерибере (Deribere, 1941; Дерибере, 1959), пропускание длинноволновой радиации изменяется от 8 до 20%, а отражение — от 15 до 40%.

Биллинг и Моррис (Billing a. Morris, 1951) изучали спектрометрически оптические свойства листьев растений из пяти различных по климату участков от пустыни до субальпийской равнины и повсеместно отметили поглощение некоторой части инфракрасной радиации. Наибольшее поглощение этой части спектра ими было отмечено у субальпийской растительности, а наибольшее отражение — у растений пустыни.

О большем поглощении лучистой энергии растениями Арктики говорят Полуниин (Polunin, 1955, 1960) и Блосс (Bliss, 1956).

С. В. Тагеева, А. Б. Брандт и В. Г. Деревянко (1960), изучавшие оптические свойства листьев в течение вегетации, отмечают заметные изменения этих свойств по мере развития растения.

Большие исследования оптических свойств растительности выполнены Лабораторией аэрометодов в связи с задачами дешифрирования аэрофотоснимков (Белов, 1956; Белов и Арцыбашев, 1957; Березин и Харин, 1960). Этими исследованиями установлены закономерные изменения спектральных отражательных характеристик растительности в зависимости от географического положения района работ, экологических условий, климата, а также от лесорастительных условий.

Агрометеорологи, подробно изучавшие величину альбедо различных растений, устанавливают наличие закономерных изменений этой характеристики как в течение суток (Кондратьев и Тер-Маркаянц, 1953), так и по сезонам (Гаевский, 1953; Березина, 1957).

В печати появились работы, в которых указывается на предпочтительное поглощение растениями тех или иных частей спектра в зависимо-

сти от условий жизни этих растений. Так, В. П. Мальчевский (1938) указывает, что освещение растений утренним светом, более богатым красными и инфракрасными лучами при недостатке синих, ускоряет цветение по сравнению с освещением полуденным светом. А. А. Кузьменко (1940) подчеркивает, что для ускорения развития растений имеет исключительно большое значение относительное обогащение света длинноволновыми лучами. Этим же вопросам посвящены исследования С. С. Шаина и А. В. Мотовой (1956, 1959).

Таким образом, накопившиеся в биологической литературе факты обосновывают постановку вопроса о подверженности оптических свойств листьев изменениям в зависимости от условий среды.

В свое время К. А. Тимирязев выдвинул идею оптической приспособленности растений. Эта идея оказалась очень плодотворной и хорошо сочеталась с общей эволюционной, дарвиновской концепцией формирования физиологических функций растений. Однако идею оптической приспособленности растений к условиям среды К. А. Тимирязев до конца не развил.

Когда в 1909 г. вышла книга известного американского астронома П. Лоуелля, рассматривающая вопрос о возможности жизни на других планетах, в частности на Марсе, К. А. Тимирязев (1937, стр. 467), отмечая появление этой книги, писал в газете «Русские ведомости»: «... ботаников интересует только объяснение зеленой поверхности Марса присутствием растительности. Это вероятное предположение Лоуелля могло бы превратиться в полную достоверность, если бы он мог доказать, что эти зеленые поверхности представляют спектр хлорофилла. Пока в спектре Марса мы не замечаем этой абсорбционной полосы» (речь идет о главной полосе поглощения хлорофилла).

Таким образом, отсутствие главной полосы поглощения хлорофилла в спектральных отражательных кривых марсианских «морей» явилось непреодолимым препятствием для доказательства наличия растительности на Марсе. И это уживалось рядом с провозглашенным положением о приспособленности оптических свойств растений. Вопрос оставался нерешенным.

Преодолеть указанное затруднение удалось советскому астроному Г. А. Тихову, который в течение многих лет занимался изучением Марса и с 1909 г. настаивал на признании обитаемости этой планеты. В 1945 г. Г. А. Тихов впервые высказал идею, что поскольку законы жизни во вселенной по существу едины, приспособляемость жизни к условиям среды чрезвычайно велика (а растения имеют оптическую приспособляемость к условиям жизни), то растительность Марса могла эволюировать в направлении уменьшения отражательной способности, так как в условиях сурового климата высокая отражательная способность растениям невыгодна.

Оставим в стороне вопрос об обитаемости Марса. Успехи науки и техники в освоении космического пространства и полеты людей в космос несомненно скоро принесут прямые доказательства по этому вопросу.

Высказанная Г. А. Тиховым идея о приспособленности оптических свойств растений была проверена его сотрудниками на большом фактическом материале. Ими были осуществлены исследования спектральных отражательных свойств земной растительности, произрастающей в различных географических зонах от Арктики и до крайнего юга (Куринов, 1947; Тихомиров, 1951; Козлова, 1955, и др.). Во всех случаях установлено уменьшение рассеивающей способности растений с увеличением суровости климата.

Экспериментальное изучение главной полосы поглощения у разных видов в зависимости от сезона года и климатической зоны показало, что

по мере возрастания суровости климата главная полоса поглощения расширяется вплоть до полного ее исчезновения. Типичным примером является тьяншаньская ель, у которой при температуре воздуха $+2^{\circ}$ главная полоса поглощения ясно видна, а при -6° она совершенно исчезает (Тихомиров, 1951; Козлова, 1955; Паршина, 1958, и др.).

В стремлении найти доказательство обитаемости Марса молодая научная отрасль — астроботаника — установила нестабильность основных оптических характеристик зеленого листа. Этим идея К. А. Тимирязева об оптической приспособляемости растений получает новое, дальнейшее и более глубокое развитие.

На предыдущем этапе исследований один из нас (В. П. Дадыкин) с группой сотрудников выполнил ряд исследований по изменению оптических свойств растений под влиянием географического фактора (Дадыкин и Беденко, 1960а), температуры почвы (Дадыкин и Станко, 1957), температуры воздуха (Дадыкин, Станко и др., 1957), почвенного питания (Дадыкин и др., 1959), влажности почвы (Дадыкин и Беденко, 1960б).

В ряде опытов было показано достаточно быстрое (измеряемое в часах) изменение оптических свойств листьев при перенесении растений в иные условия внешней среды, что делает невероятным предположение об обусловленности отмечаемых изменений оптических свойств разницей в морфологическом строении исследуемых листьев (Дадыкин и Станко, 1957).

Во всех случаях применялся метод относительной спектрофотометрии, разработанный Г. А. Тиховым (1956). Получение спектральных характеристик производилось полевым кварцевым спектрографом.

Все исследованные факторы: географическое положение, температура воздуха и почвы, почвенное питание и влажность почвы оказывают влияние на оптические свойства листьев. Спектральные кривые отражения, пропускания и поглощения лучистой энергии изменялись под влиянием этих факторов довольно существенно (Дадыкин и Беденко, 1961).

А. А. Шахов и А. Д. Семененко (1958) повторили, используя ту же методику, наши опыты и пришли к таким же выводам. Позднее, применив прибор с интегрирующей сферой, А. А. Шахов с группой сотрудников снова подтвердил лабильность оптических свойств листьев, определяемую внешними условиями жизни (Шахов и др., 1959).

Естественна постановка вопросов о биологическом значении установленной лабильности оптических свойств листьев и о механизме этой лабильности.

Очевидно, что разные экологические условия обитания растений создают различную степень напряженности энергетического баланса растений. Наиболее отчетливо неодинаковость энергетических затрат на процессы жизнедеятельности растений видна при воспитании растений в условиях различной температуры почвы. В условиях пониженной температуры почвы по сравнению с теплыми условиями необходимы большие затраты энергии на процесс поглощения воды и элементов пищи из почвы. Известно, что водоудерживающая сила почвы зависит от температуры (Kramer, 1934), протоплазма при низкой температуре становится менее проницаемой (Сулакадзе, 1949), а вязкость растворов возрастает. В связи с этим было высказано предположение, что большее поглощение лучистой энергии растениями, воспитываемыми на холодной почве, позволяет северной растительности осуществлять свою жизнедеятельность в этих условиях (Дадыкин, Беденко и Алексеева, 1960).

Применение методов термохимии, кроме того, позволило предварительно показать, что большее поглощение лучистой энергии листьями обычно сопровождается большей аккумуляцией ее в растительных тканях (Дадыкин, Беденко и Алексеева, 1960; Дадыкин, Давыдова и Алексеева, 1960).

Вторая часть поставленного выше вопроса о возможном механизме различного поглощения энергии света несколько разъясняется проведенными в последние годы исследованиями пигментного аппарата растений.

В 1959 г. Батлер с сотрудниками (Butler a. oth., 1959) обнаружили в листьях кукурузы фотолabileный пигмент, названный ими фитохромом. Этот пигмент дает максимум поглощения в области 730 мкм или в области 660 мкм в зависимости от условий предварительного освещения растений. Форма 730, энзиматически активная, в темноте превращается в неактивную форму 660. В настоящее время фитохром обнаружен у значительного числа видов: у цветной и красной капусты, артишоков, в плодах авокадо, тканях многих травянистых растений, листьях шпината и др. (Borthwick a. Hendricks, 1960).

О присутствии в растениях разных форм хлорофилла *a*, каждая из которых имеет свой максимум поглощения в красной части спектра, говорят Френч и Фок (1961); они указывают, что одновременное существование разных форм хлорофилла *a* предполагалось еще В. Н. Любименко.

Рабинович (1961) отмечает, что для того чтобы служить эффективным акцептором энергии, пигмент не обязательно должен присутствовать в большом количестве.

Бортвик и Гендрикс в упомянутой работе (Borthwick a. Hendricks, 1960) указывают, что фитохром 730 имеет голубой или голубовато-зеленый цвет. Напомним, что Г. А. Тихов (1950), наблюдавший инфракрасный эффект у памирской, или тьяньшаньской ели, отметил у нее характерную голубоватую окраску.

Как установлено А. А. Красновским с сотрудниками (1952, 1953, 1957), агрегация пигментов в коллоидных системах ведет к сдвигу максимума поглощения в инфракрасную область.

Анатомические исследования свидетельствуют о том, что у растений, воспитанных на холодной почве, наблюдается тенденция к уплотнению хлоропластов, что, возможно, также послужит объяснению причины увеличения поглощения особенно в длинноволновой области.

Особо следует остановиться на способах определения оптических характеристик листьев и методах учета отражения, пропускания и поглощения лучистой энергии. Подавляющее число исследований такого рода выполнено путем предварительной монохроматизации света и облучением испытуемого листа последовательно всеми составными частями спектра. Монохроматизация осуществляется с помощью призмы или с использованием светофильтров. Отражение или пропускание лучистой энергии учитывается отдельно для каждого монохроматического луча. По этим данным строят кривые отраженной или пропущенной радиации и, если это входит в задачи исследования, вычисляют поглощение лучистой энергии листом, пользуясь известным уравнением:

$$Q_{\lambda} = 100 - (T_{\lambda} + R_{\lambda}),$$

где Q_{λ} — количество поглощенной листом лучистой энергии (в %); T_{λ} — количество отраженной от листа лучистой энергии (в %); R_{λ} — количество пропущенной листом лучистой энергии (в %).

Такой прием исследования применен К. А. Тимирязевым в его ставших классическими опытах. Этот же прием применяется до последнего времени в большинстве работ. Обычно исходят при этом из допущения, что оптические характеристики листьев будут неизменными как в случаях облучения испытуемых листьев растений белым (комплексным) светом, так и в случае облучения этого же листа последовательно всеми составными частями белого света, но предварительно монохроматизированного.

Весьма вероятно, что, когда приемником света является неживая среда, неизменность оптических характеристик может иметь место. Иное дело, когда световой поток падает на живой лист растения, который всем ходом своего эволюционного развития приспособлен к облучению комплексным белым светом. Можно заранее ожидать, что различное долевое участие в падающем световом потоке тех или иных компонентов будет оказывать различное действие на живую ткань листа и это изменит общую картину восприятия света зеленым листом растения. Поэтому для получения истинных характеристик оптических свойств листьев небезразлично, будет ли испытываемый лист облучаться белым светом или светом, который предварительно монохроматизирован.

Высказывания такого рода можно найти в достаточно старых работах А. Н. Данилова (1935, 1936, 1940), который также экспериментально показал различие в реакции фотосинтезирующих водорослей на облучение их светом различного спектрального состава.

Зависимость фотосинтеза, а также зависимость поглощения кислорода растениями от спектрального состава света в настоящее время установлены достаточно надежно (Воскресенская, 1956, 1960; Воскресенская и Зак, 1957).

Сравнительно недавно Л. Н. Белл (1956) показал, что при добавке к монохроматическому свету определенной длины волны, падающему на зеленый лист, монохроматического света другой волны поглощение света первой длины волны несколько возрастает.

Работа Эмерсона, Чальмерса и Цедерстренда (Emerson, Chalmers a. Cederstrand, 1957) и работа Эмерсона и Рабиновича (Emerson a. Rabinowitch, 1960) показали, что квантовый выход фотосинтеза в области «красного падения» может быть увеличен путем одновременного облучения опытного листа светом более коротких волн. Это явление получило название «эффекта Эмерсона». Следовательно, одновременное воздействие на лист монохроматическим светом двух длин волн вызывает иной эффект по сравнению с облучением листа одним монохроматическим лучом.

Рабинович (1961) пришел к выводу, что в монохроматическом свете кривые фотосинтеза получаются весьма разнообразными. Он предлагает исследовать полные световые кривые в монохроматическом свете разной длины волны, а затем получить световые кривые при освещении двумя и более монохроматическими лучами. Рабинович предполагает, что в результате такого систематического изучения станет очевидно, что эффект Эмерсона является лишь частью сложной картины.

Полевой спектрограф Г. А. Тихова позволяет получать спектральные характеристики листьев, облучая испытываемый лист неразложенным светом. На диспергирующую призму попадает и регистрируется фотопластинкой отраженный (или пропущенный) от листа свет. В этом положительная сторона методики Тихова. Однако полевой спектрограф не имеет интегрирующей сферы. Поэтому прибор не учитывает глобального рассеивания света листом. В свое время Зейбольд (Seibold, 1932, 1934) показал, что в любом случае матовые листья рассеивают лучистую энергию почти диффузно. Строгое сохранение стандартных условий съемки при неизменном угле падения прямой радиации позволяет считать, что возможные изменения формы индикатрисс рассеивания незначительны и не вносят существенных погрешностей в относительные значения получаемых этим методом спектральных кривых оптических свойств листьев.

Сказанное обосновывает стремление создать прибор для измерения оптических характеристик листьев, сочетающий в себе преимущества, которые дает интегрирующая сфера и облучение листа немонохроматическим светом.

Изложенное послужило основанием к предпосылкам для осуществления следующего этапа исследований энергетического обмена растений.

II

Чтобы углубиться в исследование проблемы зависимости энергетического обмена растений от внешних условий, необходимо прежде всего создать прибор, конструкция которого смогла бы обеспечить следующее: 1) облучение исследуемого листа белым естественным светом, к использованию которого листья высших растений приспособлены всем ходом эволюционного развития; 2) возможность учитывать по спектру ту часть светового потока, которая отражена (или пропущена) исследуемым листом; 3) учет диффузно отражаемой (или пропускаемой) от листа лучистой энергии с помощью интегрирующей сферы; 4) высокую чувствительность прибора и охват всей видимой области спектра, а также некоторой части ближней инфракрасной радиации; 5) достаточно высокую скорость регистрации пропущенной (или отраженной) листом радиации, измеряемую несколькими секундами; 6) максимальную точность работы, простоту в обращении и минимальные затраты времени на обработку материалов; 7) возможность работать в полевых условиях.

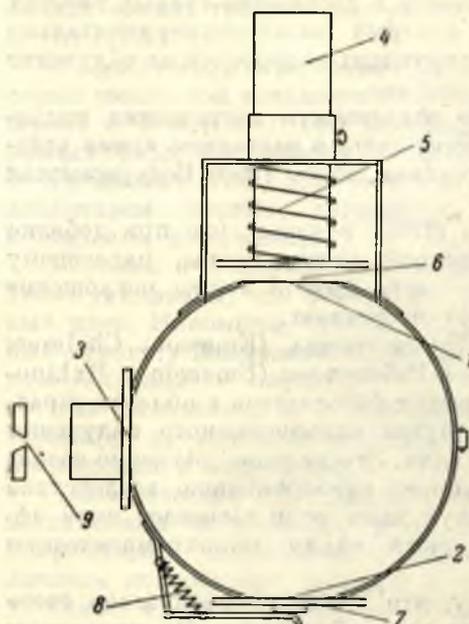


Рис. 1. Интегрирующая сфера.

1 — отверстие для помещения объекта при исследовании спектра пропускания; 2 — отверстие для помещения объекта при исследовании спектра отражения; 3 — отверстие, ведущее к монохроматору; 4 — тубус; 5 — прижимная пружина; 6) — просвет для помещения объекта; 7 — крышка; 8 — прижимная пружина; 9 — входная щель монохроматора.

фотографируется с экрана осциллографа.

Одно из первых известных нам описаний подобного рода приборов сделано Фельдтом и Берклеем (Feldt a. Berkley, 1946), которые сообщили о созданном ими катодно-лучевом спектрографе с быстрой разверткой спектра при помощи колеблющегося зеркала. Муомин (Muomin, 1948) описал несколько иную конструкцию катодно-лучевого спектрови́зора.

Ряд конструкций спектровизоров создал В. В. Кольцов (1958, 1959). Приборы В. В. Кольцова являются быстродействующими с полной разверткой спектра в течение долей секунды. Они предназначены для изучения спектральной отражательной способности наземных объектов при аэрофотосъемке. Спектровизоры для лабораторных исследований разрабатываются В. И. Диановым-Клоковым (1955, 1956, 1958 и др.). В этом же направлении работали Д. А. Шкловер и И. С. Файнберг (1958) и ряд других авторов.

На основе этих идей и принципиальных конструктивных решений были сформулированы технические условия нужного нам прибора. Разработка конструкции и рабочих чертежей выполнена сотрудниками Института биофизики АН СССР А. П. Андрейцевым и М. И. Мекшенковым при участии инженера П. И. Андрейцева.

Прибор изготовлен в Карельском филиале АН СССР. В ходе изготовления и наладки прибора приходилось в ряде случаев отступать от чертежей и некоторые узлы конструктивно перерабатывать.

Прибор состоит из следующих основных частей: интегрирующей сферы, монохроматора и электрического устройства.

Интегрирующая сфера (рис. 1) диаметром 150 мм имеет три отверстия. Два из них (1, 2) расположены на противоположных сторонах сферы; третье (3) на оси, перпендикулярной к линии, проходящей через центры двух первых отверстий и центр сферы.

Первое отверстие снабжено тубусом (4) длиной в 300 мм и диаметром 35 мм. Он служит для получения параллельного пучка света. Тубус прикреплен к сфере прижимной пружиной (5). Он может быть оттянут, тогда в образовавшийся просвет (6) вставляется исследуемый лист для учета пропускаемой через него радиации.

Противоположное отверстие (2) служит для помещения листа, у которого учитывается отражение лучистой энергии. Это отверстие закрыто крышкой (7), которая плотно прижимается к сфере специальной пружиной (8).

Через третье отверстие перемешанный в сфере свет направляется на входную щель монохроматора (9).

Сочленение сферы с монохроматором позволяет вращать ее вокруг горизонтальной оси прибора, направляя тубус точно на источник света.

Монохроматор снабжен дифракционной решеткой и вогнутым зеркалом, которое играет роль как коллиматорного объектива, так и объектива для проектирования спектра на выходную щель, расположенную перед катодом фотоумножителя. Оптическая схема прибора изображена на рис. 2.

Свет из сферы проходит через входную щель (1), расположенную в фокальной плоскости вогнутого зеркала (2). Отражаясь от зеркала, лучи попадают на дифракционную решетку (3). От решетки разложенный луч снова отбрасывается на то же зеркало и от него на зеркало поворота луча (4). Повернутый луч отбрасывается через выходную щель (5) на катод фотоумножителя (6). В приборе использован фотоумножитель ФЭУ-22, чувствительность которого охватывает интересующий нас диапазон волн.

Перемещение спектра осуществляется путем качания дифракционной решетки. Максимальное отклонение решетки от исходного положения рассчитано так, что весь спектр первого порядка проходит перед катодом

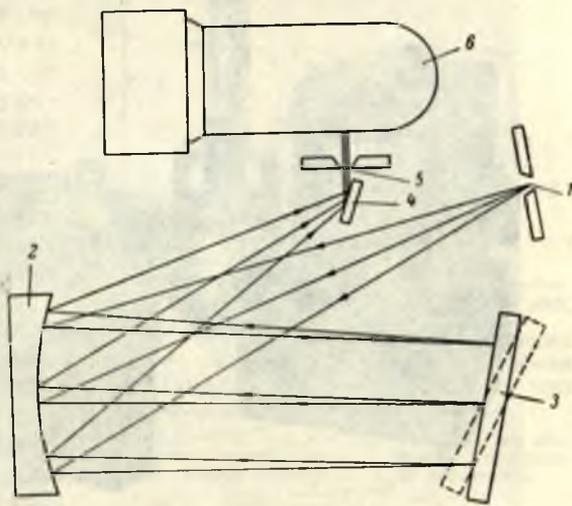


Рис. 2. Оптическая схема монохроматора.

1 — входная щель монохроматора; 2 — вогнутое зеркало; 3 — дифракционная решетка; 4 — зеркало поворота луча; 5 — выходная щель; 6 — фотоумножитель.

фотоумножителя за 18 сек. Вслед за прохождением спектра самописец автоматически выключается и решетка возвращается в исходное положение. Качание решетки обеспечено мотором СД-2. Этот же мотор приводит в движение отметчик длин волн, который синхронизирован с лентопротяжным механизмом самописца. Это обеспечивает хорошую точность определения длин волн на спектрограмме.

Прибор позволяет надежно учитывать спектральные характеристики исследуемых объектов в диапазоне волн от 400 до 730 мкм.

Градуировка прибора произведена с помощью ламп ПРК-2, СВД-120А и ВСФУ-3.

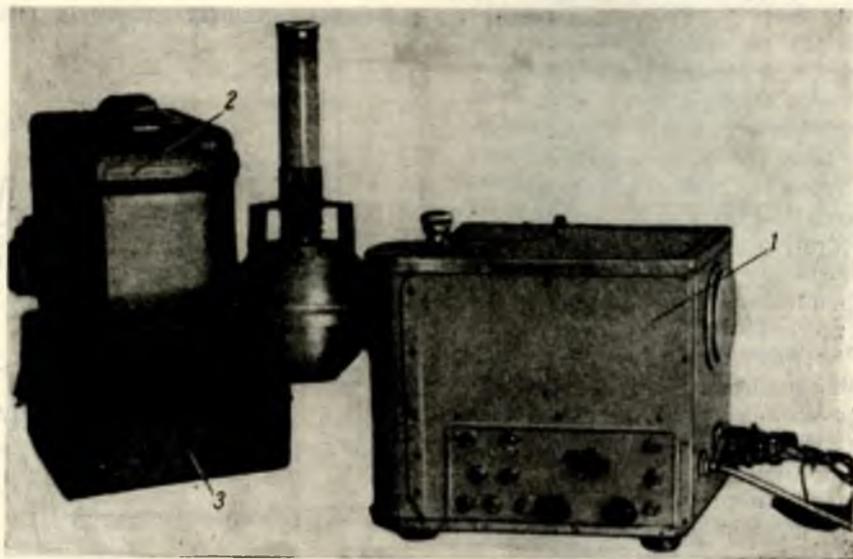


Рис. 3. Общий вид электронного спектрального прибора.

1 — оптический блок; 2 — самописец — амперовольтметр НЗ70А; 3 — блок питания.

Электрическое устройство прибора состоит из двух частей: приемоусилительной с фотоумножителем и усилителем постоянного тока и питающей, которая содержит устройство для питания ламп, усилителя, отметчика длин волн и фотоумножителя.

Усилитель постоянного тока для усиления сигналов фотоумножителя собран с использованием ламп 6Ж7 и 6Н1П.

Питание прибора осуществляется от сети переменного тока 127 или 210 в, что позволяет работать в теплице, в вегетационном домике или в непосредственной близости от них. Для полевых опытов изготовлен преобразователь постоянного тока, который преобразует 12 в постоянного тока в переменный ток 220 в 50 гц. Этот преобразователь обеспечивает питание всего прибора от автомобильного аккумулятора и позволяет работать в природных условиях везде, куда можно проехать на автомашине высокой проходимости ГАЗ-69.

Для записи спектрограмм использован самописец марки НЗ70А, у которого изменена скорость подачи бумажной ленты до 1 см/сек. Это привело в соответствие скорость развертки спектра в монохроматоре со скоростью записи. Для более точной записи отдельных участков спектра скорость подачи ленты может быть увеличена до 2 см/сек.

Общий вид прибора изображен на рис. 3.

Для работы прибор устанавливается так, чтобы тубус сферы был направлен параллельно падающим лучам (рис. 1). Испытуемый лист помещается против отверстия 1, и самописец регистрирует пропускание сквозь лист лучистой энергии. Затем лист подкладывается под крышку 7, закрывающую отверстие 2, и также регистрируется отраженная часть лучистой энергии. Сейчас же вслед за этим записывается отражение от эталона — экрана, покрытого окисью магния, — помещаемого вместо листа против отверстия в сфере (1).

Обработка полученных данных сводится к введению поправки на селективную чувствительность фотоумножителя (Чечик и др., 1957). Поправка вводится в каждую кривую отдельно. Исправленные кривые отраженной и пропущенной радиации складываются, и сумма вычитается из кривой, полученной от эталона. Окончательные результаты поглощения лучистой энергии испытуемым листом выражаются в процентах от падающей радиации и используются для построения спектральной кривой поглощения.

В ходе налаживания и испытания прибора были получены многочисленные кривые как отраженной, так и пропущенной радиации. Неоднократное повторение записей спектральных кривых с одного и того же листа при неизменных условиях освещения показало высокую точность работы прибора. Повторные записи дают полностью сливающиеся кривые.

Основная задача исследований с помощью созданного электронного спектрального прибора заключается в получении оптических характеристик листьев растений, выращиваемых при разных внешних условиях (температура почвы, почвенное питание, влажность почвы) методом, более совершенным, чем спектрограф Г. А. Тихова.

Нами получено большое количество спектрограмм как отраженной, так и пропущенной радиации от листьев растений, выращенных в вегетационных опытах при определенных условиях температуры и влажности почвы и различных вариантах удобрения.

Как общее правило, спектральные кривые отражения, пропускания и поглощения лучистой энергии листьями разно воспитанных растений не были тождественными. Определение оптических характеристик листьев с помощью электронного спектрографа, оснащенного интегрирующей сферой, подтвердило ранее выдвинутое В. П. Дадыкиным с сотрудниками (1957, 1959, 1960, 1961) положение о лабильности оптических свойств листьев, обусловленной внешними условиями жизни растений.

Из имеющегося обильного материала приведем три рисунка, на которых изображены достаточно типичные спектральные кривые поглощения лучистой энергии листьями растений, выращенных в разных условиях. На рис. 4 изображено поглощение света листьями картофеля, выращенного на охлажденной почве (6—8°) и на почве без охлаждения (20—25°). Листья первого варианта обнаруживают значительно большее поглощение во всем исследованном диапазоне волн.

На рис. 5 представлены спектральные кривые поглощения света листьями двухлетних растений сирени, которые воспитывались в вегета-

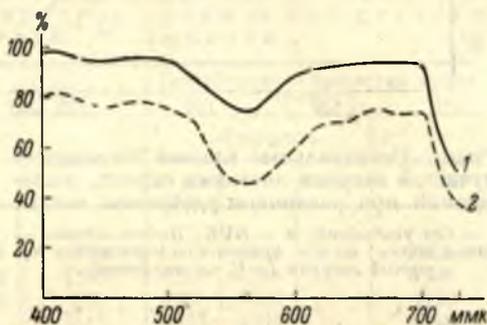


Рис. 4. Спектральные кривые поглощения лучистой энергии листьями картофеля (сорт Приекульский), выращенного при различной температуре почвы.

1 — при 6—8° С; 2 — при 20—25° С. По оси абсцисс — длина волны; по оси ординат — поглощение лучистой энергии (в % от падающей).

ционных сосудах с внесением полного минерального удобрения и без внесения удобрения (контроль). Как видно из кривых, листья растений, получивших удобрение, поглощают заметно большую долю падающей радиации по сравнению с контролем. В правой половине кривых разница в поглощении наиболее значительна.

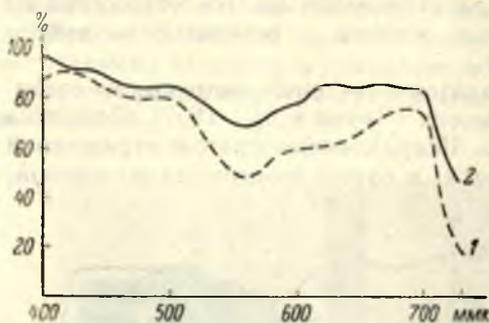


Рис. 5. Спектральные кривые поглощения лучистой энергии листьями сирени, выращенной при различном удобрении почвы.

1 — без удобрений; 2 — NPK. По оси абсцисс — длина волны; по оси ординат — поглощение лучистой энергии (в % от падающей).

Таким образом, применение усовершенствованной методики исследования оптических свойств листьев, использование прибора, снабженного интегрирующей сферой, при условии облучения исследуемого листа белым светом позволяют обнаружить определенную зависимость поглощения лучистой энергии листьями от условий жизни растений.

По-видимому, в настоящее время следует сосредоточить внимание на выяснении значения этого свойства растений для энергетического обмена растительного организма.

Первый вопрос, который, как нам кажется, нуждается в проверке и подтверждении, заключается в том, сопровождается ли большее поглощение лучистой энергии листьями большей аккумуляцией этой энергии в виде энергии химических связей в массе растений. Как уже предварительно сообщалось (Дадыкин, Беденко и Алексева, 1960; Дадыкин, Алексева и Давыдова, 1960), теплотворная способность, обнаруживаемая при сжигании растительного материала в калориметрической бомбе, тех растений, которые больше поглощают лучистой энергии, бывает несколько выше, чем растений, которые поглощают лучистой энергии меньше.

Эта работа была продолжена. Теплотворная способность растительного материала определялась на калориметрической установке КЛ-1. Исследуемый материал сжигался в атмосфере кислорода при давлении 30 атм в самоуплотняющейся бомбе типа СКБ-52. Средняя проба сушилась до постоянного веса. Навеска помещалась в полиэтиленовый мешочек. При

На рис. 6 воспроизведены кривые поглощения света также двухлетними растениями сирени, которые воспитывались в условиях различной влажности почвы: 40, 60 и 80% от полной влагоемкости. Выше всех, свидетельствуя о большем поглощении света, располагалась кривая растений, почвы под которыми увлажнялись до 60% от полной влагоемкости, что обычно принимается за оптимальную влажность. Как избыточная влажность почвы, так и недостаточная, вызывая нарушение нормальной жизнедеятельности растений, влекут за собой и некоторое снижение поглощения лучистой энергии.

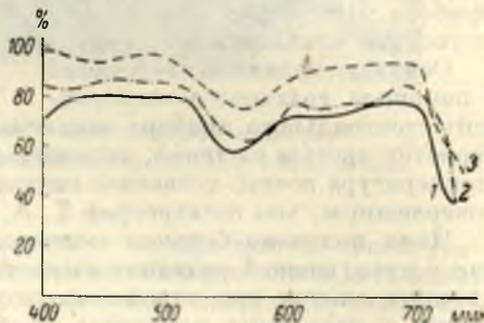


Рис. 6. Спектральные кривые поглощения лучистой энергии листьями сирени, выращенной при различной влажности почвы.

1 — 40% от полной влагоемкости; 2 — 80%; 3 — 60%. По оси абсцисс — длина волны; по оси ординат — поглощение лучистой энергии (в % от падающей).

расчетах вводилась поправка на теплотворную способность сгорающего полиэтилена. Рассчитывалась теплотворная способность исследуемого материала на сухой вес с введением всех необходимых поправок на теплообмен калориметра, теплоту горения запала, кислотообразование и т. п. (Попов, 1953). Исследовались семена разных сельскохозяйственных растений, выращенных в условиях нормальной температуры почвы (20—25°) и пониженной (6—8°). Во всех случаях растения при пониженной температуре почвы поглощали большую часть падающей лучистой энергии.

Результаты проведенных калориметрических определений теплотворной способности семян ряда растений приведены в табл. 1.

Таблица 1

Теплотворная способность семян различных культур, выращенных при разной температуре почвы (в кал./г сухого вещества). Анализы Е. Ф. Дюкиева

Культура	Контроль (20—25° С)				Пониженная температура почвы (6—8° С)			
	повторность			среднее	повторность			среднее
	I	II	III		I	II	III	
Лен	5800	5800	5808	5803	5930	5933	5943	5935
Ячмень	4225	4242	4262	4243	4310	4298	4311	4306
Бобы русские	4322	4317	4322	4320	4327	4333	—	4330
Горох	4426	4410	—	4418	4533	4504	—	4518
Овес	4450	4422	4435	4436	4491	4457	4460	4474

Как видно из данных этой таблицы, во всех случаях теплотворная способность растений, выращенных на охлажденной почве, на 1—2.5% выше, чем у контрольных растений. Таким образом, новые данные подтвердили прежнее положение о большей аккумуляции лучистой энергии в виде энергии химических связей веществ, входящих в состав растительных тканей, теми растениями, которые обнаруживают большее поглощение света.

Большая аккумуляция солнечной энергии в растительном материале при выращивании растений в суровых условиях севера, где наблюдается более высокий процент поглощения лучистой энергии солнца, проявляется также в увеличении у северных растений содержания масла и в относительном возрастании при этом в составе масла непредельных жирных кислот. Это было в свое время показано работами С. Л. Иванова (1924, 1927, 1934) со льном, и позднее подтверждено Н. И. Шараповым (1954), а также Хоуеллом и Коллинсом (Howell a. Collins, 1957) на сое. Ту же закономерность отмечают Крамер и Козловский (Kramer a. Koslowsky, 1960) для древесных видов.

Возрастание содержания непредельных жирных кислот в растительном масле свидетельствует о большем запасании впрок энергии, причем в мобильной форме. Общее содержание непредельных кислот хорошо коррелирует с йодным числом масла.

Нами были определены йодные числа масел (по Гюблю) из семян двух сортов льна, выращенных при температурах почвы 6—8° и 20—25° (табл. 2).

Эти данные четко показывают значительное возрастание йодного числа масла растений, воспитанных на холодной почве. Это, по нашему мнению, является еще одним свидетельством наличия связи между поглощением лучистой энергии и энергетическим обменом растения в целом.

Логично предполагать, что большее поглощение лучистой энергии растением имеет место в тех случаях, когда растительный организм нуждается для нормального отправления своих жизненных функций в повышенном расходе энергии. Хорошим примером этого служит воспитание растений на охлажденной почве. Уже указывалось, что вода удерживается охлажденной почвой с большей силой, чем почвой более теплой; протоплазма при низкой температуре менее проницаема, а все растворы более вязки. Следовательно, для беспрепятственного водоснабжения в условиях охлажденных почв растения должны расходовать больше энергии по сравнению с почвами теплыми. Очевидно, процессы поглощения питательных веществ в случае пониженной температуры также будут требовать больших энергетических затрат, чем в условиях теплых почв. Повышенные затраты энергии у растений, воспитываемых на охлажденной почве, возникают прежде всего в зоне корней. Но поглощение больших количеств лучистой энергии осуществляется листьями.

Таблица 2

Иодные числа масел из семян сортов льна, выращенных при различной температуре почвы

Сорт	6—8°	20—25°
1288/12	203.2	161.05
1288/12	208.5	175.2
Гиссарский 474	205.9	169.6

Надо попытаться представить себе механизм переноса больших порций энергии из наземных частей растений в их подземные органы.

Согласно современным представлениям, усвоение лучистой энергии состоит в синтезе макроэргической пирофосфорной связи аденозиндифосфата (АДФ), аденозинтрифосфата (АТФ), уридинтрифосфата и других соединений нуклеотидной фракции. Макроэргическая связь чрезвычайно богата энергией. При гидролитическом расщеплении макроэргических

связей выделяется в 5—8 раз больше энергии, чем при расщеплении обычной сложноэфирной связи. В абсолютных значениях каждая макроэргическая связь содержит 10 000—16 000 кал. (Кретович, 1956).

Естественно было предположить наличие прямой зависимости между количеством обнаруживаемых в растениях нуклеотидов, включающих в себя преимущественно макроэргические соединения, и способностью растений поглощать лучистую энергию.

Проверка этого предположения осуществлена на растениях рапса и сахарной свеклы, которые выращивались в условиях разной температуры почвы (в контроле при 20—25°, в опыте рапс при 6—8°, сахарная свекла при 10—12°). Кроме того, изучались растения, получавшие различные дозы и комбинации удобрений.

Выделение нуклеотидов произведено по Берквисту (Bergkwist, 1956) охлажденной трихлоруксусной кислотой с последующей обработкой материала активированным углем и щелочным спиртом (рис. 7). Затем материал использовали для ионообменной хроматографии.

Ионообменная колонка заряжалась основным анионитом Дауэкс-1 в хлоридной форме. Через колонку размером 1.6×13 см вначале пропускали 1 л однонормальной HCl, затем отмывали ее водой до pH, равного 6—7. Через приготовленную таким образом колонку пропускали выделенную фракцию нуклеотидов. Элюцию нуклеотидов с колонки производили растворителями, предложенными А. В. Котельниковой (1957, 1959, 1960), смесью HCl и NaCl с постепенно увеличивающейся концентрацией кислоты и соли. Элюат собирали на автоматическом коллекторе и измеряли оптическую плотность на спектрофотометре СФ-4 при 260 мкм.

Результаты измерений нуклеотидов, выделенных из рапса, выращенного при разной температуре почвы, представлены на рис. 8. Идентифи-

кация нуклеотидных фракций произведена лишь по их способности поглощать в ультрафиолете. Поэтому о качественном составе отдельных фракций можно судить, сравнивая полученные Rf с литературными данными (Котельникова и др., 1960).



Рис. 7. Схема выделения кислоторастворимой фракции нуклеотидов из растений.

Данные рис. 8 показывают возрастание количества нуклеотидов у тех растений рапса, которые воспитывались на охлажденной почве по сравнению с контрольными растениями.

Аналогичные результаты получены у свеклы, выращенной в тех же температурных условиях.

На рис. 9 приведены данные о составе нуклеотидов растений рапса, которые получали различные дозы удобрений.

Повышенные дозы фосфора повлекли за собой увеличение нуклеотидных фракций. Эти же растения, как указывалось выше, обладают способностью к большому поглощению света.



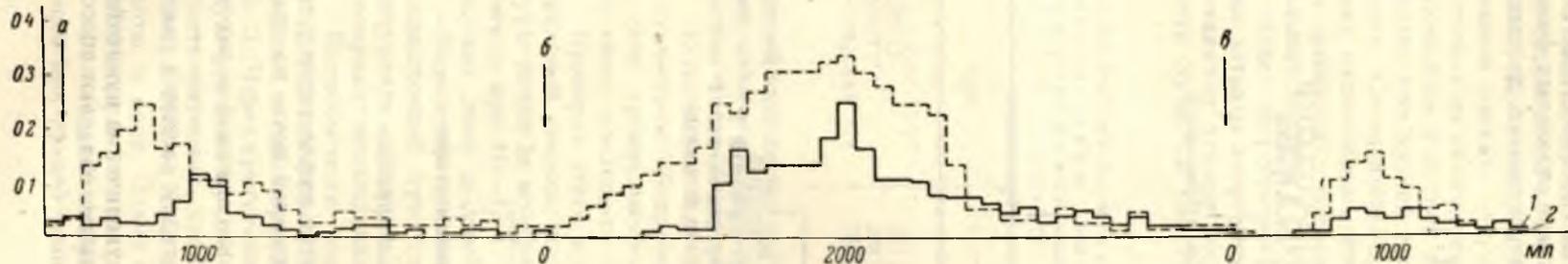


Рис. 8. Состав нуклеотидной фракции, выделенной из рапса, выращенного при температурах почвы 20—25° (1) и 6—8° (2).

а — элюция 0.005 н. HCl; б — элюция 0.01 н. Cl+0.01 н. NaCl; в — элюция 0.01 н. HCl+0.1 н. NaCl. По оси абсцисс — величина Rf; по оси ординат — оптическая плотность при длине волны 260 мμ.

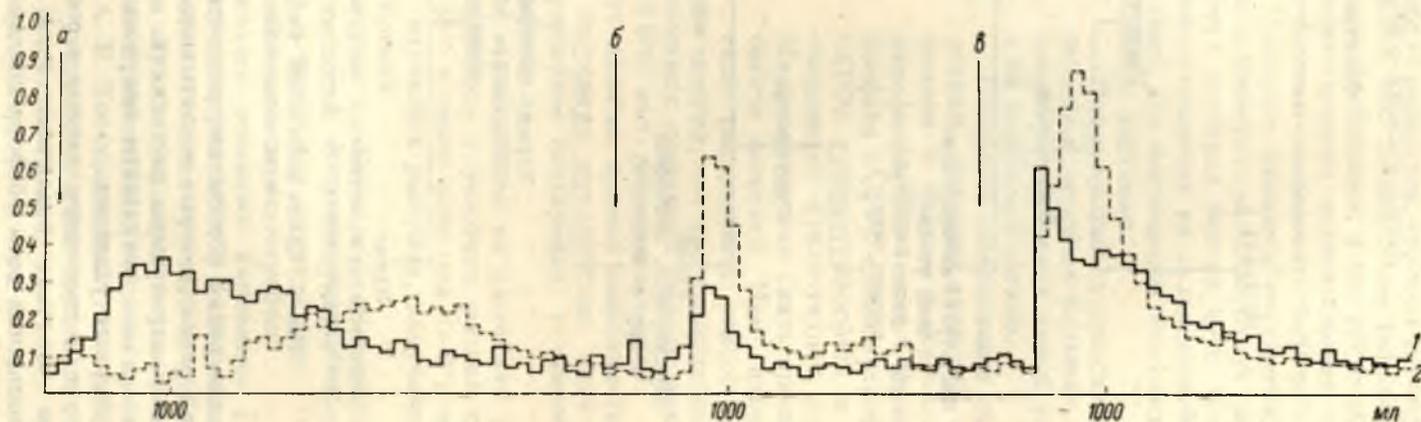


Рис. 9. Состав нуклеотидной фракции, выделенной из рапса, выращенного при различном удобрении почвы.

1 — контроль без удобрения; 2 — N₄ доза, P₃ дозы, K_{1.5} дозы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 8.

Таким образом, результаты совпали с нашими ожиданиями и могут явиться первыми данными, превращающими выдвинутую гипотезу в обоснованную теорию.

Согласно представлениям, развиваемым Арноном (1961), главным в фотосинтезе является не ассимиляция CO_2 , а превращение лучистой энергии солнца в энергию химических связей. Причем это превращение энергии более тесно связано с фосфором, нежели с ассимиляцией углерода. По Арнону, фотосинтез — это образование клеточных веществ за счет химической энергии, получаемой при фотохимических реакциях, в основе которого лежит фотосинтетическое фосфорилирование. Это может быть выражено следующим итоговим уравнением:



Хотя построения Арнона еще требуют проверки и дополнительных доказательств, тем не менее эта схема является очень заманчивой для объяснения связи лабильности оптических свойств с только что установленным увеличением нуклеотидной фракции в растениях, которые поглощают больше света.

III

Итак, создание электронного быстродействующего спектрального прибора для определения оптических свойств листьев, оснащенного интегрирующей сферой, позволило еще раз убедиться в лабильности оптических свойств листьев, определяемой внешними условиями жизни растений.

Большее поглощение лучистой энергии листьями имеет место при выращивании растений в условиях пониженной температуры почвы и воздуха. В этих условиях растениями производятся большие энергетические затраты на процессы восприятия воды и элементов питания из почвы, на превращение поглощенных веществ и на их транспортировку из подземных органов в наземные. Поглощение лучистой энергии определяется уровнем почвенного питания растений. Установлено, что наиболее низкий уровень поглощения наблюдается при выращивании растений на неудобренном фоне. Увеличение доз удобрений влечет за собой возрастание доли лучистой энергии, поглощаемой листьями. Особенно существенно влияет на увеличение поглощения света относительное возрастание доз фосфора в составе вносимых в почву удобрений. Этим, по-видимому, объясняется благоприятное действие на урожай растений комбинации удобрений, относительно обогащенной фосфором, эмпирически подобранной А. И. Коровиным (1961) для северных районов и названной им «северная доза» (соотношение азота, фосфора и калия — 1 : 3 : 1.5).

В случае различной влажности почвы наибольшее поглощение лучистой энергии имеет место при оптимальных условиях водоснабжения растений. Как недостаточное увлажнение почвы, так и избыточное влекут за собой уменьшение доли лучистой энергии, поглощаемой листьями растений.

Большее поглощение лучистой энергии листьями обычно сопровождается несколько увеличенной аккумуляцией энергии в растительном материале в виде энергии химических связей, что доказывается определением теплотворной способности листьев и стеблей растений. Об этом же говорит возрастание йодного числа масла, выделяемого из семян масличных растений, которое свидетельствует о большем накоплении в составе масла неопределенных жирных кислот.

Нами установлено большее содержание нуклеотидов в растениях рапса и сахарной свеклы, которые воспитывались в условиях охлажденной почвы по сравнению с контрольными растениями. Увеличение содержа-

ния богатых энергией нуклеотидов установлено также при выращивании растений на фоне возрастающих доз фосфора.

В соответствии с представлениями, развиваемыми в последние годы А. Л. Курсановым и его школой (Курсанов и др., 1958—1961; Курсанов, 1960), поглощенный фосфор вовлекается в процессы обмена путем быстрого включения в состав нуклеотидов. Затем происходит перенос богатых энергией остатков фосфорной кислоты на другие органические соединения и прежде всего на сахара. Фосфорилированные сахара, по-видимому, являются основной формой, обеспечивающей перенос энергии внутри организма. Расходование в корнях макроэргических соединений тесно связано с адсорбцией и усвоением ими различных ионов.

Следуя этому, можно думать, что установленное большее содержание нуклеотидов, содержащих в себе макроэргические соединения, в растениях рапса и сахарной свеклы, которые воспитывались на охлажденной почве или при обильном удобрении фосфором, является первым шагом в расшифровке энергетического обмена растений, которые по-разному поглощают лучистую энергию.

Установление того факта, что условия произрастания определяют собой оптические свойства зеленых растений, их способность отражать, пропускать и поглощать лучистую энергию солнца, открывает возможность доступными для земледельца путями воздействовать на растения и понуждать их к увеличению поглощения солнечной энергии.

Работы в этом направлении только начинаются, подмечены лишь первые связи и зависимости. Предстоят еще большие усилия для полного овладения закономерностями, управляющими энергетическим обменом растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Арнон Д. И. (1961). Фотосинтетическое фосфорилирование и единая схема фотосинтеза. V Междунар. биохим. конгр., VI симп., 8, Изд. АН СССР, М.
- Белл Л. Н. (1956). Зависимость поглощения лучистой энергии листьями от фотосинтеза. ДАН СССР, 107, 2.
- Белов С. В. (1956). Аэрофотосъемки лесов. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Белов С. В. и Е. С. Арцыбашев. (1957). Изучение отражательной способности древесных пород. Бот. журн., 42, 4.
- Березин А. М. и Н. Г. Харин. (1960). Методическое пособие по использованию спектральных аэроснимков для дешифрирования лесов. М.
- Березина Л. С. (1957). Альbedo некоторых сельскохозяйственных культур. Тр. Укр. научн.-иссл. гидрометеорол. инст., 8, М.
- Воскресенская Н. П. (1956). Об образовании органических кислот и аминокислот при фотосинтезе в разных условиях освещения. Физиол. раст., 3, 1.
- Воскресенская Н. П. (1960). Действие коротковолновой радиации на поглощение кислорода листьями растений. В кн.: Проблемы фотосинтеза. Изд. АН СССР, М.
- Воскресенская Н. П. и Е. Г. Зак. (1957). О поглощении кислорода листьями растений в разных участках спектра. ДАН СССР, 114, 2.
- Гаовский В. Л. (1953). К вопросу о роли альbedo в формировании радиационного режима поверхности. Тр. Главн. геофизич. обсерватории им. Воейкова, 39.
- Гайдук Н. (1903). О влиянии окрашенного света на окраску осциллярий. Бот. зап. СПб. унив., 22.
- Дадыкин В. П., Т. А. Алексеева и Ю. А. Давыдова. (1960). О различиях в поглощении света растениями открытого и защищенного грунта. Сообщ. Лабор. лесовед. АН СССР, 2.
- Дадыкин В. П. и В. П. Беденко. (1960а). О географической изменчивости оптических свойств листьев растений. ДАН СССР, 130, 3.
- Дадыкин В. П. и В. П. Беденко. (1960б). О связи оптических свойств листьев растений с влажностью почвы. ДАН СССР, 134, 4.
- Дадыкин В. П. и В. П. Беденко. (1961). Внешние условия и усвоение растениями лучистой энергии. Вестн. с.-х. науки, 6.
- Дадыкин В. П., В. П. Беденко и Т. А. Алексеева. (1960). К вопросу об энергетике растений, произрастающих на холодных почвах. В сб.: Матер. к основам учения о мерзлых зонах земной коры, 5, Изд. АН СССР, М.

- Дадыкин В. П., В. П. Беденко и Ю. А. Давыдова. (1959). О зависимости оптических свойств листьев растений от удобрений почвы. ДАН СССР, 128, 6.
- Дадыкин В. П. и С. А. Станко. (1957). Внешние условия и усвоение света растениями. Изд. Вост. фил. АН СССР, 1.
- Дадыкин В. П., С. А. Станко, Г. С. Горбунова и З. С. Игумнова. (1957). Об усвоении света растениями в Якутске и Тикси. ДАН СССР, 115, 1.
- Данилов А. Н. (1935). Качество света как фактор, определяющий пути использования лучистой энергии в процессе фотосинтеза. Сов. бот., 4.
- Данилов А. Н. (1936). Своеобразие биологического действия световых лучей разной длины волны. Архив биол. наук, 43, 2—3.
- Данилов А. Н. (1940). Задачи изучения фотосинтеза в отношении прямого усвоения и косвенного значения света. Сов. бот., 5—6.
- Дерибере М. (1959). Практическое применение инфракрасных лучей. Госэнергоиздат, М.—Л.
- Дианов-Клоков В. И. (1955). Быстродействующий автоматический спектрофотометр — приставка к спектрографу. Завод. лабор., 3.
- Дианов-Клоков В. И. (1956). Логарифмический спектрофотометр. Приборы и техника экспер., 3.
- Дианов-Клоков В. И. (1958). Логарифмический спектрофотометр для видимой и ультрафиолетовой областей. В сб.: Матер. X Всес. совещ. по спектроскопии, Изд. Львовск. унив., Львов.
- Иванов С. Л. (1924). Учение о растительных маслах. Изд. ВСХН, М.
- Иванов С. Л. (1927). Зависимость химического состава масличных от климата. Маслободно-жировое дело, 5—6.
- Иванов С. Л. (1934). Химия жиров. М.
- Карманов В. Г. (1951). Влияние мощности лучистого потока и температуры воздуха на температуру листа растения. ДАН СССР, 77, 5.
- Клешнин А. Ф. (1954). Растение и свет. Изд. АН СССР, М.
- Клешнин А. Ф. (1960). Физиологические основы светокультуры растений. Автореф. докт. дисс. Л.
- Козлова К. И. (1955). Спектрофотометрия растений разных климатических зон в отраженных лучах. Изд. АН КазССР, Алма-Ата.
- Кольцов В. В. (1958). Спектровизор. Радио, 6.
- Кольцов В. В. (1959). Применение спектровизора для изучения спектральной отражательной способности небольших наземных объектов с самолета. Тр. Лабор. аэрометодов АН СССР, 7.
- Кондратьев К. Я. и Н. Е. Тер-Маркьянц. (1953). О дневном ходе альбедо. Метеорол. и гидрол., 6.
- Коровин А. И. (1961). Температура почвы и растение на Севере. Госиздат Карельск. АССР, Петрозаводск.
- Котельникова А. В. (1957). Новые данные о природе и роли свободных рибонуклеотидов и некоторых из производных. Успехи совр. биол., 43, 2.
- Котельникова А. В., Е. Л. Доведова и В. В. Соломатина. (1959). Разделение аденозинфосфорных кислот при помощи отечественных анионитов. Биохимия, 24, 2.
- Котельникова А. В., В. В. Соломатина и И. А. Горская. (1960). О содержании аденозинфосфорных кислот в печени и мышцах крыс при отравлении динитрофенолом. Биохимия, 25, 6.
- Красновский А. А., К. К. Войновская и Л. М. Кособуцкая. (1952). Природа естественного состояния бактериохлорофилла в связи со спектральными свойствами его коллоидных растворов и твердых пленок. ДАН СССР, 85, 2.
- Красновский А. А., Л. М. Воробьева и Е. В. Пакшина. (1957). Исследование фотохимически активной формы хлорофилла у растений различных систематических групп. Физиол. раст., 4, 2.
- Красновский А. А., Л. М. Кособуцкая и К. К. Войновская. (1953). Активные и неактивные формы протохлорофилла, хлорофилла и бактериохлорофилла в фотосинтезирующих организмах. ДАН СССР, 92, 6.
- Кретович В. Л. (1956). Основы биохимии растений. Изд. «Сов. наука», М.
- Кринов Е. Л. (1947). Спектральная отражательная способность природных образований. Изд. АН СССР, М.
- Кузьменко А. А. (1940). Влияние спектрального состава света на развитие растений. Сов. бот., 5—6.
- Курсанов А. Л. (1960). Взаимосвязь физиологических процессов в растении. Изд. АН СССР, М.
- Курсанов А. Л. и М. И. Бровченко. (1961). Влияние АТФ на поступление ассимилятов в проводящую систему сахарной свеклы. Физиол. раст., 8, 3.

- Курсанов А. Л., М. И. Бровченко и А. Н. Парийская. (1959). Поступление ассимилятов в проводящие пути в листьях ревеня (*Rheum rha-ponticum* L.). Физиол. раст., 6, 5.
- Курсанов А. Л. и Е. И. Выхребенцева. (1960). Первичное включение фосфата в метаболизм корней. Физиол. раст., 7, 3.
- Курсанов А. Л., О. А. Павлинова и Т. П. Афанасьева. (1959). Ферменты гликолиза проводящих тканей сахарной свеклы. Физиол. раст., 6, 4.
- Курсанов А. Л., М. Х. Чайлахян, О. А. Павлинова, М. В. Туркина и М. И. Бровченко. (1958). Передвижение сахаров у привитых растений. Физиол. раст., 5, 1.
- Любименко В. Н. (1924). Материя и растения. Синтез органического вещества в растительном царстве. Госиздат, Л.
- Максимов Н. А. (1958). Краткий курс физиологии растений. Сельхозгиз, М.
- Мальчевский В. П. (1938). Действие некоторых лучей спектра на развитие растений. Тр. Лабор. светофизиол., 1.
- Мошков Б. С. (1950). Влияние инфракрасной радиации на темновые процессы у растений. ДАН СССР, 71, 2.
- Мошков Б. С. (1953). Некоторые вопросы светокультуры растений. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 8, 1.
- Мошков Б. С. (1959). Свет и растение. В кн.: Основы агрофизики. Физматгиз, М.
- Ничипорович А. А. (1956). Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. Изд. АН СССР, М.
- Паршина З. С. (1958). Филогенетические особенности спектральной яркости растений в отраженных лучах. Тр. Сек. астробот. АН КазССР, 6.
- Попов М. М. (1953). Термометрия и колориметрия. Изд. МГУ, М.
- Рабинович Е. Фотосинтез, 1, 1951; 2, 1953; 3, 1959. ИЛ, М.
- Рабинович Е. И. (1961). Перенос и запасание световой энергии при фотосинтезе. V Междунар. биохим. конгр., VI симп., 7, Изд. АН СССР, М.
- Рубин Б. А. (1954). Физиология растений. Изд. «Сов. наука», М.
- Сулакадзе Г. С. (1949). Соотношения между морозоустойчивостью и физико-химическими свойствами протоплазмы. Тр. Тбилисс. бот. инст., 13.
- Тагеева С. В. и А. Б. Брандт. (1959). Универсальная установка для определения оптических свойств растений. Биофизика, 4, 2.
- Тагеева С. В., А. Б. Брандт и В. Г. Деревянко. (1960). Изменения оптических свойств листьев в течение вегетации. ДАН СССР, 135, 5.
- Тимирязев К. А. (1937). Соч., 1, Сельхозгиз, М.
- Тихов Г. А. (1945). Новое о планете Марс. ДАН СССР, 49, 2.
- Тихов Г. А. (1946). Спектральная отражательная способность зелени в связи с вопросом о растительности на Марсе. Вестн. Казахск. фил. АН СССР, 4 (13).
- Тихов Г. А. (1949). Профиль главной полосы поглощения хлорофилла. ДАН СССР, 65, 5.
- Тихов Г. А. (1950). Спектр самонзлучения (флуоресценции) растений в красных и инфракрасных лучах. ДАН СССР, 70, 1.
- Тихов Г. А. (1956). Основы визуальной и фотографической фотометрии. Изд. АН КазССР, Алма-Ата.
- Тихомиров В. С. (1951). Сезонные изменения некоторых отражательных свойств растений и вопрос о растительности на Марсе. Изд. АН КазССР, Алма-Ата.
- Френч К. С. и Д. К. Фок. (1961). Две первичные фотохимические реакции фотосинтеза, осуществляемые разными пигментами. V Междунар. биохим. конгр., VI симп., 2, Изд. АН СССР, М.
- Чечик Н. О., С. М. Файнштейн и Г. М. Лифшиц. (1957). Электронные умножители. Госиздат техн.-теор. лит., М.
- Шайн С. С. и А. В. Мотова. (1956). Влияние света на рост и развитие кукурузы в условиях нечерноземной полосы. В сб.: Методами Мичурина, Сельхозгиз, М.
- Шайн С. С. и А. В. Мотова. (1959). Развитие растений кукурузы в зависимости от условий солнечного освещения. Кукуруза, 9.
- Шарапов Н. И. (1954). Химизм растений и климат. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Шахов А. А. и А. Д. Семеновко. (1958). О поглощении света растениями в Заполярье. Журн. общ. биол., 19, 6.
- Шахов А. А., С. А. Станко, В. Е. Хазанов и Ф. С. Дьяконов. (1959). Спектральные свойства растений. Бот. журн., 44, 12.
- Шкловер Д. А. и И. С. Файнберг. (1958). Электронно-лучевые спектрофотометры. Матер. X Всес. совещ. по спектроск., Изд. Львовск. унив., Львов.
- Bergkwist R. (1956). The acid soluble nucleotides of wheat plants. Acta Chem. Scand., 10, 8.
- Billing W. D. and R. Y. Morris. (1951). Reflection of visible and infrared radiation from leaves of different ecological groups. Amer. J. Bot., 5.
- Bliss L. C. (1956). A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundras. Ecol. Monographs, 26.

- Borthwick H. A. and S. B. Hendricks. (1960). Growth is controlled by light and the measurement of night length through reversible reactions of a pigment. *Science*, 132, 3335.
- Butler W. L., K. H. Norris, H. W. Siegalmann and S. B. Hendricks. (1959). Detection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plants. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 45, 1703-1708.
- Butler W. L. and K. H. Norris. (1960). The spectrophotometry of dense light-scattering material. *Archiv Biochem. Biophys.*, 87, 1.
- Deribere M. (1941). Comportement des feuilles dans l'infrarouge proche, au cours du développement et du séchage. *Compt. Rend. d'Acad. Sci.*, 212, 9.
- Emerson R., R. Chalmers and C. Cederstrand. (1957). Some factors influencing the long-wave limit of photosynthesis. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 43, 1.
- Emerson R. and E. Rabinowitch. (1960). Red drop roll of auxiliary pigments in photosynthesis. *Plant Physiol.*, 35, 4.
- Feldt R. and C. Berkeley. (1946). The cathodray spectrograph. *Proc. Nat. Electron. Conf.*, 11.
- Holch A. E. (1931). Development of roots and shoots of certain deciduous tree seedlings in different forest sites. *Ecology*, 12, 2.
- Howell I. and G. Collins. (1957). Factors affecting linolenic and linoleic acid content of soybean oil. *Agron. Journ.*, 49, 11.
- Kramer P. (1934). Effects of soil temperature on the absorption of water by plants. *Science*, 79.
- Kramer P. Y. and T. T. Koslovsky. (1960). *Physiology of trees*. N. Y.
- Muomin A. U. (1948). Cathode-ray spectrograph for studying emission and adsorption spectra. *Proc. Indian Acad. Sci.*, 27, set A, 6.
- Monteith I. L. (1959). The reflection of short-wave radiation by vegetation. *Quarterly J. Royal Meteorol. Soc.*, 85, 366.
- Obaton F. (1941). Sur la réflexion du proche infrarouge par les surfaces végétales. *Compt. Rend. d'Acad. Sci.*, 212, 14.
- Obaton F. (1944). La réflexion des radiations de grande longueur d'onde par les plantes de haute montagne. *Compt. Rend. d'Acad. Sci.*, 218, 18.
- Obaton F. (1949). Le pouvoir réflecteur des Conifères pour le rayonnement infrarouge. *Compt. Rend. d'Acad. Sci.*, 228, 11.
- Polunin N. (1955). Aspects of Arctic botany. *Amer. Sci.*, 43, 2.
- Polunin N. (1960). *Introduction to plant geography*. N. Y.
- Seibold A. (1932). Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter. *Planta*, 16.
- Seibold A. (1934). Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter. *Planta*, 21.
- Smith L. F. (1940). Factors controlling the early development and survival of eastern White Pine in Central New England. *Ecol. Monographs*, 10.
- Wiesner B. (1907). *Lichtgenuss der Pflanzen*. Berlin.