

И. А. ШУЛЬГИН

СОЛНЕЧНАЯ РАДИАЦИЯ



И

РАСТЕНИЕ

И. А. ШУЛЬГИН

СОЛНЕЧНАЯ РАДИАЦИЯ
И РАСТЕНИЕ



Гидрометеорологическое издательство
Ленинград · 1967

Ответственные редакторы
д-р физ.-мат. наук, проф. К. Я. КОНДРАТЬЕВ
и д-р биол. наук, проф. А. Ф. КЛЕШНИН

В книге излагаются сведения о роли лучистой энергии для ряда важнейших процессов жизнедеятельности зеленых растений — фотосинтеза, фотоморфогенеза, роста и развития. Приводятся данные о солнечной радиации — интенсивности, спектральном составе излучения в ультрафиолетовой, видимой и инфракрасной областях спектра, его изменения в течение дня на различных широтах.

Обсуждается проблема зависимости свойства и реакций растительных организмов от солнечной радиации как важнейшего фактора жизни растений в различных эколого-географических условиях.

Работа рассчитана на агрометеорологов, биогеографов, геофизиков (актинометристов), биологов и растениеводов, а также аспирантов и студентов университетов, сельскохозяйственных и агрометеорологических институтов.

The publication contains some information about the role of solar energy in photosynthesis, photomorphogenesis, growth and other vital activities of green plants. Solar radiation is discussed with respect to its strength, spectrum lines in ultraviolet, visual and infrared, and variations of the spectrum lines during the day at different latitudes.

The publication is intended for agricultural meteorologists, biological geographers, geophysicists (actinometric specialists), biologists and plant growers, and also for postgraduates and students of universities, agricultural and hydrometeorological institutes.

Солнце и жизнь — эти два представления человек привык связывать, сопоставлять, как только стал осмысленно озирается на окружающий мир и на самого себя.

К. А. Тимирязев

Солнце своим лучистым светом дает жизнь.

Надпись на храме богини Дианы в Эфесе

ВВЕДЕНИЕ

Одними из основных проблем, стоящих перед человечеством, являются проблемы энергетики и пищевых ресурсов.

Решение первой из них связывается с достижениями технических наук — использованием энергии атома, гидроресурсов рек, морей и океанов, теплоресурсов недр нашей планеты (подземные моря с горячей водой), превращением солнечной радиации в тепловую и электрическую энергию, управлением термоядерными реакциями.

Однако до сих пор основным источником энергии для человечества было зеленое растение, поглощающее и консервирующее солнечные лучи в виде угля, нефти, газа, торфа, запасы которых и поныне являются кладовой Солнца.

В недрах Земли лежит, по последним данным, более 10^{13} т топлива — при нынешнем уровне потребления энергии этих запасов хватит на тысячу лет.

В то же время зеленое растение, поглощающее даровую солнечную радиацию и создающее с ее помощью в процессе фотосинтеза из простых веществ (углекислого газа атмосферы, воды и минеральных веществ из почвы) богатые энергией сложные и разнообразные органические соединения, является единственным первоисточником пищевых ресурсов (белков, углеводов, сахаров, жиров, витаминов) для всех живых организмов на земле. Растение — источник разнообразнейших веществ: пищевых продуктов, лекарственных, технических (красители, строительные материалы и т. д.); растение очи-

щает атмосферу от углекислого газа и создает голубой океан живительного кислорода.

Увеличение пищевых ресурсов зависит от того, насколько полным будет поглощение и максимальным использование солнечной радиации зеленым растением. Еще в конце XIX века К. А. Тимирязев писал, что солнечный луч «...не утилизированный в данный момент, он утрачивается уже безвозвратно. Тогда станет понятно, что каждый луч Солнца, не уловленный нами, а бесплодно отразившийся назад в мировое пространство, — кусок хлеба, вырванный изо рта отдаленного потомка, а вместе с тем станет понятно, что владение землей не право только или привилегия, а тяжелая обязанность, грозящая ответственностью перед судом потомства» (Избр. соч., т. 1, стр. 139).

Проблема увеличения количества образуемого растением органического вещества решается различными путями — расширением площадей, занятых сельскохозяйственными культурами и древесными насаждениями, повышением продуктивности и улучшением качества растений, а также созданием оптимальных условий для жизнедеятельности растений.

Однако для того чтобы человек мог управлять явлениями жизнедеятельности (фотосинтезом, скоростью роста, распределением образуемых продуктов в оптимальном соотношении между листьями, стеблями, колосом или клубнями), они должны быть изучены достаточно полно.

Растение, его жизнь, в значительной степени зависит от условий среды: климата, радиационного, теплового, водного режимов, наличия минеральных веществ и т. д.

Значение тепла и влаги изучено сравнительно полно как биологами, так и агроклиматологами.

Исследования растений, среды и взаимосвязи между ними выявили ряд подходов, уже сейчас позволяющих регулировать рост растений, устойчивость их к засухе и избыточному увлажнению, жаре и морозам.

Что же касается наиболее важного фактора как климатических и погодных явлений, так и жизнедеятельности растений — солнечной радиации, то ему до недавнего времени уделяли недостаточное внимание, по-

скольку считали, что радиация не поддается какому-либо воздействию, при этом забывали, что само растение может в разной степени использовать лучи Солнца.

Между тем уже в начале нашего века К. А. Тимирязев, подчеркивая важность комплексного изучения растения и среды, неоднократно говорил, что «одна из интереснейших задач, которую может представить физиология, с одной стороны, климатология — с другой, заключается в том, чтобы найти количественное выражение для отношения между количеством лучистой энергии, посылаемой Солнцем на известную площадь, и интенсивностью растительного процесса...», подчеркивая при этом, что «потребуется еще много труда и времени, а главное, потребуется совместное участие научных сил. Только тогда, когда этим вопросом будут, если не заниматься, то, по крайней мере, интересоваться и физики, и химики, и метеорологи, только тогда он подвинется вперед» (Избр. соч., 1948, стр. 271, 275).

В настоящее время в физиологии растений и смежных с ней областях накоплен огромный, увеличивающийся с каждым годом материал, в том числе по влиянию лучистой энергии (интенсивности, спектрального состава) на различные стороны жизнедеятельности растений.

В то же время быстрое развитие геофизики и ее разделов — физики атмосферы, актинометрии, метеорологии, широко использующих технические средства эксперимента, включая ракеты и спутники, позволяет детально исследовать радиационный режим нашей планеты, использовать эти достижения для развития смежных наук.

В последние годы началось плодотворное сближение актинометрии, метеорологии, агрометеорологии и биологии, в частности в изучении радиационного режима и явлений фотосинтеза. Под руководством А. А. Ничипоревича (Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР) начаты были комплексные исследования проблемы фотосинтеза, которые ныне широко разрабатываются рядом учреждений — Главной геофизической обсерваторией им. А. И. Воейкова, сектором физики атмосферы Института физики и астрономии АН Эстонской ССР, Институтом географии АН СССР, многими кафедрами и лабораториями сельскохозяй-

ственных, биологических, географических вузов.¹ Вместе с тем с каждым годом становится яснее, что значение лучистой энергии для растений еще далеко не изучено и необходимы дальнейшие планомерные исследования. При этом прежде всего следует представить себе, насколько свойства и реакции растений связаны с лучистой энергией, в какой степени лабильны они и подвержены воздействию лучей Солнца и каковы способности регулирования этих свойств. Недостаточная изученность взаимосвязей нередко приводит к тому, что биологи, биогеографы и экологи недооценивают роль радиационного режима, а агрометеорологи и актинометристы — значение влияния лучистой энергии (ее интенсивности, длительности действия, спектрального состава) для фотосинтеза, роста, формирования органов и развития растений в ходе онтогенеза.

В настоящей работе излагаются некоторые общие сведения о влиянии лучистой энергии на ряд биологических процессов и свойств растения, отражающих элементы приспособлений, выработанных в результате длительной эволюции при действии солнечной радиации.

В первой главе рассматриваются реакции растения на лучистую энергию, исследованные в лабораторных условиях, где экспериментатор строго контролирует тепловой режим, свет; в третьей главе рассматриваются эти же свойства и реакции в связи с реальными радиационными режимами естественных условий, характеристика которых (солнечное излучение, прямая, рассеянная радиация и т. д.) приведена во второй главе.

Эта работа не претендует на всестороннее рассмотрение темы (она не может быть охвачена объемом данной книги) и не дает полного изложения имеющихся в литературе материалов, в связи с чем многие приводимые сведения (см. список литературы) могут служить скорее иллюстрациями, чем обзором; точно так же мы не можем дать полного изложения проблемы, далеко еще не

исчерпавшей себя в биологическом, биоактинометрическом и физическом эксперименте, в силу чего некоторые вопросы, предлагаемые вниманию читателя, высказываются в порядке гипотезы.

Автор выражает искреннюю признательность Н. П. Воскресенской, К. Я. Кондратьеву, А. Ф. Клешнину, Ф. М. Куперман, Х. А. Молдау, А. А. Ничипоровичу, Ю. К. Россу, Е. М. Фейгельсон, Х. Г. Тоомингу, С. Н. Чморе, прочитавшим рукопись или отдельные ее разделы и сделавшим ряд ценных критических замечаний.

¹ Задачи и принципы исследований, как и уже полученные результаты, изложены в ряде работ: Ничипорович, 1956; Ничипорович, Чмора и др., 1961; Сборники «Фотосинтез и вопросы продуктивности растений», 1963; «Вопросы радиационного режима растительного покрова», 1965; «Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности», 1966; Будыко, 1956; Будыко, Гандин, 1964—1966; и др.

ЛУЧИСТАЯ ЭНЕРГИЯ

§ 1. ЛУЧИСТАЯ ЭНЕРГИЯ И ОПТИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА
ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ

1. Лучистая энергия

Лучистая энергия — энергия электромагнитных колебаний — характеризуется амплитудой (A), длиной волны (λ), скоростью распространения (c), периодом (T) и частотой (ν).

Между скоростью распространения, длиной волны и частотой имеется соотношение

$$c = \nu\lambda, \quad (1)$$

причем c есть величина постоянная, равная 300 000 км/сек, а длина волны и частота меняются от нуля до бесконечности.

Лучистая энергия излучается и распространяется, согласно квантовым представлениям, в виде отдельных порций — квантов или фотонов, энергия которых определяется длиной волны или частотой:

$$E_q = h\nu = \frac{hc}{\lambda}, \quad (2)$$

где h — постоянная Планка, равная $6,55 \cdot 10^{-27}$ эрг/сек. Энергия кванта равна

$$E_q = 6,55 \cdot 10^{-27} \nu = 1,965 \cdot 10^{-16} \frac{1}{\lambda}. \quad (3)$$

Обычно энергия кванта дается не в эргах или калориях, а в так называемых электронвольтах (эв), откуда

$$1 \text{ эв} = 1,591 \cdot 10^{-12} \text{ эрг} = 3,804 \cdot 10^{-24} \text{ г} \cdot \text{кал}.$$

В единице энергии с увеличением длины волны число квантов возрастает.

Характеристика электромагнитных колебаний для интервала длин волн 300—800 мкм представлена в табл. 1.

Таблица 1

Характеристика электромагнитных колебаний

Длина волны, ммк	Частота колебаний, 10^{-14} гц	Энергия кванта, эв	Число квантов в 1 эрге, 10^{-10}
< 300	9,99	> 4,11	< 15
300—400	9,99—7,49	4,11—3,08	15—20
400—440	7,49—6,80	3,08—2,80	20—23
440—490	6,80—6,12	2,80—2,52	23—25
490—565	6,12—5,30	2,52—2,18	25—29
565—595	5,30—5,04	2,18—2,08	29—30
595—620	5,04—4,84	2,08—2,02	30—32
620—800	4,84—3,74	2,02—1,54	32—41
> 800	< 3,74	< 1,54	> 41

Согласно основному закону фотохимии — закону Гроттгуса, любой фотохимический процесс совершается под действием тех лучей, которые поглощаются веществом. Для каждого элементарного фотохимического акта необходимо поглощение каждой реагирующей молекулой или атомом одного кванта. Количество энергии, необходимое для превращения одной грамм-молекулы вещества, определяется уравнением

$$E_m = N h \nu = \frac{N h c}{\lambda}, \quad (4)$$

где N — число Авогадро, равное

$$N = 6,061 \cdot 10^{23} \text{ моль}^{-1}.$$

Энергия грамм-молярного числа квантов, получившая наименование эйнштейна, определяется частотой колебаний или длиной волны

$$E_m = 3,969 \cdot 10^{-8} \nu = 1,191 \cdot 10^8 \frac{1}{\lambda}. \quad (5)$$

Фотохимический акт происходит лишь тогда, когда энергия поглощаемого кванта больше определенного

значения q , характеризующего данный фотохимический процесс:

$$h\nu \geq q. \quad (6)$$

Молекула и атом при поглощении кванта меняют энергетический уровень и способны к дальнейшим превращениям (изомеризации, соединению с другими молекулами, передаче энергии другой молекуле и т. д.), однако если энергия кванта намного превышает величину q , то часть энергии излучается в виде тепла или путем флуоресценции.

Любой фотохимический процесс, в какой бы области спектра он ни совершался, идет тем быстрее, чем больше за единицу времени происходит элементарных фотохимических актов, при условии, что другие фотохимические и химические процессы, сопряженные с ним, не будут отвлекать энергию или тормозить ход реакции.

Единицы измерения лучистой энергии

Поток, излучаемый источником радиации (Солнцем), характеризуется распределением энергии излучения по длинам волн и интенсивностью.

Длины волн принято измерять в следующих единицах: микронах ($\mu\text{к}$), миллимикронах (ммк), ангстремах (Å)¹ (см. ГОСТ 7601—55).

Весь электромагнитный спектр делят на ряд областей. Область спектра с длинами волн меньше $0,4 \mu\text{к}$ называют ультрафиолетовой, при этом различают близкую ультрафиолетовую область ($0,4—0,3 \mu\text{к}$), далекую ($0,3—0,2 \mu\text{к}$) и область вакуумного ультрафиолета (меньше $0,2 \mu\text{к}$).

Видимая область спектра занимает диапазон $400—750 \text{ммк}$. Излучения различных длин волн видимого спектра воспринимаются глазом как разные цветовые ощущения. Основным цветам соответствуют следующие диапазоны длин волн: фиолетовому $390—455 \text{ммк}$, си-

¹ С введением в СССР в 1963 г. Международной системы единиц измерений «СИ» вместо микрона применяется микрометр, а вместо миллимикрона — нанометр. Соотношения между ними приведены в табл. 2.

нему $455—485 \text{ммк}$, голубому $485—505 \text{ммк}$, зеленому $505—550 \text{ммк}$, желто-зеленому $550—575 \text{ммк}$, желтому $575—585 \text{ммк}$, оранжевому $585—620 \text{ммк}$, красному $620—760 \text{ммк}$. В пределах красных лучей одни обозначаются как красные ($620—700 \text{ммк}$), другие — как дальние красные ($700—760 \text{ммк}$). В физиологии растений обычно под синими понимают лучи с длинами волн $400—500 \text{ммк}$, под желто-зелеными — $500—600 \text{ммк}$, оранжево-красные — $600—700 \text{ммк}$ и дальние красные — $700—760 \text{ммк}$.

Излучение более длинных волн ($>760—800 \text{ммк}$) относят к инфракрасной (ИК) области спектра. В биологии и физиологии, в частности, ИК область разделяют на ближнюю ($760—1100 \text{ммк}$) — излучение, не поглощаемое водой, и далекую ($>1,1 \text{мк}$).

В целом же границы участков весьма условны.

Таблица 2

Соотношения между единицами длин волн (Рвачев, 1966)

Единица	μ	см	мм	ммк ($\mu\text{к}$)	нм (ммк)	Å
1 μ	1	10^2	10^3	10^6	10^9	10^{10}
1 см	10^{-2}	1	10	10^4	10^7	10^8
1 мм	10^{-3}	10^{-1}	1	10^3	10^6	10^7
1 ммк ($\mu\text{к}$)	10^{-6}	10^{-4}	10^{-3}	1	10^3	10^4
1 нм (ммк)	10^{-9}	10^{-7}	10^{-6}	10^{-3}	1	10
1 Å	10^{-10}	10^{-8}	10^{-7}	10^{-4}	10^{-1}	1

Энергетическими единицами измерения лучистой энергии являются джоуль, эрг, калория и электрон-вольт, соотношения между ними следующие:

$$1 \text{ эрг} = 10^{-7} \text{ дж} = 2,39 \cdot 10^{-8} \text{ кал} = 6,29 \cdot 10^{11} \text{ эв}$$

$$1 \text{ дж} = 10^7 \text{ эрг} = 0,239 \text{ кал} = 6,29 \cdot 10^{18} \text{ эв}$$

$$1 \text{ кал} = 4,19 \text{ дж} = 4,19 \cdot 10^7 \text{ эрг} = 2,64 \cdot 10^{19} \text{ эв}$$

$$1 \text{ эв} = 1,59 \cdot 10^{-12} \text{ эрг} = 1,59 \cdot 10^{19} \text{ дж} = 0,38 \cdot 10^{-19} \text{ кал}$$

Основной количественной характеристикой излучения служит лучистый поток Φ , под которым понимают количество лучистой энергии, проходящей в единицу времени через определенную поверхность. Соотношения единиц лучистого потока приведены в табл. 3.

Излучение всех длин волн составляет интегральный

Таблица 3

Соотношения единиц лучистого потока (Рвачев, 1966)

Единица	вт	эрг/мин	эрг/сек
вт	1	$6 \cdot 10^8$	10^7
эрг/мин	$1,67 \cdot 10^{-9}$	1	$1,67 \cdot 10^{-2}$
эрг/сек	10^{-7}	60	1
кал/мин	$6,97 \cdot 10^{-2}$	$4,18 \cdot 10^7$	$6,97 \cdot 10^5$
кал/сек	4,18	$2,51 \cdot 10^9$	$4,18 \cdot 10^7$
ккал/час	1,16	$6,97 \cdot 10^8$	$1,16 \cdot 10^7$

Единица	кал/мин	кал/сек	ккал/час
вт	14,3	0,239	0,860
эрг/мин	$2,39 \cdot 10^{-8}$	$3,99 \cdot 10^{-10}$	$1,43 \cdot 10^{-9}$
эрг/сек	$1,43 \cdot 10^{-6}$	$2,39 \cdot 10^{-8}$	$8,6 \cdot 10^{-8}$
кал/мин	1	$1,67 \cdot 10^{-2}$	$6 \cdot 10^{-2}$
кал/сек	60	1	3,6
ккал/час	16,7	0,278	1

лучистый поток; излучение в пределах 400—750 мкм составляет поток видимой радиации.

Количественной характеристикой поля излучения является интенсивность излучения I , которое представляет собой лучистый поток Φ , проходящий за единицу времени через единичную площадку, расположенную перпендикулярно к направлению пучка лучей. В системе «СИ» единицей измерения является 1 вт/м^2 . В физиологии растений и актинометрии обычно применяются и другие единицы: вт/см^2 , мквт/см^2 , $\text{эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$, $\text{кал/см}^2 \cdot \text{мин}$ и т. д. Соотношения между ними приведены в табл. 4.

Распределение энергии в спектре излучения источника характеризует спектральная интенсивность I_λ , выражаемая в $\text{эрг/см}^2 \cdot \text{сек} \cdot \text{ммк}$, $\text{вт/см}^2 \cdot \text{А}$ или $\text{кал/см}^2 \cdot \text{сек} \cdot \text{мк}$ и т. д.

Распределение интенсивности радиации в спектрах Солнца и других источников представляют графически в виде кривых спектрального распределения энергии (чаще всего как зависимость излучаемой энергии от длины волны).

Таблица 4

Соотношения между единицами интенсивности излучения (облученности) (Рвачев, 1966)

Единица	вт/м ²	мвт/см ²	эрг/см ² · мин	эрг/см ² · сек
вт/м ²	1	0,1	$6 \cdot 10^4$	10^3
мвт/см ²	10	1	$6 \cdot 10^5$	10^4
эрг/см ² · мин	$1,67 \cdot 10^{-5}$	$1,67 \cdot 10^{-6}$	1	$1,67 \cdot 10^{-2}$
эрг/см ² · сек	10^{-3}	10^{-4}	60	1
кал/см ² · мин	697	69,7	$4,18 \cdot 10^7$	$6,97 \cdot 10^5$
кал/см ² · сек	$4,18 \cdot 10^4$	$4,18 \cdot 10^3$	$2,51 \cdot 10^9$	$4,18 \cdot 10^7$
ккал/м ² · час	1,16	0,116	$6,97 \cdot 10^4$	$1,16 \cdot 10^3$

Единица	кал/см ² · мин	кал/см ² · сек	ккал/м ² · час
вт/м ²	$1,43 \cdot 10^{-3}$	$2,39 \cdot 10^{-5}$	0,86
мвт/см ²	$1,43 \cdot 10^{-2}$	$2,39 \cdot 10^{-4}$	8,6
эрг/см ² · мин	$2,39 \cdot 10^{-8}$	$3,99 \cdot 10^{-10}$	$1,43 \cdot 10^{-5}$
эрг/см ² · сек	$1,43 \cdot 10^{-6}$	$2,39 \cdot 10^{-8}$	$8,6 \cdot 10^{-4}$
кал/см ² · мин	1	$1,67 \cdot 10^{-2}$	600
кал/см ² · сек	60	1	$3,6 \cdot 10^4$
ккал/м ² · час	$1,67 \cdot 10^{-3}$	$2,78 \cdot 10^{-5}$	1

Важным является понятие «количество облучения», которое определяется произведением облученности (интенсивности) на время ее действия. Количество радиации — это лучистая энергия, приходящая на единицу площади облучаемой поверхности за время действия излучения. Единицы измерения и соотношения между ними приведены в табл. 5.

Наряду с энергетическими характеристиками излучения в биологической литературе часто применяются их фотометрические аналоги — световой поток, освещенность. Соотношения между ними приведены в работах Клешина (1954), Шульгина (1962), Рвачева (1966) и др. В частности, люкс (единица освещенности) примерно соответствует 5—6 $\text{эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$ для прямой солнечной радиации и 6—6,5 $\text{эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$ — для рассеянной.

Таблица 5

Количество облучения (доза) (Рвачев, 1967)

	вт · ч/м ²	вт · мин/м ²	вт · сек/см ²
вт · ч/м ²	1	60	0,36
вт · мин/м ²	$1,67 \cdot 10^{-2}$	1	$6 \cdot 10^{-3}$
вт · сек/см ²	2,78	$1,67 \cdot 10^2$	1
эрг/см ²	$2,78 \cdot 10^{-7}$	$1,67 \cdot 10^{-5}$	10^{-7}
кал/см ²	11,6	697	4,18
ккал/м ²	1,16	69,7	$4,18 \cdot 10^{-1}$

	эрг/см ²	кал/см ²	ккал/м ²
вт · ч/м ²	$3,6 \cdot 10^5$	$8,6 \cdot 10^{-2}$	0,86
вт · мин/м ²	$6 \cdot 10^4$	$1,43 \cdot 10^{-3}$	$1,43 \cdot 10^{-2}$
вт · сек/см ²	10^7	$2,39 \cdot 10^{-1}$	2,39
эрг/см ²	1	$2,39 \cdot 10^{-8}$	$2,39 \cdot 10^{-7}$
кал/см ²	$4,18 \cdot 10^7$	1	10
ккал/м ²	$4,18 \cdot 10^6$	0,1	1

2. Оптические свойства растений

Подобно тому как корни являются органом, посредством которого растения получают из почвы воду и минеральные вещества, зеленый лист является органом восприятия лучистой энергии. В листе начинаются и совершаются важнейшие процессы, обусловленные действием лучистой энергии. Именно зеленый лист, содержащий пигменты, обеспечивает растение энергией. С энергетической точки зрения растение — это лист.

Поглощение лучистой энергии

Лучистая энергия, падающая на лист, частично поглощается, а частично отражается и пропускается тканями листа.

Этот процесс выражается формулой

$$Q = R + T + A, \quad (7)$$

где Q — количество падающей радиации, а R , T , A — соответственно отраженная, пропущенная и поглощенная радиация, выраженная в процентах от падающей радиации.

Лист поглощает в области ультрафиолетовых, видимых и инфракрасных лучей.

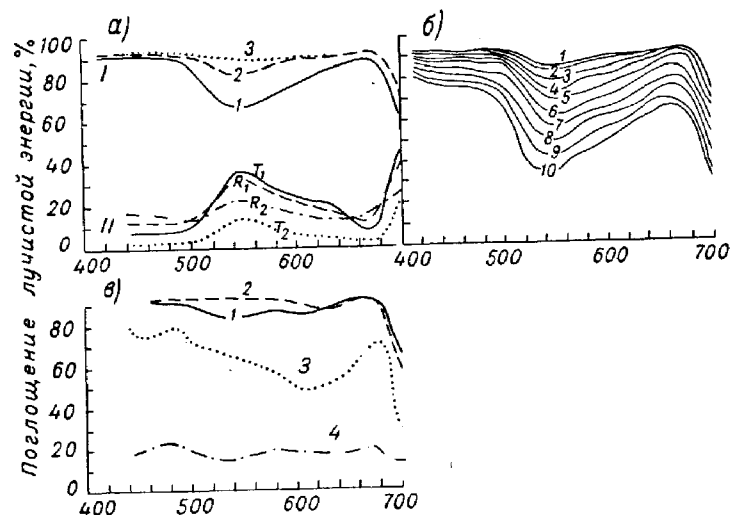


Рис. 1. Оптические свойства листьев растений.

- а) поглощение (I), отражение и пропускание (II) лучистой энергии.
 1 — мезофиты, 2 — ксерофиты и растения с ксероморфными листьями, 3 — суккуленты.
 б) диапазон видовых изменений поглощения лучистой энергии:
 1—6 — световые листья; 7—10 — затененные и листья с небольшим содержанием хлорофилла.
 в) 1 — красные листья с равномерным распределением антоцианов; 2 — листья с антоцианами в нижнем эпидермисе; 3 — розовый лист; 4 — белый лист.

Ультрафиолетовые лучи поглощаются листом почти полностью (90—99%), что обусловлено свойством вещества протоплазмы и клеточных оболочек (белков, жиров, углеводов и их производных). В области менее 300 мкм УФ радиация действует губительно на организмы и не имеет физиологического значения. Видовые и морфофизиологические особенности листьев, по существу, почти не влияют на коэффициенты поглощения ультрафиолетовой радиации.

В видимой области спектра (380—760 *мкм*) лист поглощает в основном сине-фиолетовые и оранжево-красные лучи (до 80—95%). Между этими двумя максимумами поглощения имеется минимум, приходящийся на желто-зеленые лучи (500—580 *мкм*), где поглощение в зависимости от особенностей листа колеблется от 60 до 75%, а у некоторых форм листьев (кожистых плотных листьев ксерофитов и вечнозеленых растений, суккулентов, листьев с красно-фиолетовой окраской за счет антоцианов и флавоноидов и т. д.) достигает в общем тех же значений, что и для синих и красных лучей (рис. 1); у листьев водных и теневых растений поглощение в этой области может уменьшаться до 30—50%.

Поглощение длин волн начиная с 690 *мкм* резко уменьшается и достигает к 740—750 *мкм* 5—15%; у некоторых растений (в зависимости от типа листьев, условий обитания и т. д.) оно составляет до 20—30%.

Поглощение лучистой энергии вновь возрастает примерно с 1100—1200 *мкм*, достигает к 2—3 *мкм* 80—90% и, вероятно, сохраняется на том же уровне с увеличением длины волны.¹ Оно обусловлено водой, находящейся в тканях листа, а также органическим веществом, поглощающим радиацию порядка 5—7 *мкм* и более. Инфракрасные лучи, по-видимому, оказывают в основном тепловое действие.

В результате систематического исследования спектральных свойств листьев растений более чем 800 видов, относящихся к различным группам и обитающих в самых различных условиях, было установлено, что поглощение лучистой энергии для зеленых листьев выражается однотипными кривыми, хотя оно может и варьировать (Зейбольд и Эгле, Мосс, Лумис, Шульгин, Тооминг, Дадыкин, Шахов, Алексеев, Тагеева и Брандт, Гиллер, Молдау, Рвачев, Рабидо и др., Гейтс и др. и т. д.).

Поглощение в области максимумов (400—480 и 620—680 *мкм*) изменяется меньше, а в области минимумов (520—580 и 720—800 *мкм*) больше (рис. 1). В самом общем виде можно указать, что поглощение лучистой

¹ Оптические свойства в области > 1 *мкм* изучены мало; экспериментальные данные ограничены несколькими кривыми (см., например, Гейтс и др., 1965).

энергии листьями в видимой области возрастает при переходе от северных форм растений к южным, от затененных к хорошо освещаемым, от долинных к высокогорным, от травянистых к древесным, а также с их возрастом.

Минимальные значения отражения и пропускания лучистой энергии зеленым листом наблюдаются в областях 300—480 и 630—680 *мкм* и значительно больше в желто-зеленых и инфракрасных (700—1100 *мкм*) лучах (рис. 1). Хотя мы и не рассматриваем здесь эти свойства листа, следует указать, что они представляют большой интерес для понимания радиационного режима в ассоциациях растений.

Селективное поглощение лучистой энергии, а также количественная характеристика этого процесса обусловлены свойствами листа.

3. Лист как оптическая система

Поглощение лучистой энергии в листе — чрезвычайно сложное и гетерогенное по свойствам и строению органе — зависит от многих причин. Как уже упоминалось, поглощение в коротковолновой области обусловлено веществами клеточных оболочек и протоплазмы, ферментами, большим набором желтых и зеленых пигментов (флавоны, каротиноиды, хлорофиллы), спектры поглощения которых в области 300—480 *мкм* перекрывают друг друга, обуславливая в целом практически неселективное поглощение. Поглощение оранжево-красных лучей у зеленых листьев (630 *мкм* и более) совершается почти исключительно длинноволновыми максимумами хлорофиллов *a* и *b*; у белых листьев в этой области оно не превышает 10—20%.

Значительное поглощение энергии в желто-зеленых лучах, где хлорофилл и каротиноиды имеют небольшую оптическую плотность, объясняется эффектом многократного рассеяния, влияние которого легко наблюдать, если ввести в межклетники листа вместо воздуха воду. Устранение дополнительных поверхностей раздела сред приводит к значительному уменьшению спектральных коэффициентов поглощения.

Итак, поглощение в области 300—700 *мкм* опреде-

ляется в основном содержанием пигментов — фоторецепторов, толщиной листовой пластинки и ее анатомической структурой (числом и размером клеток, числом и размером пластид в клетке), содержанием сухого (органического) вещества на единицу поверхности.

Содержание хлорофилла, обуславливающего зеленый цвет листьев, колеблется от 0,7 до 8,0 мг на один квадратный дециметр площади листа.¹ Оно неодинаково у растений разных экотипов и видов в различных условиях их обитания, зависит от возраста листьев, их ярусного положения, фазы развития, этапов органогенеза и т. д.² В среднем для большинства видов содержание хлорофилла составляет 2,0—3,0 мг/дм², а соотношение между хлорофиллом *a* и *b* равняется 3 : 1, варьируя в пределах от 1 до 5. Изменение соотношения *a* : *b* прежде всего обусловлено изменением содержания пигментов в хлорофилле *a*. Так, Зейбольд и Эгле приводят следующие средние значения *a* : *b* для разных типов растений в зависимости от характера освещения местобитания: для погруженных в воду растений отношение равно 2,27, для растений под пологом леса — 2,60, для светолюбивых сухопутных видов — 4,36, для альпийских растений — 5,50. Содержание желтых пигментов, как правило, коррелирует с количеством зеленых и в среднем составляет одну треть последних.

Количество хлоропластов варьирует в клетке от одного (у ряда водорослей) до 30—40, в среднем оно равно 20—30 штукам (Вечер, 1961).

Исследования также показали³, что, например, толщина листа колеблется от 100 до 3000 мк, хотя для большинства видов находится в интервале 150—300 мк; поверхностная масса — вес единицы площади сырого листа — максимальна у суккулентов (порядка 200 мг/см²) и минимальна у типичных мезофильных листьев (в среднем 20—30 мг/см²).

¹ При сопоставлении количества пигментов с поглощением лучистой энергии физический, а следовательно, и физиологический смысл имеет лишь выражение их содержания на единицу поверхности листа.

² См. Гюббенет (1951); Годнев (1964), библиографический указатель «Фотосинтез» (1961) и др.

³ Клешнин, 1960; Шульгин, 1960, 1963.

Исследования коррелятивных связей между параметрами, определяющими лист как оптическую систему, и поглощающей способностью листьев (рис. 2) свидетельствуют о том, что поглощение, возрастая с увеличением толщины листа, числа клеток и пластид, содержания хлорофилла и т. д., достигает максимальных значений не при наибольших величинах (например, содержания хлорофилла), а при тех, которые характерны для большинства видов и тем самым, вероятно, являются оптимальными.

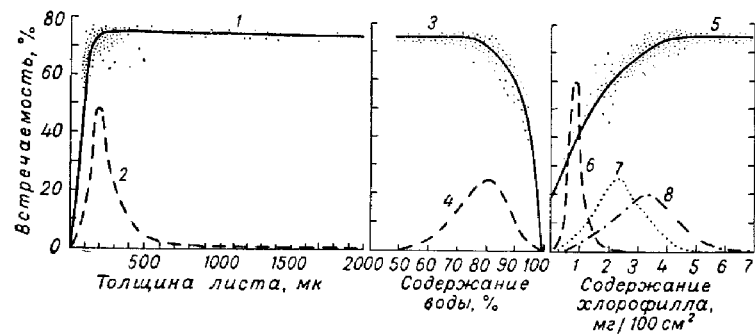


Рис. 2. Зависимость поглощения лучистой энергии (550 мμ) от толщины листа (1), содержания воды (3) и хлорофилла *a* + *b* (5).

Кривые 2, 4, 6—8 показывают распределение видов растений по толщине листа (2), содержанию воды (4), содержанию хлорофилла (6), *a* (7) и *a* + *b* (8).

В результате экспериментальных и расчетных исследований было установлено, что суммарное поглощение видимой радиации в области 400—720 мμ составляет в среднем для нормальных зеленых листьев 75—85%. Оно меньше у мезофитов (75—78%), возрастает у растений с ксероморфными листьями (82—86%) и достигает максимальных значений у суккулентов (86—88%) и растений, листья которых окрашены антоцианами (90—92%). Поскольку в течение дня листья как оптическая система мало изменяются, то при любой высоте Солнца они поглощают (в процентном отношении) практически одинаково (Шульгин, 1963), почти независимо от распределения энергии в солнечном спектре.

Поглощение суммарной радиации «средним» листом составляет 79,5%.

Высота Солнца, град	11,3	19,0	30,0	65,0	90,0
Поглощение, %	78,5	80,0	81,0	79,5	—

Вариации в коэффициентах поглощения суммарной солнечной радиации в основном обусловлены изменениями и различиями оптических свойств листьев.

Интегральное поглощение складывается из поглощения ультрафиолетовой, видимой и инфракрасной солнечной радиации. Забегая вперед, укажем, что доля ультрафиолетовых лучей обычно не превышает 3—5%, на видимую область приходится около 35—48%, а остальное — на инфракрасную область. Поскольку доля ультрафиолетовых лучей невелика, поглощение в этой области сказывается мало на интегральном поглощении, которое сосредоточено в диапазонах 400—720 и > 1100 мкм.

В среднем интегральное поглощение солнечной радиации составляет 40—55%, хотя в ряде случаев может уменьшаться до 35—40% или возрастать до 50—60% (Калитин, 1947; Сидорин, 1952; Клешнин, 1960; Шульгин, 1963; и др.). Расчеты показали, что в этих случаях поглощение солнечной радиации в инфракрасной области (где поглощение обусловлено водой в тканях) невелико — порядка 5—20%. Различия, вероятно, связаны как со свойствами самого листа (содержанием воды и ее состоянием), так и со свойствами атмосферы (содержанием воды и водяного пара).

Из сказанного следует, что основное энергетическое и физиологическое значение для растений имеет излучение в области 300—760 (800) мкм.

4. Поглощение солнечной радиации растениями в посеве

Посев культурных растений представляет собой сложную оптико-биологическую систему, в которой наиболее важными в оптическом отношении элементами являются листья, поглощающие солнечную радиацию. Как хлоропласт является поглощающей единицей в

листе, так же и лист является элементарной единицей в посеве.

Если принять за 100% падающий на единицу поверхности почвы (1 м² или 1 га) поток солнечной радиации, то с ростом растений и развитием листьев доля доходящей до земли радиации уменьшается, а поглощенной возрастает. При увеличении площади листьев до 30—40 тыс. м² на 1 га (листовой индекс $L = 3—4$) поглощается 70—80% видимой радиации, при дальнейшем возрастании индекса (до $L = 4—6$) значительного увеличения доли поглощенной радиации не происходит; поглощение достигает 75—85% (Ничипорович и др., 1961; Тооминг, 1962—1966, и др.). Основное поглощение солнечной радиации происходит в верхних слоях посева (Тооминг, 1965, 1966). Значения площади листьев (35—45 тыс. м²/га), при которых достигается почти максимальное поглощение, являются наилучшими для обеспечения оптимальной структуры посева (распределения биомассы по высоте и ее пространственной ориентации) с высокой продуктивностью (Ничипорович, 1955—1966).

Для фотосинтеза и продуктивности, таким образом, необходимо не только поглощать много радиации (это может быть достигнуто и моносоном горизонтально расположенных листьев при $L = 1$), но и использовать ее с наиболее высоким к. п. д. Это определяется распределением биомассы и ориентацией листьев, когда $L > 1$.

Реальные посевы в зависимости от почвенно-климатических условий, сроков сева, культуры и т. д. даже в период максимального развития листьев имеют как меньшие (10—20 тыс. м²/га), так и большие (50—70 тыс. м²/га) поверхности по сравнению с оптимальной. В последнем случае немаловажное значение имеет вопрос о пространственной ориентации листьев, так как чрезмерное загущение или сильное развитие листьев верхних ярусов хотя и не влияет на поглощение радиации посевом в целом, но создает неблагоприятные условия для фотосинтеза средних и нижних ярусов и в итоге приводит к вытягиванию растений и быстрому отмиранию нижних листьев.

Итак, поглощение лучистой энергии определяется оптическими свойствами структур в клетке, листом растения; отдельные листья создают в посеве, ценозе и

естественной ассоциации оптическую систему, способную поглощать радиацию на большей площади, чем они сами занимают.

Вопрос же о том, на какие процессы используется поглощенная радиация отдельных областей спектра, рассматривается в следующем параграфе.

§ 2. РАСТЕНИЕ И ЛУЧИСТАЯ ЭНЕРГИЯ

Лучистая энергия, падающая на растения и поглощаемая ими, совершает многообразную и сложную работу. Часть энергии идет на фотосинтез, запасается в виде химической энергии органических соединений и используется на связанные с ним разнообразные ростовые и формообразовательные процессы. Часть энергии, вызывая повышение температуры листа и парообразование воды, в основном расходуется на транспирацию, теплопередачу и другие тепловые процессы.

Энергетический баланс листа в условиях термодинамического равновесия, когда расход энергии равен ее приходу, может быть представлен уравнением

$$Q\alpha = Q_{\phi} + Q_{\tau} + Q_i + Q_n + \dots + Q_{n-1}, \quad (8)$$

где Q — интенсивность падающей на лист интегральной радиации, α — интегральное поглощение лучистой энергии листом, Q_{ϕ} , Q_{τ} , Q_i , Q_n и т. д. — энергия, идущая соответственно на фотосинтез, транспирацию, теплопередачу и т. д.

На фотосинтез расходуется около 1—5% падающей и примерно столько же поглощенной солнечной радиации; на другие процессы, помимо транспирации и теплопередачи, также идет не более 5%.

Если пренебречь в первом приближении всеми расходами, кроме Q_{τ} и Q_i , то уравнение (8) приобретет вид

$$Q\alpha = Q_{\tau} + Q_i. \quad (9)$$

В зависимости от реальных климатических и погодных условий, теплового и водного режимов почвы и воздуха, экологической принадлежности растений и т. д. соотношение между количествами энергии, идущей на теплопередачу и транспирацию, меняется от 5 до 95%

на первый процесс и от 95 до 5% на второй процесс, определяя тем самым тепловой режим листьев. В естественных условиях (в Крыму) на транспирацию расходуется в среднем около 70%.

Измерения температурного градиента, проведенные различными исследователями (Уизроу, Карманов, Клешинин, Шульгин, Сирвидас и др.), показали, что под лампами накаливания градиент в зависимости от интенсивности радиации может достигать 18—25°; величина градиента зависит также от интенсивности испарения (т. е. от водного режима), коэффициента поглощения, а также от экологической принадлежности растений и других факторов.

В естественных условиях температурный градиент (Δt) при хорошем водоснабжении невелик и колеблется от —3 до +5°; при сильной инсоляции в засушливых условиях он возрастает до 5—10°, что зачастую ведет к перегреву. В то же время в литературе неоднократно отмечалось, что в условиях хорошего водоснабжения при большой инсоляции и высокой транспирации температура листьев была на 5—10° ниже температуры воздуха.

Таким образом, вся поглощенная энергия расходуется на фотохимические процессы (порядка 1—10%) и процессы, определяющие тепловой режим растений.

Разнообразие и взаимосвязанность факторов среды, постоянно меняющихся, различных в разных районах Земли и в отдельные сезоны года, осложняют исследование физиологических процессов, обусловленных радиацией. В то же время исследования в естественных условиях дают представление о совместном воздействии среды. Влияние радиации стало возможным исследовать в искусственных условиях, где экспериментатор задает растению те или иные режимы, изменяя при этом один из внешних факторов или их совокупность.

Более столетия отделяет нас от того времени, когда впервые (Фаминция, 1861 г.) была показана возможность роста растений не под обычными для них солнечными лучами, а при искусственном освещении. В последние годы применение различных по мощности и спектрам излучения ламп позволило установить, что рост и развитие растений может происходить нормально, если в спектре излучения будет радиация только в диапазоне 400—800 мкм, даже если полностью устранены ультра-

фиолетовые (<300 мкм) и инфракрасные (>800—1000 мкм) лучи.

В области примерно 300—760 (800) мкм совершаются фотохимические процессы. На этом основании в физиологии растений принято выделять физиологически активную область излучения—300—800 мкм, которую можно назвать физиологической радиацией. Выделение этой области обосновано, с одной стороны, спектрами поглощения лучистой энергии пигментами (Иванов, 1925), а с другой стороны, спектрами действия физиологических процессов (Клешнин, 1954, и др.). Спектром действия называется кривая, изображающая зависимость интенсивности процесса от длины волны падающего (или поглощенного) излучения.

Все важнейшие физиологические процессы— фотосинтез, синтез пигментов, фотопериодизм, движение пластид и органов растений (фототаксис, фототропизм), прорастание семян, образование продуктов—определяются в основном физиологической радиацией. Фотосинтез совершается в основном в области излучения 380—710 мкм, которое получило название фотосинтетически активной радиации (ФАР), тогда как другие фотобиологические процессы регулируются и более далекими (до 760—800 мкм) лучами. Физиологическое значение ультрафиолетовых лучей (300—380 мкм) и инфракрасных (>800 мкм) изучено еще недостаточно, хотя известно, что инфракрасные лучи (>1100 мкм), изменяя температуру растений и среды, влияют на рост, развитие и другие процессы.

Основное внимание в дальнейшем будет уделено влиянию физиологической радиации на ряд важнейших процессов, таких, как формирование листьев и их оптического аппарата, фотосинтез, рост и развитие растений, что, однако, далеко не исчерпывает всю совокупность процессов. Тепловой режим и его влияние в данной работе не рассматриваются.

Важнейшие схематические спектры действия физиологических процессов, обусловленные светом, приведены на рис. 3. Эти кривые могут служить скорее иллюстрацией, чем характеристикой фото процессов, поскольку они далеко не стабильные, особенно в количественном отношении: различаются для листьев разных ярусов, зависят от видовых и возрастных особенностей расте-

ний. В настоящее время спектры действия интенсивно изучаются.

Станции искусственного климата (фитотроны) позволяют создавать практически любые условия (жару и суровую зиму, насыщенный влагой воздух тропических лесов и суховеи степей и пустынь, «тьень» в лесу и слепящее полуденное солнце). Наряду со стандартными источниками радиации (различные типы ламп) исследо-

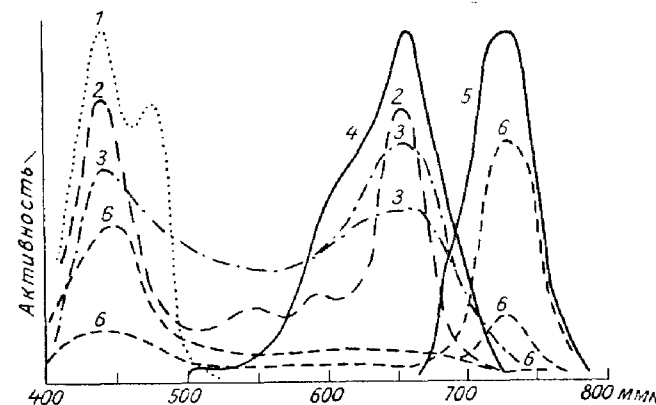


Рис. 3. Схематические спектры действия некоторых физиологических процессов.

1 — фототропизм; 2 — синтез хлорофилла, 3 — фотосинтез; 4 — фотоморфогенез («эффект красного света»), 5 — фотоморфогенез (явление антагонистического действия дальнего красного света после красного), 6 — фотоморфогенез (эффект синего и дальнего красного света, зависящий от длительности и интенсивности излучения).

ватели используют оптические приборы и светофильтры, с помощью которых получают излучение различной интенсивности и длительности в соответствующих участках физиологической радиации.

1. Формирование оптического аппарата растений

Рост растения начинается с момента прорастания семени, где уже сформированы миниатюрные корешок, стебелек, семядольные и зародышевые листья, для развития которых необходима лучистая энергия, так как в

Влияние света разных источников на образование хлорофилла в листьях пшеницы северного сорта Гарнет и южного сорта Пуза

Сорт	Интенсивность радиации в области 400—700 мкм (в 10^3 эрг)				
	10—12	25	50	100	200
	Лампы накаливания				
Гарнет	1,78	2,05	2,40	2,70	2,50
Пуза	1,68	2,10	2,20	2,45	2,50
	Ксеноновые лампы				
Гарнет	1,78	1,90	2,18	2,40	2,20
Пуза	1,80	2,15	2,60	2,92	3,24

темноте растение с одним — тремя почти белыми листочками погибает, когда запасы питательных веществ в семени бывают исчерпаны. У подавляющего большинства высших растений образование пигментов преимущественно происходит на свету. Для образования хлорофилла и зеленения листа достаточно очень короткого периода освещения (несколько секунд или минут), при этом наиболее активными являются оранжево-красные лучи (Уизроу, Вольф, Прайс, Вирджин, Клейн, Митракос, Лебедев, Литвиненко, и др.). Остальные участки спектра менее эффективны, особенно дальние красные лучи. Если же дальние красные лучи даются вслед за красным светом, то в этом случае они как бы «снимают» влияние красного света. При длительном (несколько часов) освещении образование хлорофилла идет и под действием сине-фиолетовых лучей.

При длительном облучении (при выращивании растений) неоднократно наблюдалось, что содержание хлорофилла при низких интенсивностях (10—20 тыс. $\text{эрг}/\text{см}^2 \cdot \text{сек}$) выше при красном, а при более высоких интенсивностях — и при синем свете, однако диапазон изменений различен у разных видов и зависит от состояния растений.

У некоторых видов растений образование хлорофилла при всех условиях идет быстрее при действии синего света; более того, при длительном облучении красным светом только первые листочки содержат хлорофилл, а последующие или не зеленеют, или зеленеет только часть пластинки листа. При добавлении синего света образование пигментов идет нормально.

В общем, все участки спектра в области 400—700 мкм эффективны для образования хлорофилла и отличаются лишь активностью, которая не всегда постоянна. Различия, наблюдаемые многими исследователями, облучавшими растения белым светом от разных источников, по-видимому, обусловлены разным соотношением радиации в синей и красной областях, хотя их совместное действие положительно влияет на накопление хлорофилла.

При увеличении интенсивности радиации (например, от ламп накаливания, для которых характерно преобладание красных лучей, и ксеноновых ламп, излучающих сравнительно больше сине-фиолетовых лучей) содержа-

ние хлорофилла возрастает, хотя и по-разному в зависимости от типа источника, вида и экотипа растений (табл. 6). Взятые нами северный и южный сорта пшеницы (Гарнет и Пуза) при 24-часовом фотопериоде имели при низких интенсивностях света ($15\,000 \text{ эрг}/\text{см}^2 \cdot \text{сек}$ в видимой области) примерно одинаковое содержание пигментов; при высоких интенсивностях южные формы имели больше хлорофилла под ксеноновой лампой, а северные — под лампами накаливания. При еще больших интенсивностях свет уже угнетал образование хлорофилла, особенно у северных форм.

В зависимости от эколого-физиологических особенностей растений для образования максимального количества пигментов необходима различная интенсивность лучистой энергии, светолюбивым и южным растениям нужна большая интенсивность, а тенелюбивым и северным — меньшая.

Независимо от интенсивности и спектрального состава света накопление хлорофилла у молодых (вегетирующих) растений возрастает с увеличением длины дня до 18—20 час (Чайлахян, Баврина, Фриенд, Шультгин, Ходоренко и др.). У взрослых растений зависимость содержания хлорофилла от спектрального состава света и длины дня оказывается зачастую более сложной, поскольку свет, влияя на скорость развития, определяет онтогенетическое состояние растений, в свою очередь влияющее на количество пигментов (Гюббенет, 1951;

Витковская, 1956; Шульгин, Куперман, Щербина, 1963; Баврина, 1965, и др.).

В зависимости от спектрального состава света и его интенсивности формируются пластиды: на синем свете число их меньше, размер каждой пластиды больше; сами клетки наименьшие при действии красного света, хотя число их на единицу поверхности листа больше (Клешнин, 1954; Кахнович, 1961; Осипова, 1965; Шульгин, Ходоренко, 1964; Бергфельд и др.). При высоких интенсивностях света соотношения могут быть и обратными.

Состояние хлоропластов и пигментов в них весьма лабильно — меняются размеры и структура хлоропласта (Олсон, 1962; Осипова, 1965, и др.), фотосинтетическая активность, положение в клетке, регулируемое в основном синим и красным светом (Хаупт, 1959). Так, в частности, при слабой интенсивности пластиды занимают переднюю стенку клетки, при высокой — боковые стенки.

Движение пластид и их ориентация в клетке могут рассматриваться не только как приспособительная или защитная реакция непосредственно реагирующих клеточных органоидов на действие лучистой энергии, но и как элемент регулирования светового режима в листе в целом для клеток разных слоев.

Лучистая энергия оказывает непосредственное влияние и на рост самого листа. Клешнин в монографии «Растение и свет» (1954), основываясь на литературных (Паркер, Хендрикс, Бортвик, Вент, 1949; Вент, 1941) и собственных данных, писал, что формирование листьев есть процесс, зависящий от лучистой энергии, особенно от оранжево-красных лучей. Он указал также, что для получения одинаковой листовой поверхности интенсивность сине-фиолетовых лучей должна быть примерно в два раза выше интенсивности красных.

Как на содержание хлорофилла, так и на рост листа свет не может влиять однозначно, тем более для разных видов растений. Известно, что при слабых интенсивностях красный свет наиболее активен, в то время как синий и зеленый мало эффективны, но в то же время некоторые растения имеют ненормально развитые листовые пластинки при выращивании в оранжево-красных лучах. Мята, картофель, томаты, как и многие другие виды, нуждаются в синем свете для нормального разви-

тия листьев. С увеличением интенсивности света рост листа (или образование новых листьев) усиливается, площадь его увеличивается, но при некотором пороговом значении потока размеры листовой пластинки даже уменьшаются, хотя толщина листа по-прежнему возрастает. Как правило, наибольший рост листьев в толщину имеет место при действии сине-фиолетовых лучей высокой интенсивности.

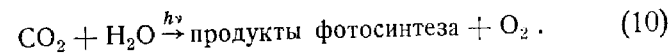
Наиболее развитые нормально сформированные листья наблюдаются при облучении растений белым светом, в котором есть синие, красные и другие лучи, действие которых взаимно дополняет друг друга. Для наилучшего использования растений радиации очень важно точно знать, при каком соотношении энергии отдельных областей спектра можно получить для той или иной интенсивности и для разных видов наиболее оптимальные по размерам, числу и структуре листья.

2. Фотосинтез и лучистая энергия

Фотосинтез — единственный процесс на Земле, связанный с запасанием энергии в виде энергии химических связей.

Фотосинтез (или, в более широком плане, фотосинтетическая деятельность растения и его листьев) изучается в различных аспектах; история изучения и достижения последних лет рассмотрены в работах Рабиновича (1950—1959), Ничипоровича (1955), Воскресенской (1965) и других ученых.

Процесс фотосинтеза¹ может быть описан формулой



Поглощение CO_2 с увеличением интенсивности лучистой энергии возрастает и при некоторых значениях потоков радиации выходит на плато, т. е. не увеличивается при увеличении интенсивности света. Кривые, выражающие эти зависимости, называют световыми кривыми. Детальный анализ световых кривых в зависимости от

¹ Фотосинтез изучается прежде всего на основании учета поглощения CO_2 (или выделения кислорода), хотя связь между последними процессами, вероятно, сложна и неоднозначна (Белл, 1965).

взаимодействия факторов, влияющих на фотосинтез (CO_2 , температура воздуха и листа и т. д.), проведен в работе Чмора (1967).

Значения интенсивности света, при которых процесс выходит на плато, и максимальные значения фотосинтеза (уровень плато по количеству поглощенной CO_2) весьма варьируют в зависимости от вида, условий обитания, соотношения энергии интенсивностей радиации в отдельных участках спектра и ряда других причин. Все вместе взятое и определяет самые различные вели-

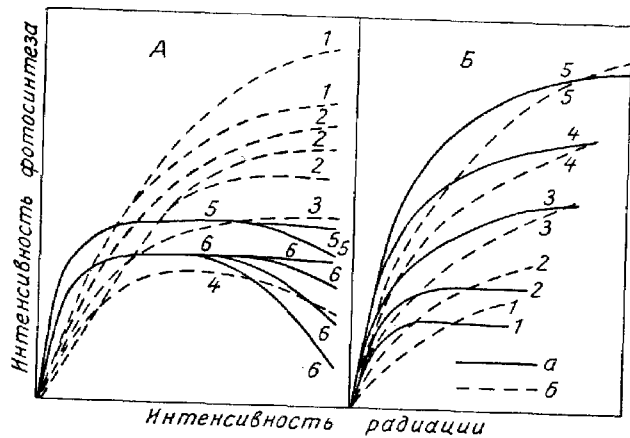


Рис. 4. Схематические световые кривые фотосинтеза. А — при освещении белым, Б — при освещении красным (а) и синим (б) светом.

чины фотосинтеза (рис. 4). Кривые 1—4 могут характеризовать фотосинтез листьев разных ярусов (от хорошо освещенных до затененных) растений, выросших при различной интенсивности света, а также изменения фотосинтеза в течение дня. Кривые 5 и 6 характеризуют тенелюбивые, а 1—3 — светолюбивые растения.

При очень высоких интенсивностях света (разных для разных видов и состояний растений) фотосинтез снижается или даже может быть подавлен.

Фотосинтез совершается различно в разных участках видимой области спектра. В ряде пока немногочисленных работ в основном были подтверждены данные

Тимирязева. Так, Гувер (1937), взяв для опыта листья пшеницы, выросшей под лампами накаливания при 16 000 лк, и определяя фотосинтез при 3000 лк, нашел, что фотосинтез осуществляется в пределах 370—750 мкк, спектр действия имеет два четких максимума, соответствующих максимумам поглощения света хлорофиллом — около 665 и 440 мкк, и минимум в зеленых лучах, где поглощение радиации мало.

В последующем Стой (1955), работавший с проростками пшеницы при интенсивностях 22 500 $\text{эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$ для синего и 14 600 $\text{эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$ для красного света, что соответствует равному числу квантов, также показал наличие двух максимумов и минимума в зеленых лучах.

Меньшая интенсивность фотосинтеза в синих лучах по сравнению с красными при равных интенсивностях света объясняется, во-первых, меньшим числом квантов в единице энергии синих лучей и, во-вторых, наличием ряда пигментов — фоторецепторов (помимо, вероятно, хлорофилла), поглощающих синие лучи (каротиноиды, флавины и др.). По мнению Стоя, Воскресенской и др., это явление может быть объяснено наличием ряда фоторецепторных систем (вероятно, флавопротеинов), отвлекающих часть энергии на другие процессы, и в частности на поглощение O_2 на свету («световое» дыхание). Как показано в опытах Воскресенской (1965), Гришиной (1966) и др., именно зеленые (или сине-зеленые) и дальние красные лучи наиболее стимулируют световое дыхание (поглощение O_2) — процесс, по знаку противоположный фотосинтезу.

В экспериментах Воскресенской и Гришиной одни растения (подсолнечник, кукуруза и т. д.) росли при обычном солнечном освещении, другие (плющ, бегония), плохо переносящие высокие интенсивности света, — при затенении. При учете фотосинтеза оказалось, что у растений первой группы он не вышел на плато и был выше при действии красного света. Вероятно, применяемые в опыте интенсивности синего и красного света (20—80 тыс. $\text{эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$) еще далеки от реальных, при которых растут и развиваются растения в природе. У второй же группы растений уже при 20—30 тыс. $\text{эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$ световые кривые фотосинтеза на красном свету имеют плато, продолжая возрастать на синем свету, где плато наблюдается лишь около 80—100 тыс. $\text{эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$.

Можно предполагать (рис. 4 Б), что большая интенсивность фотосинтеза в оранжево-красных лучах имеет место при не очень высоких значениях интенсивности радиации, в то время как при высоких значениях (значения низкой и высокой интенсивности различны для разных видов и экотипов) синий свет может быть более эффективным, особенно для растений, приспособленных к значительной инсоляции, несмотря на более низкую эффективность синих лучей, отмеченную ранее для слабого света.

Это означает, что для светолюбивых растений фотосинтез на синем свете может быть выше при значительных интенсивностях (120—200 тыс. $\text{эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$).

Разумеется, вряд ли можно ожидать, что подобная зависимость будет наблюдаться у всех светолюбивых видов растений, особенно выращиваемых при слабой интенсивности света, у разных листьев одного и того же растения, в разное время дня и т. д.

Особенно интересен вопрос о совместном действии света различных участков спектра, что, по существу, имеет место в естественных условиях, поскольку ряд фактов показывает, что прибавки синих лучей к красным увеличивает интенсивность фотосинтеза, а на смешанном свете он максимален, но количественные соотношения разных участков спектра и их действия пока еще мало изучены.

Из-за отсутствия мощных источников радиации, позволяющих получить поток порядка 100—200 тыс. $\text{эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$ в отдельных узких областях спектра и при сочетаниях, пока невозможно окончательно решить вопрос об интенсивности фотосинтеза при его насыщении и об интенсивности света разного спектрального состава, необходимого для достижения плато.

Изучение фотосинтеза, его спектральной зависимости при различных интенсивностях радиации сложно не только в силу технических трудностей (что объясняет отсутствие достаточной информации по данному вопросу), но еще и потому, что необходимо учитывать условия роста растений, поступающих в опыт (интенсивность и спектральный состав света при подготовке растений, возраст листьев и их ярусное положение, температуру при выращивании и в опыте и др.).

При стабильных условиях температуры и интенсив-

ности радиации и достаточном водоснабжении фотосинтез может держаться на относительно постоянном уровне в течение всего дня, достигая максимальных значений за несколько десятков минут, хотя в то же время в других условиях освещения и температуры может проявляться и определенная суточная ритмичность световых кривых фотосинтеза (Чмора, 1966).

При равных условиях фотосинтез выше у зрелых, закончивших рост листьев, и меньше у старых; он интенсивнее у хорошо освещаемых и слабее у затененных листьев. При низких интенсивностях радиации фотосинтез может быть слабее, чем дыхание (компенсационный пункт), и в этом случае наблюдается не нарастание органического вещества, а убыль.

Поскольку считается, что почти все органическое вещество образуется в процессе фотосинтеза, естественно возникает вопрос о качественной равноценности вещества, образующегося при действии света разного спектрального состава.

При длительном выращивании зеленых растений на свете разного спектрального состава неоднократно наблюдалось, что синий свет благоприятно действует на накопление белка, а в ряде случаев и на уменьшение углеводов (Митчелл, 1937; Воскресенская, 1953; Ермолаева, 1953; Клешнин, Осипова, Тимофеева, 1955; и др.). Усиленный синтез азотистых веществ и прежде всего белкового азота (что указывает на усиление именно белкового синтеза) проявляется наиболее резко в том случае, когда растение испытывает в той или иной степени азотное голодание. Однако даже при нормальном азотном питании, когда увеличивается возможность образования белковых веществ, синий свет оказывает положительное влияние (Воскресенская, Гришина, 1959; Оленрот, Мор, 1964), способствуя абсолютному и относительному увеличению содержания белка в листьях.

Повышенный синтез белка в листьях на синем свете приводит к увеличению белковости образующихся семян (Новелл с сотр., 1957), хотя и не у всех исследованных растений. Чем длительнее действие синего света и, вероятно, выше интенсивность, тем больше накопление азотистых и белковых веществ.

В последние десятилетия в физиологии растений изучается вопрос о том, только ли углеводы являются первичными продуктами фотосинтеза при усвоении CO_2 , которые служат исходными материалами для многочисленных, но темновых синтезов, или же белковые и азотистые продукты также могут создаваться непосредственно.

Возможность прямого использования CO_2 или его ближайших промежуточных продуктов на другие биосинтезы, помимо углеводов, предполагаемая Любименко (1935), Таусоном (1947), Ничипоровичем (1948), исследовалась рядом ученых (Ничипорович, 1950, 1953; Воскресенская, 1951; Андреева, 1952), которые показали, что при самых разных экспозициях листьев (от секунд до нескольких часов) на красном и синем свете последний усиливал синтез белковых соединений, аминокислот и органических кислот; это явление в последующем было подтверждено многими исследователями (см. Воскресенская, 1965).

В настоящее время можно считать установленным, что образование аминокислот и белка может происходить непосредственно в процессе фотосинтеза за счет энергии, поглощаемой хлорофиллом в хлоропласте, и синтезироваться как в хлоропласте (Андреева, 1965), так и в цитоплазме (Воскресенская, 1965). В то же время можно, по-видимому, думать, что образование белка осуществляется и иным путем, помимо превращений углеводов, за счет других фоторецепторных систем, находящихся не только в хлоропласте, но и в цитоплазме. Вероятность последнего предположения существует и получает подтверждение, поскольку синий свет вызывает синтез белка и у незеленых растительных объектов. Все это — предмет дальнейших исследований. В данной же работе важно отметить другое — спектральный состав света и соотношения радиации в отдельных областях видимого участка спектра являются мощным регуляторным фактором фотосинтеза, обмена веществ и качества образующихся продуктов.

3. Развитие и рост растений

А. Длительность облучения. Растениям для перехода от вегетативного роста к генеративному развитию необходима разная длина дня (ночи).¹ По фотопериодической реакции зацветания растения можно разделить на ряд групп: 1 — длиннодневные, ускоряющие развитие с увеличением длины дня вплоть до 18—24 час; 2 — короткодневные, развитие которых при увеличении дня более 12—14 час тормозится, причем тем сильнее, чем длиннее фотопериод и меньше ночной период; 3 — нейтральные, развитие которых идет почти одинаково при любой длине дня (однако не менее 7—8 час); 4 — коротко-длиннодневные, требующие в первый период развития коротких, а затем — длинных дней; 5 — длинно-короткодневные, которым необходимо обратное чередование (растения четвертой и пятой групп не цветут, если им давать все время короткий или все время длинный день); 6 — промежуточные или узко специализированные, способные зацвести только в определенном интервале длины дня (10—12 или 14—16 час); 7 — растения с двойственной реакцией — они могут цвести при коротком (6—10 час) и длинном (>18 час) дне, но при 14—16-часовом дне не зацветают.

Период, в течение которого растениям необходима соответствующая длина дня, наступает не сразу после начала роста растений, а спустя некоторое время: у одних видов через 1—5 дней, у других — через 10—20 дней, у третьих — через 20—50 дней, хотя эти сроки зависят от ряда факторов (температуры, обеспеченности различными минеральными элементами и др.), а также от того, при какой интенсивности происходит рост (при слабой интенсивности периоды увеличиваются, при сильной — сокращаются).

В зависимости от вида, сорта и экологического типа растений для их нормального развития необходимо определенное число длинных (растениям длинного дня) и коротких (растениям короткого дня) дней; при сокра-

¹ Основные материалы по фотопериодизму растений можно найти в обзорных работах Самыгина (1946), Чайлахяна (1956), Клешнина (1954), Мошкова (1961), Матона, Струна (1961), Разумова (1961), Куперман (1963), Ланга (1965), в библиографическом указателе «Фотопериодизм растений» (1966).

щении числа дней процесс генеративного развития замедляется в той или иной степени, хотя для его начала некоторым растениям (например, белой горчице, укропу) достаточно воздействие всего лишь одного 18—24-часового дня. Однако различные сорта, формы и разновидности растений длинного дня дают самую различную степень реакции на длину дня; например, у пшеницы одни сорта могут колоситься быстрее всего при круглосуточном освещении, другие — при 18—20-часовом, третьи развиваются и при 13—15-часовом дне почти так же, как и при 18—24-часовом. У разных видов степень реакции на длину дня также различна. Сказанное в полной мере относится и к короткодневным растениям; при удлинении дня одни из них задерживаются меньше (северные формы), другие — больше, а третьи при увеличении фотопериода даже на 10—30 мин вообще не переходят к цветению.

Иными словами, оптимальная длина дня, при которой происходит наиболее быстрое развитие длиннодневных растений, колеблется от 16—18 до 22—24 час; точно так же существует оптимум и для короткодневных растений. Поскольку, как правило, при слишком быстром развитии формируется мало листьев, цветков, плодов и т. п., растения в условиях светокультуры выращивают при несколько меньшей (16—18 час для длиннодневных) или большей (12—14 час для короткодневных) длине дня. При этом даже незначительная задержка в развитии приводит благодаря некоторому удлинению периода вегетации к усилению ростовых процессов, увеличению числа одинаковых (метамерных) органов и в конечном счете к большей продуктивности растений.

Скорость развития зависит не только от длины фотопериода, но и от интенсивности радиации: чем она выше, тем скорее происходит развитие. В то же время показано, что если в течение короткого дня (10—12 час) растения будут облучаться светом высокой интенсивности, то при удлинении дня до 14—24 час в период дополнительного освещения достаточно невысокая интенсивность света (порядка 1—1000 лк), ускоряющая развитие длиннодневных и задерживающая — короткодневных растений (Уизроу, 1933—1934; Разумов, 1933, 1935; Фабиан, 1938; Бортвик, Паркер, 1938 и др., Клешнин, 1954).

Значение минимальной интенсивности света, необхо-

димой для начала процесса генеративного развития или начала его подавления, различно: у одних видов действие дополнительного освещения начинается при 1—5 лк (5—20 эрг/см²·сек), у других (рудбекия, космос, левкой, чумиза, просо и т. п.) — при 25—120 эрг/см²·сек; у типично короткодневной сои Билокси полностью прекращается заложение цветков при освещенности 10 лк, хотя количество цветков уменьшается при интенсивности 0,01—0,2 лк (0,5—1,0 эрг/см²·сек). Чем южнее сорт, тем ниже пороговая интенсивность, влияющая на развитие; в свою очередь верхние значения интенсивности, при которых достигается максимальный эффект, также невысоки (1200—5000 эрг/см²·сек), хотя и различаются для разных растений.

Можно предполагать, что как нижние, так и верхние пороговые интенсивности даже для одного сорта непостоянны: при 10-часовом периоде основного освещения и при увеличении длительности дополнительного освещения от 4 до 10 час они снижаются.

Ныне широко принято дополнительное освещение растений в теплицах в зимнее время, когда день короток: достаточно 1—2 тыс. эрг/см²·сек, чтобы ускорить развитие длиннодневных и затормозить его у короткодневных растений.

Что же касается вопроса о времени дополнительного освещения (до или после периода основного освещения), то он еще, как и многие другие, не решен до конца, хотя показано, что утреннее досвечивание благоприятнее, чем вечернее, для ускорения развития многих видов длиннодневных и задержки развития короткодневных форм (Шульгин, 1965; Ахундова, 1966; Шестунов, 1966); при этом обнаружено, что развитие быстрее всего происходило в том случае, если пшеница, ячмень, овес, горчица, бобы, баклажаны и др. получали слабый свет как до, так и после периода основного освещения.

Вместо длительного периода дополнительного освещения можно использовать кратковременное воздействие света, данное в темный период после короткого (10—12 час) дня. При этом развитие длиннодневных ускоряется, а короткодневных — задерживается (Катунский, 1936; Мальчевский, 1938; Бортвик, Паркер, 1938; Хамнер, Бонне, 1938; и др.); наибольший эффект получается, если «ночное» кратковременное освещение дается через

6—10 час после окончания 9—10 часового «дня»; менее раннее или позднее включение света эффективно, и для получения тех же результатов необходимо его более длительное действие или выше интенсивность.

Влияние ночного кратковременного освещения зависит от сортовой и видовой специфики: чем короче длительность прерывающего света, тем большее число дней должно повторяться подобное воздействие или тем интенсивнее должен быть свет; чем более короткодневно растение, тем сильнее оно задерживается в развитии, меньше необходимо ежесуточных повторений или тем меньшая нужна интенсивность света, чтобы затормозить развитие.

Эти опыты показывают также, что растениям длинного дня темновой период либо не нужен, а если и необходим, то порядка 4—8 час; растениям же короткого дня необходима в течение суток непрерывная «ночь» определенной длительности. Можно думать, что при слабом дополнительном освещении наибольшее влияние оказывает радиация в последние минуты, совпадающие с временем прерывания светом ночи. С другой стороны, прерывание фотопериода темнотой на 1—2 час несколько задерживает развитие растений, особенно если оно дается в середине фотопериода, что обусловлено, вероятно, как сокращением числа часов света, так и изменением хода физиологических процессов. Однако, как показано в опытах Чайлахяна, Рупчевой (1948), Шульгина, Дуды и др., если то же число часов света дать с большим темновым периодом (4 час) посреди дня, то развитие растений длинного дня будет идти быстрее, а короткодневных — медленнее, чем в предыдущем варианте, ибо абсолютная длина фотопериода (отсчет времени с момента первого включения света до его последнего выключения) увеличивается, а длина ночи уменьшается.

Как показывают многочисленные факты, скорость развития растений зависит от очень многих обстоятельств: абсолютной длины дня и ночи, их соотношения, интенсивности света в период основного освещения и в момент прерывания, длительности света в момент прерывания, времени ночи, когда дается прерывание, возраста, сортовых и видовых особенностей растения и т. д., и поэтому неудивительно, что одно и то же воздействие

длины дня может оказывать разное влияние на длительность вегетационного периода растений.

Б. Влияние спектрального состава лучистой энергии. Уже в ранних опытах выяснилось, что в зависимости от типа источника освещения развитие растений идет с разной скоростью. Это свидетельствовало о влиянии тех или иных лучей спектра, преобладающих в общем излучении.

В 1933 году Разумов и несколько позже Уизроу (1936), Шепеле (1936), Функе (1936—1938), Катунский (1937), Клешнин (1943) и др., выращивая растения длинного и короткого дня при 8—12 час и при высокой интенсивности света и облучая в последующие часы слабым светом различного спектрального состава, установили, что пшеница, овес, ячмень и другие культуры длинного дня ускоряли развитие в наибольшей степени, если облучались оранжево-красными лучами, причем степень ускорения была разной у разных видов и сортов и зависела от географического происхождения сорта (табл. 7). В последующем было установлено, что влияние красного и синего света в период дополнительного освещения в зависимости от длины дня в целом проявляется не в одинаковой мере: при 18—20-часовом дне различия минимальны, а при 14—16-часовом дне — наибольшие. В условиях короткого дня (10—12 час) влияние качества света вновь не проявлялось, ибо в этом слу-

Таблица 7

Число дней до выбрасывания метелки у различных сортов овса и проса при выращивании на коротком дне с дополнительным освещением светом различного качества и интенсивности (Разумов, 1961)

Световые условия выращивания растений	Овес				Просо	
	Эфиопия	Палестина	СССР	Норвегия	Западный Китай	СССР
10-часовой день	60	49	Нет	Нет	28	53
10-часовой дневной свет + + 14-часовой красный свет (3 лк)	44	40	68	153	42	58
10-часовой дневной свет + + 14-часовой синий свет (85 лк)	53	50	Нет	Нет	29	53

чае фотопериод был лимитирующим фактором развития (Куперман, 1959, 1963).

Зеленый свет в большинстве опытов оказывал наименьшее влияние.

Развитие многих длиннодневных растений при облучении их светом от разных источников обычно идет наиболее быстро под лампами накаливания и медленно под люминесцентными лампами, что ранее связывалось с преобладанием в первом случае оранжево-красных лучей (600—700 мкм); возможное действие далеких красных (700—800 мкм) лучей не учитывалось. Однако эта область также имеет очень большое значение и регулирует, в частности, скорость развития.¹ В опытах Даунса, применявшего лампы накаливания с преобладанием синих, красных + дальних красных и дальних красных лучей, показано (табл. 8), что развитие пшеницы идет наиболее быстро как у ранних, так и у поздних сортов при действии красного и дальнего красного излучения; аналогичные результаты были получены нами на ряде сортов пшеницы в камерах станции искусственного климата под красными и синими люминесцентными лампами, к излучению которых добавлялись дальние красные лучи, причем действие их сказалось сильнее на развитии северного сорта.

Интересные результаты получены Френдом (1964), в опытах которого яровая пшеница Маркиз росла при 5, 10 и 20 тыс. лк (получаемых от люминесцентных ламп и ламп накаливания с темно-красными стеклами). Скорость развития зависела как от интенсивности радиации, так и от соотношения энергии в красной и темно-красной областях спектра. Чем выше была абсолютная интенсивность красного света и больше соотношение между темно-красными лучами и красными (в пределах от 1 до 4), тем быстрее проходила дифференциация верхушечного соцветия. В другом его опыте растения росли при 8, 10, 12, 14, 16, 20, 22 и 24-часовом фотопериоде (3000 лк) при свете белых люминесцентных ламп. Часть

¹ Влиянию темно-красного света на скорость развития растений длинного дня, рост которых вообще ускоряется красным светом больше, чем синим, посвящено ныне много работ (Даунс и др., 1957, 1958, 1959; Муших, 1960; Матон, 1961; Френд, 1964; Шульгин, 1966; Куперман, Русу, Шестунов, 1966; и др.).

Таблица 8

Влияние фотопериода и вида дополнительного освещения на время появления колоса у пшеницы (в днях)

Сорт	Фотопериод, час		Дополнительное освещение				среднее
	12	16	лампы накаливания			люминесцентное белое	
			синие	рубиново-красные	белые		
Риворд	62	56	61	58	58	60	59
Рамона 44	62	60	64	58	61	62	61
Ли	87	66	90	69	73	74	76
Маркиз	99	73	102	78	80	84	86
Тэтчер	101	73	103	77	84	84	87
Кэдэт	107	82	109	43	46	90	80
Среднее	86	68	88	64	67	76	—

растений дополнительно получала дальние красные лучи ($1/25$ интенсивности белого света). Эта прибавка увеличивала скорость развития тем больше, чем короче была длина фотопериода.

Наконец, когда растения росли при 24-часовом дне на синем и красном свету (вместе) и в течение дня добавлялись дальние красные лучи (различное число часов — от 0 до 24), тогда развитие шло тем быстрее, чем больше часов действовал темно-красный свет. Отсутствие лучей с длиной волны 700—800 мкм при наличии красного света замедляет скорость развития (Канделер, 1956, 1962; Ивенс, 1964; Штели, Пирингер, 1962; и др.).

Подобные результаты были получены нами в 1962—1964 годах при добавлении темно-красных лучей от ламп накаливания (включенных на пониженное напряжение с целью уменьшения красных и увеличения темно-красных лучей) к прямой солнечной радиации в дневные часы.

Среди длиннодневных форм существует группа растений, которые в условиях продолжительного фотопериода реагируют на качество света иным образом: развитие их идет намного быстрее, если в течение всего дня или только в последние часы они освещаются сине-фиолетовыми лучами. Это считалось ранее (Функе, 1948) особенностью лишь семейства крестоцветных (горчица,

капуста, рыжик, редис и т. д.), но исследования Столвика, Вассинка, Мейера, Линта, Шульгина и др. показали, что представители и других семейств обнаруживают подобную реакцию (белена, подорожник, ряд форм томатов, картофеля и др.). Развитие этих растений ускоряется, если к синему свету (как и к красному) добавить дальние красные лучи, активность которых может быть весьма большой (иногда 0,1% дальних красных лучей может заменить по своей активности в реакции зацветания 99,9% красного света).

Растения этой группы, как свидетельствуют эколого-географические исследования, вероятно, обязаны своим происхождением предгорным и горным районам земного шара (20—40-е широты — Мексика, Абиссиния, Перу, Чили и т. д.).

Растения короткого дня (соя, просо, перилла, чумиза и т. д.) очень быстро развиваются на коротком дне, однако с увеличением фотопериода замедляют развитие. В этом случае в противоположность тому, что наблюдается у большинства длиннодневных растений, красный свет наиболее сильно тормозит развитие; синий свет при низких интенсивностях воспринимается как темнота, а затем с увеличением интенсивности также замедляет развитие. Иными словами, для фотопериодических процессов может иметь значение любая область видимой части спектра, но действие света проявляется по-разному при разных интенсивностях, неодинаковых для разных растений (Клешнин, 1943).

Так же как у длиннодневных растений, влияние спектрального состава проявляется сильнее не при оптимальной для развития длине дня, а при несколько отличающейся от нее. Значение эффекта действия спектрального состава света в зависимости от продолжительности фотопериода (Куперман, 1961, 1963) можно иллюстрировать данными табл. 9.

Значительно менее определены представления о влиянии темно-красной, зеленой и ультрафиолетовой радиации. Лишь в самом общем виде можно указать, что при удлинении короткого (10—12 час) дня и многократном повторении фотопериодов любая из указанных областей спектра будет тормозить развитие, как, в частности, показано Мошковым (1966) на перилле для ультрафиолетовых лучей. Результат действия этих областей, как,

Таблица 9

Продолжительность периода до перехода к четвертому этапу органогенеза у разных экотипов сои и чумизы в зависимости от длины фотопериода и спектрального состава света (в днях)

Фотопериод, час	Свет	Соя		Чумиза	
		скороспелый сорт Тунсень сяо хуан доу	позднеспелый сорт Тунсень да хуан доу	Московская 2	Московская 5
8	К	20	28	55	62
	С	11	15	59	74
12	К	13	20	49	51
	С	15	21	59	64
14	К	26	37	37	46
	С	20	27	38	63
18	К	80	—	45	75
	С	54	—	34	65
24	К	—	—	58	—
	С	62	—	44	—

впрочем, и любых других, зависит от интенсивности, длительности периода дополнительного освещения, возраста растений и их видовых (эколого-географических) особенностей.

Более того, любая область видимого излучения может как тормозить, так и ускорять развитие растений одного и того же вида. Так, Камминг (1962), выращивавший короткодневные растения мари (*Chenopodium rubrum*) на длине дня от 2 до 22 час и облучавший их в течение последних 10 или 30 мин потоком с различным соотношением красного и дальнего красного света (от 20 до 0,06) с одинаковой суммой энергии, показал, что при длине дня, меньшей, чем оптимальная, наиболее раннее зацветание было при высоком отношении красного и дальнего красного света, а при супрооптимальном режиме (>10—12 час) — при низком отношении красного и дальнего красного света. Иными словами, в первом случае красный свет ускорял, а во втором — тормозил развитие, в то время как дальние красные лучи при удлинении (<10 час) дня тормозили развитие меньше, чем красные. Это же явление наблюдалось для калахое и ипомеи и в других опытах (Фридерик, 1963).

Так же как у длиннодневных видов, у которых существуют два типа растений по их реакции на красный и

синий свет, среди короткодневных обнаружены формы, реагирующие диаметрально противоположно на спектральный состав радиации в период дополнительного освещения. В обстоятельной работе Мейера (1959) исследованы реакции у шалфея западного (*Salvia occidentalis*). Прежде всего было показано, что при высоких интенсивностях белого света ($29\,000 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$) шалфей еще цветет при 13-часовом дне, но не цветет при 16-часовом дне, хотя при слабом свете ($2,5\text{--}6,5 \text{ тыс. эрг/см}^2 \times \text{сек}$) цветение возможно и при 16-часовом дне. При 16-часовом дне растения ингибируются в развитии синим светом (независимо от интенсивности радиации), а на красном (и тем самым частично на белом) еще могут развиваться при условии, что интенсивность света не превышает $4000 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$. При более высокой интенсивности красный свет также ингибирует развитие. Этот эффект наибольшей ингибирующей активности синего света в условиях длинного дня был получен и в том случае, когда растения в течение первых 8 час (период основного освещения, $21\,000 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$) росли на белом свету, полученном от люминесцентных ламп, а в течение последующего 8-часового периода дополнительного облучения освещались белым, красным, синим и зеленым светом разной интенсивности (табл. 10).

Таблица 10

Влияние качества света на фотопериодический эффект							
Световое воздействие	Интенсивность дополнительного освещения, мквт/см^2						
	0	50	65	85	250	325	830
8 Б	+						
8 Б + 8 К	+	+	+				
8 Б + 8 С		-	-	-	-	-	-
8 Б + 8 З	+	+	+	+	+	+	+

Примечание. Плюс (+) — развитие, минус (-) — подавление развития.

В течение же короткого (10-часового) фотопериода шалфей практически одинаково быстро переходил к развитию независимо от спектрального состава света (табл. 11), что подтверждает ранее высказанные соображения

и факты о значении длины фотопериода при исследовании действия спектрального состава света.

В опытах при выращивании шалфея на 16-часовом дне на красном, синем, зеленом свету (300 мквт/см^2) с добавкой (или без нее) темно-красных лучей различной

Таблица 11

Фотопериодический эффект 8-часового дополнительного освещения красным или синим светом ($1600 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$) после 10-часового главного периода освещения красным (К), зеленым (З), зеленым + темно-красным (З + ТК) или синим (С) светом ($4500 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$)

Главный период освещения, час	Дополнительный период освещения								
	темнота			красный свет			синий свет		
10 З	+	+	+	+	+	+	+	+	+
10 К	+	+	+	+	+	+	+	-	-
10 З + ТК	+	+	+	-	-	-	-	-	-
10 С	+	+	+	+	+	+	-	-	-

Примечание. Интенсивность темно-красных лучей $150 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$. Продолжительность воздействия 39 дней, наблюдения проведены через 65 дней.

интенсивности Мейером было показано (табл. 12), что синий свет сам ингибирует развитие на длинном дне и прибавка темно-красных лучей маскируется синим светом. Однако на зеленом свету имело место торможение развития, когда интенсивность темно-красного света превышала $450 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$, хотя на чисто зеленом свету растения развивались.

Из этого следует, что активность синих лучей выше, чем активность темно-красных, хотя прибавление последних в течение части 16-часового дня к зеленому свету ингибирует развитие.

Таким образом, среди растений длинного и короткого дня есть формы, для которых более активен красный свет, а также формы, для которых более активен синий свет, для третьих форм, по-видимому, и тот и другой активен в одинаковой мере.

В целом же в зависимости от видовой и сортовой специфики растений и их происхождения спектральный

Таблица 12

Влияние темно-красных лучей на фотопериодический эффект при 16-часовом дне при освещении красным (К), синим (С) и зеленым (З) светом ($3000 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$)

Освещение	Интенсивность ТК лучей ($\text{эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$)							
	0	250	350	450	600	800	1100	1300
К + ТК	+	+	+	+	-	-	-	-
С + ТК	-	-	-	-	-	-	-	-
З + ТК	+	+	+	-	-	-	-	-

Примечание. Продолжительность воздействия 30 дней, наблюдения проведены через 70 дней.

состав света действует неоднозначно: как ускоряет, так и задерживает развитие.

В связи с этим меняется длина фотопериода, при котором может происходить развитие, или, что то же самое, эффект действия спектрального состава света проявляется по-разному в зависимости от продолжительности фотопериода.

Спектральный состав света влияет на развитие растений, когда он действует не только в течение фотопериода, но и при прерывании темноты.

Любая область спектра в пределах $380-760 \text{ мкм}$ является физиологически активной: растения любой из групп могут ее воспринимать. При этом совершенно очевидно, что эффект будет зависеть только от интенсивности света, длительности его воздействия и состояния растения (возраста, фазы онтогенеза), а также от светового режима (интенсивности и спектрального состава света) периода основного (дневного) освещения и, разумеется, от видовой специфики растения.

Какое бы мы ни взяли короткодневное или длиннодневное растение, выращенное на 10-12-часовом дне, получается, что в период прерывания ночи красный свет (650 мкм) наиболее активен, т. е. необходима наименьшая (по сравнению с другими областями спектра) интенсивность и длительность воздействия. Достаточно нескольких минут для того, чтобы задержать развитие у короткодневных видов (Катунский, 1936; Бортвик, Хенд-

рикс, Паркер, 1948; Батлер, Даунс, 1960; и др.) и ускорить развитие длиннодневных форм (Катунский, 1936; Паркер и др., 1946). С увеличением или уменьшением длины волны света ($\approx 650 \text{ мкм}$) активность его снижается. Для того чтобы получить такой же результат, необходимо либо дать синий, дальний красный, зеленый свет более высокой интенсивности, либо удлинить время действия.

В опытах Бортвика, Паркера, Даунса и других исследователей было открыто интересное явление: если вслед за красным светом дать сразу же темно-красный большей интенсивности, то влияние первого в той или иной степени уменьшается.

В табл. 13 видно, что 2 мин красного света, данного при прерывании ночи, задержали развитие короткодневного растения, а дальние красные лучи «сняли» действие красного света, хотя после многих чередований действие дальнего красного света усиливается (Даунс, 1956).

Таблица 13

Влияние прерывания периода темноты рядом последующих периодов красного (К) и темно-красного (ТК) света на цветение дурнишника

Вариант	Длительность периода, мин	Показатель цветения
Контроль (12-часовой день)	0	6,0
К (прерывание периода темноты)	2	0,0
К — ТК	4	5,6
К — ТК — К	6	0,0
К — ТК — К — ТК	8	4,2
К — ТК — К — ТК — К	10	0,0
К — ТК — К — ТК — К — ТК	12	2,4
К — ТК — К — ТК — К — ТК — К	14	0,0
К — ТК — К — ТК — К — ТК — К — ТК	16	0,6

Примечание. Интенсивность красного света $1000 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$. Длительность прерывания красным и темно-красным светом по 2 мин для каждого облечения.

Чем более короткодневно растение, тем меньше должна быть интенсивность красного света и длительность действия, чтобы затормозить развитие.

Однако если длительность действия темно-красного света возрастает, то и он тормозит развитие короткодневных (ускоряет развитие длиннодневных) растений и, кроме того, как это наблюдалось в ряде опытов, уже не снимает предварительного действия красных лучей.

В опытах японских исследователей (Эзаши, Ода, 1964) с дурнишником (короткодневность которого выражена очень сильно) обнаружено в соответствии с вышесказанным, что при одноразовом прерывании ночи светом красный свет тормозил развитие, а темно-красные лучи (5—10 мин) снимали это влияние; однако достаточно дать 10 мин темно-красного света посреди ночи в течение четырех суток подряд, чтобы он сам тормозил развитие независимо от того, был ли вначале красный свет или нет.

Аналогичное влияние наблюдалось рядом ученых на ипомее, шалфее и других видах (Такимото, Икеда, 1960; Мейер, 1959; Эзаши, Ода, 1964; и др.).

Таким образом, при низких интенсивностях (порядка $10\text{--}1000 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$) наиболее активен для прерывания темноты как у короткодневных, так и у длиннодневных растений красный свет, длительность действия которого может быть невелика — от 1 до 30 мин. Интенсивность света других областей должна быть выше или действие их более длительным. Дальние красные лучи действуют двояко: кратковременное самостоятельное облучение после красного света уменьшает его эффект, облучение только дальними красными лучами становится эффективным при более длительном воздействии (порядка 10—240 мин).

Действие света слабой интенсивности на самые разнообразные процессы (прорастание семян, вытягивание стебелька, рост листа, закручивание стебля, как у повилики, образование хлорофилла, клеточное деление, синтез ряда веществ, включая синтез белка, фотопериодическую реакцию зацветания и многие другие), как предполагается, осуществляется через фоторецепторные системы фотоморфогенеза. Одна из них — система красного — дальнего красного света; она активна при действии красного света, влияние которого может быть снято последующим облучением дальним красным более высокой интенсивности. Для получения физиологи-

ческого эффекта необходима низкая интенсивность (не более $100\text{--}1000 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$) и кратковременное воздействие (несколько минут).

Вторая система — система синего — дальнего красного света; особенностью ее является то, что и синий, и дальний красный свет вызывают эффект при длительном (более 2—4 час) воздействии, причем эффект возрастает прежде всего с увеличением времени действия света и интенсивности. Эффект необратим.

Активность синих и дальних красных лучей неодинакова: для одних процессов активны и те и другие лучи, для других — либо преимущественно синие, либо дальние красные.

В растениях есть обе системы, регулирующие любой из перечисленных процессов. При кратковременном действии выступает на первое место система красного — дальнего красного света, а при длительном действии — синего — дальнего красного. При совместном действии красного и дальнего красного света эффект зависит от соотношения интенсивностей: если интенсивность дальних красных лучей больше, чем красных, влияние последних может не проявляться; длительное действие с таким соотношением все же вызывает эффект, но уже за счет дальних красных лучей через систему синего — дальнего красного света. В последнее время ряд исследователей предполагает, что дальние красные лучи оказывают влияние через «фотостабильные» формы того же фитохрома.

Эти системы, как предполагается рядом исследователей, не связаны с пигментными системами фотосинтеза, поскольку регулируют процессы и тогда, когда фотосинтез не происходит (например, при прорастании семян). В то же время нельзя отрицать и тот факт, что система красного — дальнего красного света существует лишь у зеленых или потенциально зеленых растений и в их органах, тогда как, например, у грибов регуляторное влияние оказывает только синяя область спектра.

Подробное представление об этих реакциях читатель найдет в обзорах работ Воскресенской (1965), Мора (1962) и в ряде статей (Штернберг, 1965; Шульгин, 1966; и др.).

При использовании белого света его влияние, как следует из вышерассмотренного материала, обусловлено

соотношением интенсивностей радиации в отдельных областях спектра, хотя вопросы совместного влияния света далеко не изучены, особенно в отношении разных видов и экотипов растений.

4. Суточная доза лучистой энергии

Растения за световой день получают количество радиации, или так называемую дозу, определяемую как произведение интенсивности на длительность действия. Растениям для различных процессов необходима разная доза радиации, причем в пределах дозы необходимо определенное соотношение между интенсивностью (i) и временем (t). Применимость к биологическим явлениям закона постоянства лучистой энергии ($I = \text{const}$), вероятно, мала.

Рассмотрим, например, данные опытов Мошкова (1966), приведенные в табл. 14 (графы 4—6 введены нами. — И. Ш.), откуда следует, что рост 10-дневного редиса различен при одной дозе радиации и зависит как от I , так и от t , хотя доза, оптимальная для роста, сама зависит от длины дня. Забегая вперед, укажем, что в естественных условиях растения могут получать при длинном (24-часовом) дне не более $800-1000 \text{ кал/см}^2$, а при коротком (на юге) — не более $750-850 \text{ кал/см}^2$; исключением являются горные районы. Таким образом, рост зависит от дозы радиации, верхнего порога интенсивности радиации и длины дня и поэтому варьирует при одной и той же дозе лучистой энергии.

Таблица 14

Значение мощности лучистого потока для накопления редисом сухой массы при непрерывном освещении и на коротком дне

Мощность лучистого потока, вт/м^2	Сухой вес, г		Интенсивность радиации в области $400-700 \text{ м.м.к.}, 10^8 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$	Освещенность, 10^8 лк	Доза, $\text{кал/см}^2 \cdot \text{день}$	
	12-часовой день	24-часовой день			12-часовой день	24-часовой день
200	0,21	0,35	100	20	206	412
400	0,41	1,35	200	40	412	824
600	0,42	1,89	300	60	618	1236
800	0,53	0,68	400	80	324	1648
1000	0,45	--	500	100	1030	2060

Основной причиной огромного числа фактов независимости роста и развития растения от дозы как таковой является наличие в растениях определенного хода различных сопряженных друг с другом саморегулируемых физиологических процессов с временной приурочен-

	Горчица		Пшеница	
I	Б	К	К	-8 2
	Б	С	К	7 4
	Б	Т	К	6 3
	Б	С	С	-5 -8
	Б	К	С	4 7
	Б	Т	С	4 7
II	К	Б	К	9 3
	С	Б	С	6 9
	К	Б		+8 3
	С	Б		+5 +8
	Б (контроль)			10 10
III	К	К		10 5
	К	С		8 7
	С	К		7 8
	С	С		6 10

Рис. 5. Влияние чередования лучистой энергии на развитие длиннодневных растений.

Б — белый свет (солнечная радиация с 9 до 17 час), К — красный свет, С — синий свет. Интенсивность радиации: I, II) Б — более $200\,000 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$, К и С — $2000 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$; III), К — $15\,000 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$, С — $12\,000 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$. Справа на рисунке приведен показатель скорости развития (по 10-балльной шкале).

ностью и последовательностью в течение суток. Об этом свидетельствуют данные о значении длины дня, прерывании темноты светом и его эффективности лишь в середине ночи и другие многочисленные опыты. В связи с этим интересно рассмотреть несколько опытов, прове-

денных нами при постоянных значениях длины дня (16 час) и дозы лучистой энергии. В одной из серий опытов пшеница и редис облучались ежедневно таким образом, что для одной партии с момента включения света до середины дня интенсивность радиации возрастала (до 500—600 тыс. $\text{эрг см}^2 \cdot \text{сек}$), а затем снижалась; вторая партия получала свет в необычной последовательности — с момента включения света до полудня интенсивность радиации снижалась, а к концу фотопериода снова возрастала. Рост и развитие в первом варианте происходили быстрее, чем во втором.

Еще более интересные результаты были получены при изучении действия света разного спектрального состава в течение фотопериода, когда давался синий, красный и дальний красный свет при различном их сочетании и последовательности (Мейер, 1959; Шульгин, 1966; и др.), что обуславливало неоднозначные эффекты скорости развития, различные для разных видов растений (рис. 5).

Огромное количество данных, полученных не только ботаниками, но и зоологами и энтомологами, о наличии в организме определенной ритмичности ряда процессов, идущих даже при постоянных условиях, свидетельствует о временном функционировании различных систем в течение дня, ночи и суток в целом, что определяет различную чувствительность растений к свету. Проиллюстрируем сказанное опытом Карра для короткодневных растений (рис. 6). Он показал, что, если свет прерывал темноту во время «ночи», развитие тормозилось, а если совпадал с «днем», — не подавлялось. У длиннодневных растений подобное воздействие вызывало обратный эффект. Подробное изложение этой проблемы читатель найдет в работах Бюннинга, Гунара, Крастиной, в сборнике «Биологические часы».

Таким образом, «закон дозы» если и приложим к биологическим явлениям, то лишь в ограниченной степени, когда интенсивность радиации, время и длительность ее действия наиболее близки к оптимальным для хода физиологических процессов.

Эта закономерность распространяется и на ход физиологических процессов в течение онтогенеза: в одни периоды роста растения могут мириться с коротким или длинным днем, а в другие — растут и развиваются

лишь при определенной длине и определенном соотношении дня и ночи. Слабая интенсивность радиации задерживает рост и развитие растений, пока растения только вегетируют, но не губительна для них; снижение

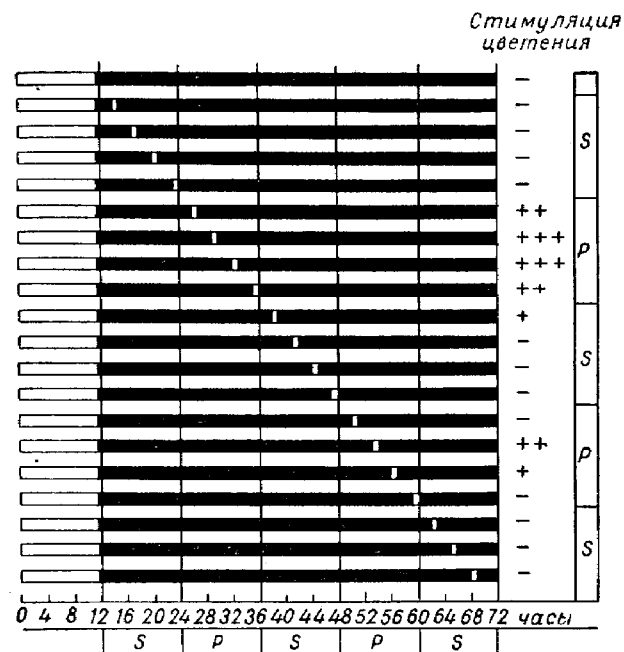


Рис. 6. Влияние прерывания периода темноты на цветение растения каланхое, выращиваемого при 11,5 час освещения и 60,5 час темноты (72-часовой цикл).

Свет, прерывающий темноту, включался на 1 час в разное время после начала периода темноты. Знак (—) обозначает вегетативный рост, (+) — усиление образования цветков; S — темновая фаза; P — световая фаза (по Карру).

же интенсивности радиации на такой же срок в период формирования зачаточных органов размножения (цветка, пыльца и т. д.), как показали Новиков и его сотрудники, приводит к тому, что хотя растения и зацветают, но семян образуется очень мало или они совсем не образуются, а колос и метелка стерильны. Это явление хорошо известно в практике: зачастую в зонах

с большим числом пасмурных дней или при неблагоприятной погоде в данный период онтогенеза растения имеют колосья или метелку с многими пустыми колосками («череззерница»).

Вопрос о значении дозы лучистой энергии для отдельных процессов требует еще дальнейших исследований.

5. Лучистая энергия и формирование растений

Лучистая энергия, вызывая изменения в ходе физиологических процессов, в конечном итоге является мощным фактором формирования.¹ Морфогенезу растений под влиянием лучистой энергии ныне уделяется значительное внимание как в СССР, так и за рубежом.

Продолжительность освещения определяет, а зачастую изменяет внешний вид растения. Так, на коротком (8—10-часовом) дне растения длинного дня образуют большое число листьев или побегов ветвления, многие виды (салат, рудбекия, редис и т. д.) образуют розетку листьев, стебель их укорочен. Короткодневные растения в этих же условиях низкорослы, число листьев невелико, соцветия (например, метелка у проса, риса) малы, также незначительно и число образующихся семян. При увеличении фотопериода (свыше 14—16 час) развитие задерживается, а рост может значительно усиливаться, в результате чего зачастую наблюдаются даже такие явления гигантизма, как обилие листьев на длинном стебле, появление множества пазушных побегов, ветвистость колоса, махровость цветков, многопочатковость,

¹ Прошло сто лет с тех пор, как была опубликована статья Бекетова (1865) «Есть ли причины предполагать, что формы растений приспособлены к свету», в которой говорилось о свете как об архитекторе, возводящем стройное здание растения. Им были заложены основы экспериментальной морфологии, развитые затем Клебсом, Палладиным, Тимирязевым, мечтавшими о возможности «лепить органические формы». В настоящее время сделаны большие успехи в этом направлении. Многочисленными работами по морфогенезу растений подтверждено, что лучистой энергии принадлежит по праву одно из ведущих мест в процессах формирования. См. «Морфогенез растений», т. I, II, 1961; Синнот, 1963; «Экспериментальный морфогенез», 1963.

увеличение числа и размеров цветков и семян в каждом соцветии.

Регулируя длину дня, можно изменить форму растения и его отдельных органов: размер соцветия, расчлененность листовой пластинки, длину и ширину листа.

Длина дня влияет на изменение соотношения между надземными и подземными органами, а также регулирует образование стеблевых утолщений, клубней, корнеплодов и луковиц у таких растений, как редис, лук, морковь, картофель, георгины. Так, например, редис и картофель, задерживаясь в развитии на коротком дне, направляют ассимиляты в корнеплод или клубни. В результате селекции отбирались сорта, способные и на длинном дне формировать корнеплод (например, у редиса) или после цветения клубни у картофеля.

Длина дня влияет на дифференциацию пола: у конопли на длинном дне половина растений мужских, половина женских, а на коротком дне, когда развитие идет быстрее, половина растений оказываются обоеполыми, а половина — женскими. Короткий день ускоряет формирование женских цветков у огурцов и дынь, а также початков у кукурузы.

Сочетание различной длины дня и потока с различным спектральным составом радиации (или с разным соотношением энергии, например, красных и синих лучей в излучении ламп «белого» света) в еще большей мере влияет на морфогенетические изменения. Рассмотрим для примера несколько случаев.

Выше подчеркивалось, что редис на длинном дне быстро стрелкуется; это особенно проявляется, если в излучении преобладают синие и далекие красные лучи. Красная область спектра, задерживая стрелкование и развитие, делает возможным образование корнеплода даже при круглосуточном освещении. Напротив, на синем и далеком красном свете быстрое стрелкование может иметь место даже при укороченном (12—14-часовом) дне.

В темноте или при слабой интенсивности радиации обычно наблюдается этиоляция растений (вытягивание и утоньшение стебля и листьев, усиленное растяжение черешков и т. д.) преимущественно за счет растяжения

клеток в длину — процесс, биологически направленный на вынесение органов к свету, как это имеет место, например, у стебля, образующегося в почве при прорастании семян. Свет тормозит вытягивание, причем тем сильнее, чем выше его интенсивность.

При одной и той же длине дня в зависимости от спектрального состава света и его интенсивности высота растения и его форма меняются: при слабой интенсивности наиболее компактные и низкорослые растения, хотя и с большим числом листьев, формируются при действии оранжево-красных, а при высоких интенсивностях — под влиянием сине-фиолетовых лучей.

Значение ультрафиолетовых лучей изучено мало; обычно считалось, что они оказывают тормозящее действие, хотя скорее это относится к сине-фиолетовым лучам. Дальние красные лучи (> 700 мк) в зависимости от интенсивности могут усиливать вытягивание осевых органов, особенно если в потоке по отношению к другим областям спектра (красной и синей) их достаточно много. Всем хорошо известно, что под лампами накаливания вытягивание (световая этиоляция) обусловлено именно дальними красными лучами.

При освещении некоторых видов растений только красным светом наблюдалось формирование листьев с более простой по форме и удлиненной пластинкой, с меньшим числом долей (например, у редиса, томатов и др.). Ряд водных растений, которым свойственно явление гетерофилии (листья разной формы), образуют при действии красного или зеленого света лишь лентовидные, простые по форме листья; однако на синем или белом свету развиваются нормальные и более сложные по форме листья. В общем для всех растений необходимо наличие в излучении сине-фиолетовых лучей, без которых в той или иной степени рано или поздно наблюдается ненормальный рост, развитие, аномалии в дифференциации и т. д.

Таким образом, лучистая энергия в диапазоне 300—800 мк является мощным регуляторным фактором, влияющим на изменения формообразовательных процессов.

Наличие в растениях и их органах ряда фоторецепторных систем, различающихся спектрами поглощения и определяющих тем самым спектры действия процессов и их взаимодействие при облучении белым светом, соз-

дает основу чрезвычайного разнообразия свойств и признаков растений — признаков, количественное и качественное выражение которых зависит от различных воздействий.

Итак, как видно из краткого обзора действия света, самые разнообразные процессы в жизни растений регулируются лучистой энергией, источником которой в естественных условиях является излучение Солнца. Солнечной радиации, ее основным изменением в приземном слое атмосферы и посвящены следующие главы.

Глава II
СОЛНЕЧНАЯ РАДИАЦИЯ

Солнечная радиация на поверхности Земли (ее суточная продолжительность, спектральный состав и интенсивность) определяется как астрономическими факторами — вращением Земли вокруг оси и наклоном Солнца, так и оптическими свойствами атмосферы, через которую проходят лучи Солнца. Лучи Солнца, проходя через атмосферу, претерпевают изменения и на поверхность Земли доходят по спектральному составу и интенсивности иными. Вращение Земли обуславливает смену дня и ночи, а также изменение высоты Солнца, а наклонение Солнца — изменение длины дня и ночи в течение года.

Астрономические явления и их характеристика детально описаны в справочниках по астрономии (см., например, Загребин, 1966), и поэтому мы остановимся вначале только на трех моментах — времени, высоте Солнца и длине дня.

А. Время. В астрономии различают истинные солнечные сутки и средние солнечные сутки. Продолжительность суток зависит от того, относительно какой точки определяется период вращения Земли — истинного Солнца или среднего Солнца.

Истинные солнечные сутки — промежуток времени между двумя последовательными кульминациями центра видимого диска Солнца (так называемого истинного Солнца) на одном и том же меридиане. Так как Солнце движется не по экватору, а по эклипке (кругу, плоскость которого наклонена к плоскости экватора под углом $23^{\circ}36'$) и с переменной скоростью, истинное солнечное время неравномерно, а длительность истинных солнечных суток является величиной переменной.

Для устранения этого неудобства при определении

времени введено понятие о среднем Солнце — воображаемой точке, движущейся не по эклипке, а по экватору с равномерной скоростью. Полный оборот среднее Солнце делает в тот же промежуток времени, что и истинное Солнце, совпадая с последним в точке равноденствия (точка перехода Солнца из одного полушария небесной сферы в другое).

Измеряемое по среднему Солнцу время (время от нижней кульминации до любого другого его положения) называется средним солнечным временем или местным временем t . Связь между средним и истинным солнечным временем может быть установлена с помощью величины, называемой уравнением времени E (разности часовых углов среднего и истинного Солнца).

Если истинное солнечное время равно t_{\odot} , то среднее солнечное время t определяется на этом же меридиане по формуле

$$t = t_{\odot} + E. \quad (11)$$

Значения уравнения времени приведены, например, в работе Янишевского (1957).

Б. Высота Солнца. Высота Солнца в момент верхней кульминации (в полдень) равна

$$h_{\text{нд}} = 90^{\circ} - \varphi + \sigma, \quad (12)$$

а высота Солнца в полночь равна

$$h_{\text{но}} = \varphi + \sigma - 90^{\circ}, \quad (13)$$

где φ — географическая широта, а σ — склонение Солнца, выборочные численные значения которого приведены в табл. 15, а в полдень — в табл. 16.

Высота Солнца в любой произвольный момент (на данный час и т. д.) вычисляется по формуле

$$\sin h_{\odot} = \sin \varphi \sin \sigma + \cos \varphi \cos \sigma \cos t, \quad (14)$$

где t — часовой угол Солнца.

Время для заданной высоты Солнца вычисляется по формуле

$$\cos t = \frac{\sin h_{\odot} - \sin \varphi \sin \sigma}{\cos \varphi \cos \sigma}, \quad (15)$$

Таблица 15
Склонение Солнца (град) в истинный гринвичский полдень 1950 г.

Число года		I	II	III	IV	V	VI
про- стого	висо- косного						
1	2	-23,1	-17,2	-7,7	+4,4	+15,0	+22,0
10	11	-22,0	-14,5	-4,2	+7,8	+17,5	+23,0
20	21	-20,2	-11,0	-0,3	+11,4	+19,9	+23,4
30	31	-17,7		+3,7	+14,8	+21,7	+23,2

Продолжение

Число года		VII	VIII	IX	X	XI	XII
про- стого	висо- косного						
1	2	+23,1	+18,1	+8,4	-3,1	-14,3	-21,8
10	11	+22,3	+15,7	+5,0	-6,5	-17,0	-22,9
20	21	+20,7	+12,6	+1,2	-10,2	-19,6	-23,4
30	31	+18,6	+9,1	-2,7	-13,7	-21,6	-23,2

Таблица 16
Высота Солнца в полдень для 21-го числа в северном полушарии

Месяц	Широта, град							
	0	10	20	30	40	50	60	70
I	70	60	50	40	30	20	10	0
II	79	69	59	49	39	29	19	9
III	90	80	70	60	50	40	30	20
IV	78	89	82	72	62	52	42	32
V	70	80	90	80	70	60	50	40
VI	67	77	87	83	73	63	53	43
XII	66	56	46	36	26	16	6	-4

а время восхода и захода (без учета рефракции) — по формуле

$$\cos t = -\operatorname{tg} \varphi \operatorname{tg} \sigma. \quad (16)$$

Время восхода и захода Солнца, высоты Солнца по местному времени можно найти в ряде работ (Шаро-

нов, 1945; Гайворонский, Аверкиев, 1949; Янишевский, 1957; Астрономический календарь, постоянная часть, 1962; Шульгин, 1967; и др.) или рассчитать по номограмме Набокова.

В. Длительность ежесуточного освещения. В большинстве работ, в которых рассматриваются реакции растений на свет (фотосинтез, фотопериодизм и т. д.), особое внимание уделяется длине светового периода, под которым понимается интервал от восхода до захода Солнца, и практически не рассматривается переходный период от захода Солнца до темноты (сумерки), в течение которого растения могут реагировать на рассеянную радиацию в атмосфере; поэтому остановимся на этих двух световых периодах.

Длина дня (т. е. продолжительность от момента восхода Солнца до захода, соответствующая прохождению верхнего края солнечного диска через истинный горизонт места) подвержена сезонной изменчивости и зависит от географической широты (табл. 17). На экваторе в течение всего года длина дня одинакова и равна длине ночи, в высоких широтах она зимой уменьшается до нуля, а летом Солнце не опускается за горизонт.

На всех широтах длина дня равна длине ночи в период весеннего (18 марта) и осеннего (25 сентября) равноденствия. В период от весеннего до осеннего равноденствия длина дня от экватора к полюсу возрастает, а с 25 сентября — уменьшается. Минимальная длина дня наблюдается 21 декабря, а максимальная — 21 июня (в северном полушарии).

В экваториальных широтах, где вегетация может идти в течение всего года, длина дня меняется мало. В зоне тропиков минимальная длина дня составляет 10 час 30 мин — 11 час 30 мин, а максимальная — 12 час 30 мин — 13 час 30 мин. Однако даже эти изменения дают возможность для развития в разные сезоны как короткодневных, так и длиннодневных растений. В высоких широтах, где период вегетации ограничен тепловым режимом, длина дня весьма велика.

Сумерки, или сумеречные явления, обусловлены тем, что при заходе (восходе) Солнца прямые лучи не достигают поверхности Земли, но освещают атмосферу, и чем ниже опускается Солнце под горизонт, тем более высокие слои посылают на Землю рассеянный свет.

Таблица 17

Астрономическая продолжительность дня для широт от 0 до 70°
(в часах и минутах)

Дата	Широта, град								
	0	10	20	30	40	50	60	65	70
1 I	12 07	11 33	10 57	10 15	9 22	8 10	6 02	3 56	0
15 I	12 08	11 36	11 04	10 25	9 39	8 33	6 42	5 01	0
1 II	12 07	11 42	11 15	10 45	10 10	9 18	7 57	6 53	5 01
15 II	12 07	11 49	11 30	11 09	10 41	10 06	9 10	8 28	7 22
1 III	12 07	11 57	11 46	11 35	11 17	10 56	10 26	10 05	9 30
15 III	12 07	12 04	12 00	11 58	11 53	11 49	11 42	11 41	11 34
1 IV	12 06	12 08	12 20	12 29	12 39	12 53	13 15	13 33	14 02
15 IV	12 06	12 22	12 36	12 55	13 15	13 45	14 31	15 11	16 08
1 V	12 06	12 29	12 52	13 20	13 53	14 40	15 57	17 04	18 53
15 V	12 07	12 35	13 05	13 41	14 23	15 23	17 06	18 44	23 00
1 VI	12 07	12 40	13 15	13 56	14 49	16 03	18 16	20 44	24 00
15 VI	12 07	12 43	13 20	14 04	15 00	16 20	18 49	21 42	24 00
1 VII	12 07	12 42	13 19	14 03	14 59	16 19	18 45	21 35	24 00
15 VII	12 08	12 40	13 14	13 54	14 45	15 58	18 06	20 23	24 00
1 VIII	12 07	12 34	13 03	13 37	14 17	15 16	16 53	18 22	21 33
15 VIII	12 07	12 27	12 49	13 14	13 47	14 32	15 43	16 45	18 20
1 IX	12 07	12 17	12 29	12 46	13 06	13 31	14 12	14 40	15 34
15 IX	12 06	12 11	12 14	12 14	12 30	12 40	12 57	13 12	13 30
1 X	12 06	12 01	11 56	11 54	11 48	11 41	11 30	11 25	11 12
15 X	12 07	11 55	11 41	11 27	11 12	10 49	10 15	9 50	9 12
1 XI	12 07	11 45	11 24	11 00	10 30	9 49	8 45	7 54	6 32
15 XI	12 07	11 41	11 12	10 39	10 00	9 05	7 36	6 19	3 58
1 XII	12 07	11 35	11 02	10 22	9 34	8 24	6 29	4 44	0
15 XII	12 07	11 33	10 57	10 15	9 22	8 08	5 56	3 50	0

Итак, сумерки — это переходный период от света к темноте вечером или от темноты к свету утром.

Сумерки принято делить на три периода: 1 — гражданские (период между восходом или заходом Солнца и моментом, когда глубина погружения Солнца равна 6 или 7°, что соответствует зенитному расстоянию 96—97°); в конце этого периода нельзя читать или рассмотреть цифры часов; 2 — навигационные сумерки (зенитное расстояние меняется от 96 до 102°); к концу этой фазы видна только линия горизонта; 3 — астрономические сумерки (зенитное расстояние 102—108°). В этот период хорошо видны сильные и плохо видны слабые звезды. После этого наступает собственно ночь.

В период гражданских сумерек освещенность (поток

рассеянной радиации) непрерывно меняется и скорость изменения зависит от скорости погружения Солнца, поэтому она зависит также от времени года и широты.

Как следует из табл. 18, в которой приведены данные по изменению интенсивности радиации, уже к концу гражданских сумерек освещенность падает до 1 лк (в случае безоблачного неба) (Шаронов, 1945).

Таблица 18

Освещенность и интенсивность радиации в период гражданских сумерек (Шаронов, 1945)

Глубина погружения Солнца, град	Освещенность, лк		Интенсивность физиологической радиации (400—700 мкм) для ясного неба	
	без облаков	низкая облачность	эрг/см ² ·сек	мккал/см ² ·мин
0,0	651	244	3300	4,7
0,5	541	131	2700	3,8
1,0	395	75	1970	2,8
1,5	285	70	1475	2,1
2,0	203	28	1015	1,4
2,5	139	15	915	1,3
3,0	96	9	480	0,7
3,5	59	7	295	0,4
4,0	31	5	155	0,2
4,5	18	3	95	0,1
5,0	11	2	55	0,08
5,5	6	0,8	30	0,04
6,0	3	0,5	15	0,02
6,5	2	0,2	10	0,01
7,0	1	0,1	5	0,007

Для ряда растений (особенно короткодневных) подобная освещенность является существенной, что заставляет считаться с этим периодом в течение суток, тогда как интенсивность радиации в навигационные сумерки, по-видимому, слишком мала для осуществления фотобиологических процессов.

Значения продолжительности гражданских сумерек (утренних или вечерних) представлены в табл. 19.

В южных широтах сумерки очень коротки: 22—23 мин на экваторе, 25—27 мин в тропическом поясе. С увеличением широты длительность сумерек возрастает. Уже на широте 60° утренние (вечерние) сумерки

Продолжительность гражданских сумерек (часы — ч., минуты — м.)
изменить на шесть

Дата	Широта.								
	0	10	20	30	35	40	45	50	52
1 I	24 м.	24 м.	25 м.	27 м.	29 м.	31 м.	35 м.	39 м.	42 м.
15 I	23	23	25	27	29	31	34	38	40
1 II	22	23	24	26	28	30	32	37	39
15 II	22	23	24	26	27	29	31	35	37
1 III	22	22	23	25	26	28	31	34	36
15 III	22	22	23	25	26	28	30	34	35
1 IV	22	22	23	25	27	28	31	34	36
15 IV	22	22	24	26	27	29	32	35	38
1 V	23	23	24	26	28	30	34	38	40
15 V	23	23	25	27	29	32	35	41	43
1 VI	23	24	25	27	30	33	37	42	47
15 VI	23	24	26	29	31	34	38	45	50
1 VII	23	23	25	28	31	34	38	45	49
15 VII	23	23	25	27	30	33	37	43	46
1 VIII	22	23	24	27	29	31	35	40	42
15 VIII	22	23	24	26	27	30	33	37	39
1 IX	22	22	23	25	27	29	31	35	36
15 IX	22	22	23	24	26	28	30	33	35
1 X	22	22	23	25	26	27	30	33	34
15 X	22	22	23	25	26	27	31	34	35
1 XI	22	22	24	25	26	29	32	35	36
15 XI	22	22	24	26	27	30	33	37	38
1 XII	23	23	25	27	29	31	34	38	40
15 XII	23	24	25	27	29	32	35	39	42

Примечание. Знак (—) означает, что сумерки длятся всю

на различных широтах от 0 до 70° (для южной широты дату надо
месяцев вперед или назад)

град									
54	56	58	60	62	64	66	68	70	
44 м.	49 м.	52 м.	59 м.	1 ч. 04 м.	1 ч. 15 м.	1 ч. 35 м.	2 ч. 47 м.	2 ч. 14 м.	
43	47	50	55	59	1 07	1 19	1 40	2 52	
41	43	46	50	53	57	1 03	1 13	1 26	
39	40	42	46	48	51	56	1 02	1 09	
38	39	41	44	46	48	52	57	1 02	
37	38	40	43	45	47	51	56	1 01	
37	40	41	44	46	50	54	1 00	1 07	
39	41	44	48	50	55	1 02	1 10	1 23	
43	46	50	56	1 00	1 09	1 24	1 56	—	
47	51	57	1 ч. 05 м.	1 17	1 42	—	—	—	
52	59	1 ч. 09 м.	1 25	—	—	—	н. д.	н. д.	
56	1 ч. 03 м.	1 16	1 45	—	—	н. д.	н. д.	н. д.	
54	1 02	1 15	1 40	—	—	—	н. д.	н. д.	
51	57	1 05	1 20	1 49	—	—	н. д.	н. д.	
45	49	55	1 01	1 50	1 27	2 17	—	—	
41	44	48	52	57	1 04	1 15	1 33	2 28	
38	40	43	45	48	53	58	1 05	1 15	
36	39	41	43	45	49	53	58	1 04	
36	38	40	42	44	47	51	55	1 00	
37	38	40	43	45	48	52	57	1 03	
38	40	42	46	49	53	58	1 05	1 14	
40	43	46	50	54	1 00	1 07	1 19	1 37	
43	46	50	55	1 01	1 10	1 24	1 52	2 38	
45	49	53	59	1 05	1 17	1 39	2 42	2 08	

ночь, н. д. — непрерывный день.

достигают 50—105 мин. В этот период года (лето) ночи не бывает или же она очень коротка, наступают междузорья, или же воспетые А. С. Пушкиным «белые» ночи, когда «одна заря сменить другую спешит, дав ночи полчаса».

Таким образом, общая длительность освещения, физиологическая длина дня в зависимости от времени года и широты больше длины дня, принимаемой ныне во внимание (табл. 20).

Таблица 20

Физиологическая длина дня (продолжительность освещения) для широт от 0 до 70° (на 15-е число каждого месяца)

Месяц	Широта, град								
	0	10	20	30	40	50	60	65	70
I	12 54	12 22	11 54	11 19	10 41	9 49	8 32	7 21	5 44
II	12 51	12 35	12 18	12 01	11 39	11 16	10 42	10 12	9 40
III	12 51	12 48	12 46	12 48	12 49	12 57	13 08	13 11	13 36
IV	12 50	13 06	13 24	13 47	14 13	14 55	16 07	16 59	18 55
V	12 53	13 21	13 55	14 35	15 27	16 45	19 16	24 00	24 00
VI	12 53	13 31	14 12	15 02	16 08	17 50	22 19	24 00	24 00
VII	12 54	13 26	14 04	14 48	15 51	17 24	20 46	24 00	24 00
VIII	12 51	13 13	13 37	14 06	14 47	15 46	17 37	19 07	23 16
IX	12 50	12 55	13 00	13 02	13 26	13 46	14 23	14 58	15 38
X	12 51	12 39	12 27	12 17	12 06	11 57	11 41	11 30	11 18
XI	12 51	12 25	12 00	11 31	11 00	10 19	9 26	8 31	7 12
XII	12 53	12 21	11 47	11 09	10 26	9 26	7 54	6 34	4 16

§ 1. ОСЛАБЛЕНИЕ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ В АТМОСФЕРЕ ЗЕМЛИ

Солнечная радиация, поступающая на верхнюю границу атмосферы, прежде чем дойти до поверхности Земли претерпевает ряд изменений — часть ее поглощается, преобразуясь в основном в тепловую энергию, часть рассеивается молекулами газов воздуха и содержащимися в атмосфере примесями (Кондратьев, 1954; Матвеев, 1965; и др.).

1. Поглощение солнечной радиации в атмосфере

Атмосфера состоит в основном из азота и кислорода¹, объемная концентрация которых составляет около 98%. Поглощение солнечной радиации обусловлено переменными компонентами атмосферы — озоном, водяным паром, углекислым газом и в небольшой степени кислородом.

Озон, находящийся в атмосфере на высотах от земной поверхности до 60—80 км (хотя максимальная концентрация, по данным зондирований, заключена в пределах высот 20—25 км), поглощает практически всю ультрафиолетовую радиацию короче 290—300 мкм. Интенсивная полоса поглощения (полоса Гартлея) в области 220—320 мкм почти соединяется с полосами Хёггинса (300—345 мкм); в видимой области спектра озон поглощает уже не более 2% всей солнечной радиации.

Влияние кислорода на ослабление солнечной радиации невелико: в области более 300 мкм наблюдается слабое поглощение лишь около 690, 760 и 850—1050 мкм.

Поглощение солнечной радиации углекислым газом в физиологической области спектра практически мало и его также можно не принимать во внимание.

Водяной пар и жидкая вода значительно ослабляют солнечную радиацию в инфракрасной области (>700 мкм), тогда как в ультрафиолетовой и видимой областях их роль в ослаблении мала. В инфракрасной (>700 мкм) области имеется ряд широких и интенсивных полос поглощения (табл. 21).

Количество поглощенной радиации меняется в зависимости от количества водяного пара w (табл. 22).²

Вода в атмосфере находится не только в парообразном состоянии, но и в жидкой фазе и обладает более

¹ Состав воздуха в нижних слоях атмосферы рассмотрен в работе Хвостикова (1964).

² Количество водяного пара w , выражаемое в $г/см^2$ или $см$ толщины слоя осадочной воды в вертикальном столбе атмосферы (при сечении $1 см^2$), изменяется от нескольких десятых до 1—3 $г/см^2$; оно рассчитывается по формулам или измеряется спектроскопическим методом (Бадинов, Гальцев, Никольский, 1965).

Таблица 21

Полосы поглощения водяного пара в близкой инфракрасной области спектра

Название полосы	Область спектра, мк	Положение центра полосы (мк) (максимум поглощения)
α	0,70 — 0,74	0,718
0,8 μ	0,79 — 0,84	0,810
рот	0,926 — 0,978	0,935
Ф	1,095 — 1,165	1,130
Ψ	1,319 — 1,498	1,395
Ω	1,762 — 1,977	1,870
X	2,520 — 2,845	2,680

Таблица 22

Поглощение солнечной радиации водяным паром
(мкал/см² · мин) (Кондратьев, 1965)

Полоса	Границы полос	Поток солнечной радиации за пределами атмосферы, мкал/см ² · мин	Общее содержание водяного пара на пути лучей, г/см ²							
			0,5	1,0	2,0	3,0	4,0	5,0	6,0	
α 0,8 μ	0,70—0,74	78,4	1,6	2,4	4,7	5,5	7,1	8,6	10,2	
	0,79—0,84	77,7	1,9	3,1	5,4	6,2	7,7	9,3	10,8	
	0,86—0,99	157,8	14,2	20,5	30,0	36,3	42,6	49,0	52,0	
	1,03—1,23	164,8	16,5	23,0	32,9	37,9	44,5	47,8	51,0	
	1,24—1,53	143,2	53,8	60,1	68,6	75,8	80,1	83,0	84,4	

интенсивными полосами поглощения, чем водяной пар, несколько сдвинутыми в сторону более длинных волн:

	Полоса, мк				
	0,745	0,85	0,98	1,18	1,46
Вода	0,720	0,83	0,935	1,13	1,396
Водяной пар . . .					

В целом же солнечная радиация в диапазоне 0,3—2,5 мк может значительно ослабляться в атмосфере,

даже если не учитывать поглощение твердыми атмосферными примесями, доля которых бывает весьма велика (Фетт, 1961).

2. Рассеяние солнечной радиации в атмосфере

Атмосфера является мутной средой из-за наличия различного рода примесей (аэрозолей) и флуктуаций плотности воздуха, что является причиной рассеяния радиации. Рассеяние на молекулах или их комплексах называют молекулярным или релеевским, а на аэрозольных частицах (пылинках, каплях воды и т. д.) — аэрозольным.

Важной особенностью молекулярного рассеяния является зависимость от длины волны: интенсивность рассеяния обратно пропорциональна λ^4 , поэтому если принять коэффициент рассеяния $K_{\text{расс}}$ за единицу для красной области спектра (700 мкм), то для более коротких длин волн получается:

λ мкм	700	620	570	520	470	440	300
$K_{\text{расс}}$	1,0	1,6	2,2	3,3	4,9	6,4	30,0

В сухой и чистой атмосфере ослабление солнечной радиации почти полностью обусловлено релеевским рассеянием.

Аэрозольное рассеяние лучистой энергии Солнца на крупных частицах¹ — непрозрачных (пыль) и прозрачных (капли воды) — кратко рассмотрено далее. Считается, что аэрозоль неселективен в видимой области. При наличии аэрозоля образуются облака или дымка и цвет неба (облаков) вместо голубого становится белесоватым.

Ослабление солнечной радиации в безоблачной атмосфере обусловлено как молекулярным, так и аэрозольным рассеянием.²

¹ См. Шифрин (1951), Пясковская-Фесенкова (1957), Ван де Хюлст (1961), Фейгельсон (1964), сб. «Прожекторный луч в атмосфере» (1961), Кондратьев, Никольский, Еспова (1966) и др.

² Аэрозоль находится в нижних слоях атмосферы (до 2—3 км), иногда в виде местных «облаков» на высоте 2—6 км (Мюхкюра, 1960), но наблюдается и до 40—80 км (Хвостиков, 1964), где аэрозоли, вероятно, стратосферного происхождения.

3. Общее ослабление солнечной радиации в атмосфере

Ослабление солнечной радиации в атмосфере, обусловленное рассеянием и поглощением, зависит от длины пути солнечного луча l и длины волны и описывается формулой

$$S_m = \int_0^{\infty} S_{0,\lambda} e^{-\int_z^{\infty} a_{\lambda} p dl} d\lambda, \quad (17)$$

где S_m — поток солнечной радиации на уровне z в атмосфере (от нуля на уровне моря), S_0 — поток солнечной радиации за пределами атмосферы, p — плотность воздуха, dl — элемент пути луча, a_{λ} — общий коэффициент ослабления солнечной радиации.

Величина $\int_z^{\infty} a_{\lambda} p dl$ называется оптической толщиной атмосферы τ_{λ} для луча длиной волны λ при зенитном расстоянии Солнца z .

Поскольку высота Солнца над горизонтом меняется, постольку изменяется и путь луча l . За единицу пути луча принимается путь, проходимый лучом через вертикальный столб воздуха, называемый массой атмосферы m . Масса атмосферы — безразмерная величина, показывающая, во сколько раз оптическая толщина в наклонном направлении больше оптической толщины в направлении зенита. Значения m от высоты Солнца, рассчитанные Бемпорадом, приведены в табл. 23.

Таблица 23

Высота Солнца h° при заданных массах m (по Бемпораду)

m	1	2	3	m	h°	m	h°	m	h°
0,0	90°,0	30°,0	19°,3	4,0	14°,3	9,0	5°55'	18	2°21'
0,1	65,4	28,3	18,7	4,5	12,7	9,5	5 34	19	2 09
0,2	56,4	26,9	18,1	5,0	11,3	10	5 14	20	1 58
0,3	50,2	25,6	17,5	5,5	10,6	11	4 40	21	1 47
0,4	45,5	24,5	16,9	6,0	9,3	12	4 11	22	1 38
0,5	41,7	23,5	16,4	6,5	8,5	13	3 47	23	1 29
0,6	38,6	22,5	15,9	7,0	7,9	14	3 25	24	1 21
0,7	36,0	21,6	15,5	7,5	7,3	15	3 06	25	1 13
0,8	33,7	20,8	15,1	8,0	6,8	16	2 50	26	1 06
0,9	31,7	20,0	14,7	8,5	6,3	17	2 35	27	0 59

Величина $e^{-\int_z^{\infty} a_{\lambda} p dl}$ получила название спектрального

коэффициента прозрачности P_{λ} . Тогда можно написать, что

$$P_{\lambda} = e^{-\tau_{\lambda}}. \quad (18)$$

В различных работах используются различные характеристики атмосферы при ослаблении солнечной радиации — спектральный коэффициент прозрачности P_{λ} , оптическая плотность атмосферы D_{λ} ($D_{\lambda} = -\lg P_{\lambda}$), оптическая толщина τ_{λ} (принимается, что τ_{λ} равно $2,3 D_{\lambda}$) и т. д. Чем меньше прозрачность атмосферы, тем больше оптическая толщина или плотность атмосферы, но даже тогда, когда Солнце находится в зените, интенсивность радиации, приходящей к Земле, меньше, чем на границе атмосферы, и поэтому коэффициент прозрачности всегда меньше единицы.

Наибольшая прозрачность имеет место в случае идеальной, т. е. сухой и чистой (без аэрозоля), атмосферы, где ослабление обусловлено лишь молекулярным рассеянием; прозрачность меньше в коротковолновой и увеличивается в длинноволновой области спектра, а оптическая толщина τ_{λ} уменьшается с увеличением длины волны от 0,36 ($\lambda = 0,40 \text{ мк}$) до 0,03 (при $\lambda = 0,7 \text{ мк}$).

Ослабление солнечной радиации, варьирующее в зависимости от синоптической обстановки в условиях ясного неба, в основном обусловлено аэрозолями.

Спектральная зависимость коэффициента аэрозольного ослабления меняется в зависимости от природы, размеров и числа частиц; ослабление может быть как неселективным, так и селективным. Относительное влияние аэрозоля на прозрачность атмосферы должно сказываться более сильно в области длинных волн, где молекулярное рассеяние слабее. Спектральная прозрачность за счет аэрозольного ослабления в видимой области спектра неселективна при осреднении за большой промежуток времени, хотя в каждом конкретном случае такая нейтральность, как правило, не имеет места (Розенберг, 1960).

Спектральную прозрачность атмосферы в зависимости от составляющих можно рассмотреть на примере

данных изучения атмосферы в условиях вертикальной зональности Северного Кавказа (Георгиевский, 1960). Измерения проводились в трех пунктах — в Нальчике (550 м над уровнем моря), в обсерватории Терскол (2200 м) и на Ледовой базе (склон Эльбруса, 3700 м). Средние спектральные значения общей вертикальной оптической плотности D и ее аэрозольной составляющей $D_{\text{аэр}}$ приведены в табл. 24, из которой видно, что общая оптическая плотность убывает, с одной стороны, с ростом длины волны, а с другой — в целом с увеличением высоты над уровнем моря (т. е. прозрачность возрастает). В высокогорных условиях $D_{\text{аэр}}$ весьма мало на всем протяжении спектра; в условиях Нальчика, где замутненность высока, роль $D_{\text{аэр}}$ возрастает и имеет селективный характер.

Таблица 24

Оптическая плотность D и $D_{\text{аэр}}$ (10–3) для разных длин волн по измерениям в 1958 г. (Георгиевский, 1960)

Высота над уровнем моря, м	Длина волны, мкм									
	400	425	450	475	500	525	550	575	600	625
D										
500	243	214	193	166	146	131	124	105	92	85
2200	142	117	94	80	71	64	61	57	54	53
3700	108	90	75	64	53	49	47	46	42	37
$D_{\text{аэр}}$										
500	103	98	102	93	83	77	76	60	52	53
2200	25	22	19	20	19	19	20	18	19	23
3700	12	11	12	13	9	11	11	12	11	12

В целом же можно считать, что при данной высоте Солнца (массе атмосферы) относительный спектральный состав солнечной радиации при безоблачном небе в видимой области спектра почти не зависит от колебаний прозрачности атмосферы, которые обуславливают лишь изменение величины потока солнечной радиации (Кондратьев, Бадинов и др., 1965).

Вместо спектральных величин прозрачности атмосферы часто применяются интегральные характеристики, в частности так называемый фактор мутности T , показывающий при некоторых допущениях, без учета

эффекта Форбса, сколько потребовалось бы масс идеальной атмосферы, чтобы получить такое же ослабление солнечной радиации, какое дает одна масса реальной атмосферы, а также индекс мутности N Махоткина и др., характеристика которых рассматривается в соответствующей литературе.

4. Изменение прозрачности атмосферы

Прозрачность атмосферы (или оптическая толщина ее) является величиной меняющейся. В зависимости от состояния атмосферы P_{λ} варьирует для ясного неба от 0,5 до 0,8 при $\lambda = 400$ мкм, от 0,6 до 0,95 при $\lambda = 600$ мкм, как это показано, например, в работе Поповой (1964). Несмотря на небольшое число измерений, установлено, что прозрачность обнаруживает дневной ход — она велика в утренние, несколько меньше в вечерние часы и минимальна в околополуденное время (Георгиевский, 1960; Рабинович, Гусева, 1961; Бойко, Лившиц, 1961; Попова, 1964; Довгялло, 1965; и др.). Однако подобный ход далеко не всегда выполняется для конкретных дней из-за изменения синоптических условий.

Прозрачность, по средненным данным, выше в зимние месяцы и меньше в летние. В разные годы коэффициент прозрачности (средний для видимой области) несколько меняется, примерно от 0,700 до 0,750.

Наряду с суточной и сезонной имеет место и географическая изменчивость прозрачности атмосферы; принимается, что прозрачность атмосферы в северном полушарии уменьшается с уменьшением широты (табл. 25).

Таблица 25

Географическое распределение фактора мутности T

Широта, град	Декабрь, январь	Март	Июнь, июль	Сентябрь
90–60	1,6	1,9	2,3	2,2
60–50	2,5	2,6	3,2	2,9
50–40	3,0	3,5	4,1	3,6
40–20	3,8	4,0	4,4	4,2
20–0	4,6	4,6	4,6	4,6

Эти данные являются ориентировочными и, как указывает Кондратьев (1965), несколько преувеличенными

для южных широт. В Арктике и Антарктике из-за низких температур и слабого аэрозольного рассеяния прозрачность атмосферы высока (Зверева, 1961).

Прозрачность атмосферы увеличивается с высотой над уровнем моря, как это уже было показано в разд. 3 данной главы; в горных районах спектральные коэффициенты прозрачности могут превосходить таковые на малых высотах на 15—20%.

Некоторые данные указывают на большую прозрачность атмосферы в горах, чем в свободной атмосфере на тех же высотах, но это положение пока не доказано.

Изменения состояния атмосферы (прозрачности) обуславливают различия в приходе солнечной радиации на земную поверхность, что рассматривается в следующих параграфах.

§ 2. ПРЯМАЯ СОЛНЕЧНАЯ РАДИАЦИЯ

1. Распределение энергии в спектре Солнца за пределами атмосферы

Солнце излучает радиацию почти во всем интервале длин волн, однако основное излучение сосредоточено в коротковолновой области 300—700 мкм.

Излучение Солнца, приходящее к верхней границе атмосферы, характеризуется солнечной постоянной (S_0); солнечной постоянной называют то количество лучистой энергии, которое проходит за пределами атмосферы за 1 мин через площадку в 1 см^2 , перпендикулярную к солнечным лучам, при среднем расстоянии между Землей и Солнцем (около 150 млн. км).

Принято, что $S_0 = 1,94 \text{ кал/см}^2 \cdot \text{мин}$, хотя по более новым данным, S_0 составляет $2,00 \pm 0,04 \text{ кал/см}^2 \cdot \text{мин}$ (что соответствует освещенности порядка 140 тыс. лк).

Распределение энергии в спектре Солнца вне атмосферы в диапазоне 0,29—2 мкм, где сосредоточено излучение, рассмотрено в ряде исследований последних лет (Янишевский, 1951; Кондратьев, 1954; Джонсон, 1954; Макарова, 1964—1965; Ситник, 1965; и др.); для интервала 0,28—0,80 мкм оно может быть представлено значениями, полученными Джонсоном (табл. 26).

Таблица 26

Распределение энергии в спектре Солнца за пределами атмосферы в абсолютных единицах) (вт/м^2)

$\lambda_1 - \lambda_2$ мкм	вт/м^2	$\lambda_1 - \lambda_2$ мкм	вт/м^2	$\lambda_1 - \lambda_2$ мкм	вт/м^2
280—285	1,56	420—425	9,47	560—565	9,52
285—290	2,42	425—430	8,80	565—570	9,50
290—295	3,08	430—435	8,70	570—575	9,57
295—300	3,02	435—440	9,40	575—580	9,57
300—305	3,00	440—445	10,40	580—585	9,52
305—310	3,50	445—450	10,70	585—590	9,52
310—315	3,90	450—455	10,89	590—595	9,48
315—320	4,05	455—460	10,89	595—600	9,35
320—325	4,65	460—465	10,75	600—610	18,02
325—330	5,50	465—470	10,89	610—620	17,64
330—335	5,60	470—475	10,70	620—630	17,32
335—340	5,60	475—480	10,80	630—640	16,90
340—345	5,80	480—485	10,47	640—650	16,61
345—350	5,82	485—490	10,00	650—660	16,38
350—355	5,90	490—495	10,20	660—670	16,25
355—360	5,85	495—500	10,30	670—680	15,81
360—365	6,15	500—505	9,80	680—690	15,39
365—370	6,35	505—510	9,80	690—700	14,95
370—375	6,62	510—515	9,65	700—710	15,04
375—380	6,18	515—520	9,60	710—720	14,41
380—385	6,00	520—525	9,65	720—730	14,20
385—390	5,63	525—530	9,75	730—740	13,90
390—395	5,73	530—535	9,85	740—750	13,47
395—400	7,00	535—540	9,90	750—760	13,59
400—405	8,71	540—545	9,90	760—770	12,98
405—410	9,48	545—550	9,75	770—780	12,53
410—415	9,60	550—555	9,74	780—790	12,38
415—420	9,67	555—560	9,58	790—800	12,08

За счет избирательного ослабления солнечной радиации в атмосфере Солнца и Земли к поверхности Земли доходит излучение, в той или иной степени ослабленное и видоизмененное по спектру.

2. Распределение энергии в спектре Солнца в условиях реальной атмосферы

В наиболее общем виде распределение энергии в спектре солнечной радиации и его изменения могут быть представлены на рис. 7 и 8, построенных по данным наблюдений Смитсоновского института (США).

На рис. 8 видно, что при измерениях на уровне моря при m , равных 1, 2, 3, 4, 5 (случай $m=5$ соответствует нижней кривой) в условиях замутненной атмосферы, спектральный состав изменяется в зависимости от вы-

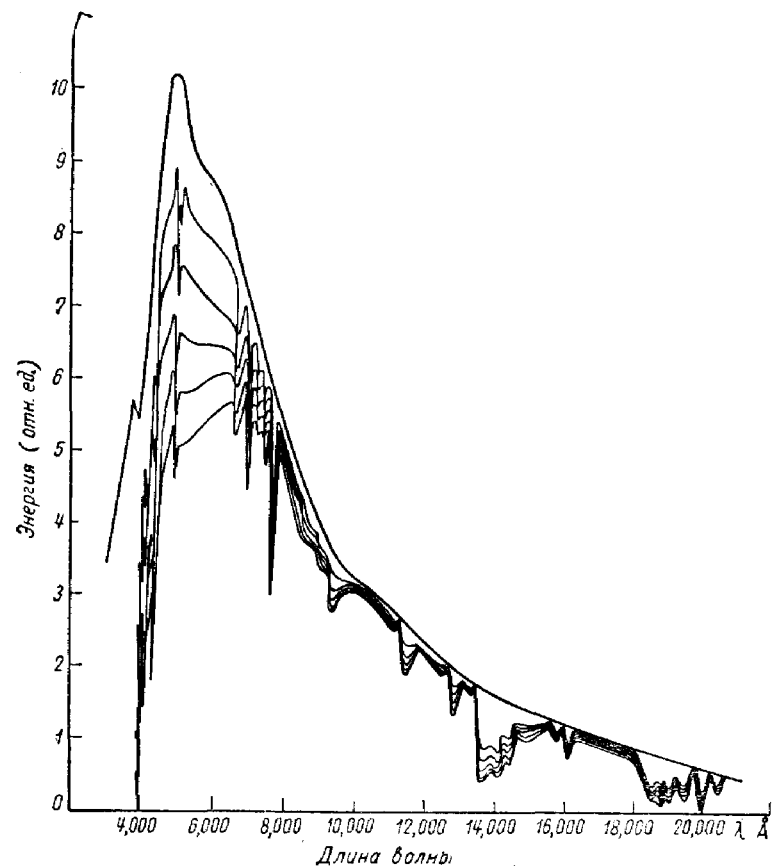


Рис. 7. Распределение энергии в спектре Солнца в ясный день при различных атмосферных массах: $\omega_{\infty}=0,05 \text{ г/см}^2$.

соты Солнца; в инфракрасной области наблюдаются значительные полосы поглощения водяного пара. В высокогорных условиях (рис. 7) (с высокой прозрачностью атмосферы и низким содержанием водяного пара)

изменения спектрального состава носят такой же характер, но абсолютные величины в каждой из областей спектра выше.

Суточные изменения спектрального состава солнечной радиации ограничены в основном диапазоном 400—

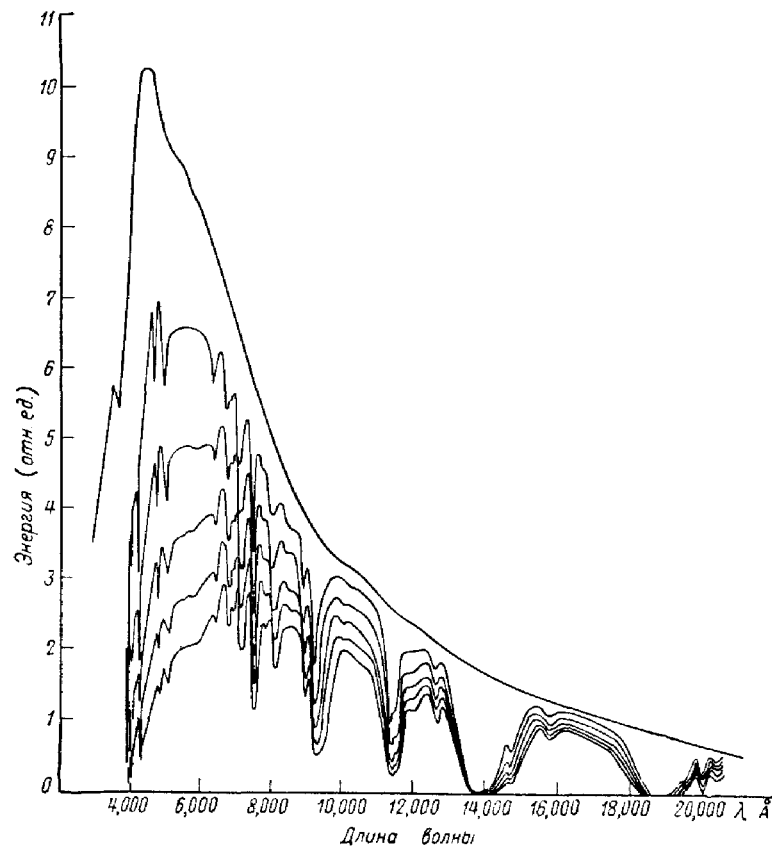


Рис. 8. Распределение энергии в спектре Солнца в условиях замутненной атмосферы; $\omega_{\infty}=1,37 \text{ г/см}^2$.

700 мкм с максимальными интенсивностями радиации, в котором в зависимости от m меняется положение максимума (рис. 9). В ультрафиолетовой (290—400 мкм) и инфракрасной (>700 мкм) областях меняется лишь интенсивность.

В условиях идеальной (т. е. сухой и чистой) атмосферы распределение энергии по спектру в зависимости от m может быть представлено численными значениями¹, приведенными в табл. 27. Внеатмосферное распределение в спектре солнечной радиации соответствует значению солнечной постоянной, равной $1,94 \text{ кал/см}^2 \cdot \text{мин}$.

Таблица 27

Распределение энергии в спектре солнечной радиации при различных массах для сухой и чистой атмосферы (молекулярное рассеяние) ($\text{мкал/см}^2 \cdot \text{мин}$) (S_1 — S_{10} — для масс атмосферы от 1 до 10)

$\lambda_1 - \lambda_2 \text{ мк}$	S_0	S_1	S_2	S_3	S_4	S_6	S_8	S_{10}
0,28—0,30	2,6	0,7	0,2	—	—	—	—	—
0,30—0,32	11,5	4,2	1,6	0,6	0,2	—	—	—
0,32—0,34	22,8	10,6	4,9	2,3	1,1	0,2	—	—
0,34—0,36	23,7	13,1	7,2	4,0	2,2	0,7	0,2	0,0
0,36—0,38	30,5	19,0	11,8	7,4	4,6	1,8	0,7	0,3
0,38—0,40	40,0	27,4	18,8	12,9	8,8	4,2	2,0	0,9
0,40—0,42	55,0	40,4	29,7	21,7	16,0	8,7	4,7	2,6
0,42—0,44	57,0	44,3	34,4	26,8	20,8	12,5	7,6	4,7
0,44—0,46	61,0	49,5	40,2	32,6	26,6	17,6	11,6	7,6
0,46—0,48	62,9	52,8	44,3	37,1	31,2	22,0	15,5	10,9
0,48—0,50	62,5	53,8	46,6	40,3	35,4	26,0	20,1	14,2
0,50—0,52	59,7	52,7	46,5	41,1	36,2	28,2	22,0	17,1
0,52—0,54	57,3	51,5	46,2	41,5	37,3	30,0	24,3	19,7
0,54—0,56	55,5	50,7	46,2	42,2	38,6	32,2	26,8	22,4
0,56—0,58	54,6	50,4	46,6	43,1	39,9	34,0	29,1	24,8
0,58—0,60	54,3	50,7	47,3	44,2	41,4	36,3	31,6	27,4
0,60—0,62	52,8	49,7	46,8	44,0	41,5	36,6	32,6	28,8
0,62—0,64	50,3	47,7	45,2	42,8	40,7	36,6	32,9	29,5
0,64—0,66	48,4	46,1	44,1	42,0	40,1	36,6	33,3	30,5
0,66—0,70	92,3	88,8	85,4	82,2	79,0	73,1	67,2	62,6
0,70—0,74	83,1	80,6	78,1	75,7	73,4	69,0	65,0	61,4
0,74—0,80	106,4	103,8	101,5	99,1	97,1	92,6	88,7	84,0
0,80—0,90	143,4	141,0	138,8	136,5	134,3	130,4	126,1	122,5
0,90—1,00	113,4	112,2	111,1	110,0	108,0	106,5	105,9	102,5
1,00—2,00	426,0	424,6	423,0	421,6	419,7	417,1	413,9	411,0
>2,00	113,0	113,0	113,0	113,0	112,8	112,7	112,7	112,6
Интегральная радиация	1940,0	1779,3	1659,5	1564,7	1487,7	1365,6	1247,5	1198,0

Доля ультрафиолетовой (<0,40 мк) и инфракрасной (>0,74 мк) радиации в этом спектре (%)

УФ	6,7	4,2	2,7	1,8	1,1	0,5	0,2	0,1
ИК	46,5	50,0	53,5	56,2	58,1	63,0	66,6	69,6

¹ См. Кондратьев, 1954; Справочник по геофизике, 1965.

Исходя из таблицы, легко подсчитать потоки радиации в той или иной области спектра в зависимости от высоты Солнца. Данные этой таблицы, как и далее, рассчитаны на перпендикулярную к лучам поверхность. Аналогичные данные были рассчитаны Березкиным (1932).

Рассмотрим более подробно каждую из областей — ультрафиолетовую, видимую, инфракрасную, сделав основной упор на излучение, необходимое для фотобиологических процессов растений (400—800 мкм).

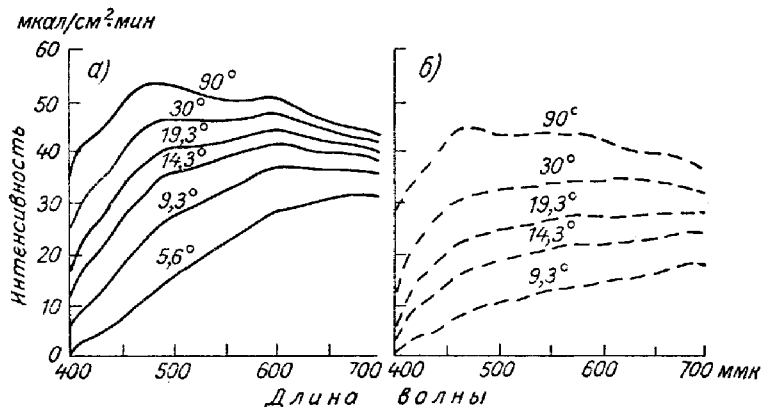


Рис. 9. Распределение энергии в спектре прямой солнечной радиации ($\text{мкал/см}^2 \cdot \text{мин}$) для идеальной (сухой и чистой) (а) и реальной ($\tau_0(\lambda_0) = 0,3$, $w = 2,1 \text{ см}$) атмосферы (б) при различной высоте Солнца.

3. Радиация в ультрафиолетовой, видимой и инфракрасной областях спектра

А. Ультрафиолетовая область спектра. Количество ультрафиолетовой радиации в общем потоке солнечного излучения невелико и составляет 1—5%. Доля всей ультрафиолетовой радиации в общем потоке за пределами атмосферы составляет примерно 9%, в условиях высокогорья в полдень 5—6%, в это же время в условиях города — около 4% (Белинский и др., 1964; Гараджа, 1965; и др.).

Распределению энергии в ультрафиолетовой области спектра посвящен ряд работ (Родионов и др., 1936; Стар, 1951; Сил, 1965; Гараджа, 1966; и др.).

С увеличением высоты Солнца над горизонтом, т. е. с уменьшением массы атмосферы, положение нижней границы ультрафиолетовой области солнечного спектра на уровне земной поверхности сдвигается в область более коротких волн, как это показано в работах Поляковой (1937), Ямпольского (1938) и др. (табл. 28).

Таблица 28

Положение нижней границы ультрафиолетовой области солнечного спектра, по наблюдениям Поляковой в Павловске

Высота Солнца, град	λ м.мк	Высота Солнца, град	λ м.мк	Высота Солнца, град	λ м.мк	Высота Солнца, град	λ м.мк
1	420	7	318	25	302	45	296
2	382	10	312	30	300	50	295
3	352	15	306	35	298		
5	327	20	304	40	297		

Детальному обзору экспериментальных данных по изменению потока УФ радиации в зависимости от высоты Солнца и высоты над уровнем моря посвящены работы Белинского, Гараджи, Незваль (1964), Зайцевой (1964), в которых показано, что с увеличением h_{\odot} интенсивность УФ лучей возрастает, причем особенно сильно в высокогорных условиях, где велика прозрачность атмосферы.

В работе Зайцевой приведены данные, полученные в Ленинграде, Архангельске и Евпатории, показывающие изменение УФ облученности на горизонтальной поверхности¹ и соотношение между потоками прямой и рассеянной радиацией. Из табл. 29 видно, что интенсивность УФ лучей растет с h_{\odot} , а отношение рассеянной D к суммарной Q уменьшается. При малых h_{\odot} (8—10°) УФ излучение почти полностью состоит из рассеянной радиации (Сакунов, Янишевский, 1962; Зайцева, 1964).

В табл. 30 приведены данные об интенсивности ультрафиолетовой радиации в зависимости от оптической толщины атмосферы и содержания водяного пара, полученные расчетным путем на основании материалов о рас-

¹ Поток прямой радиации на нормальной (S) и горизонтальной (S') поверхностях связывает соотношение

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

Таблица 29
Ультрафиолетовая облученность ($\text{мккал}/\text{см}^2 \cdot \text{мин}$) на горизонтальной поверхности в Ленинграде (средняя за 1957—1959 гг.)

Вид излучения	Высота Солнца, град								
	15	20	25	30	35	40	45	50	53,7
Q	12	19	26	30	35	41	47	54	59
S'	1	3	6	9	13	17	22	27	31
D	11	16	20	21	22	24	25	27	28
$D/Q\%$	92	84	80	70	63	59	53	50	47

Таблица 30

Интенсивность ультрафиолетовой радиации (290—400 м.мк) на земной поверхности ($z=0$) при различных оптических толщинах и содержании водяного пара w

τ_0	w см	Масса атмосферы						
		1	1,5	2	2,5	3	4	6

А

0,2	68,7	47,3	33,3	23,4	16,8	8,7	2,6
0,3	59,0	38,0	24,5	16,2	10,7	4,8	1,0
0,5	43,5	24,0	13,0	7,8	4,4	1,5	0,2

Б

0,2	100	69	48	34	24	13	4,0
0,3	100	64	41	27	18	8	1,7
0,5	100	55	30	18	10	3	0,4

В

0,2	0,5	4,7	3,5	2,7	2,1	1,6	0,93	0,38
0,3	0,5	4,3	3,2	2,3	1,7	1,3	0,71	0,26
0,5	0,5	3,7	2,5	1,6	1,2	0,8	0,37	0,08

Г

0,2	3,0	4,9	3,8	—	—	1,8	1,12	0,46
0,3	3,0	4,6	3,5	—	—	1,5	0,83	0,26
0,5	3,0	4,0	2,8	—	—	0,9	0,44	0,11

Примечание. А—интенсивность, выраженная в $\text{мккал}/\text{см}^2 \cdot \text{мин}$; Б—в процентах от излучения при $m=1$; В, Г—в процентах от общего излучения (290—4000 м.мк).

Интенсивность инфракрасной радиации (700—4000 мкм)
на земной поверхности ($z=0$) при различных оптических
толщинах τ_0 и содержании водяного пара w

τ_0	w см	Масса атмосферы						
		1	1,5	2	2,5	3	4	6
А								
0,2	0,5	780	733	695	660	628	571	478
	2,1	701	649	607	571	538	481	392
	3,0	677	624	582	545	511	455	366
0,3	0,5	740	676	625	578	636	462	349
	2,1	664	598	544	499	457	388	285
	3,0	641	575	521	476	434	366	265
0,5	0,5	666	578	506	445	393	307	192
	2,1	596	509	439	381	332	254	154
	3,0	575	488	420	363	315	240	143
Б								
0,2	0,5	53	55	57	—	61	64	70
	2,1	50	52	54	—	57	60	66
	3,0	49	52	54	—	56	59	64
0,3	0,5	54	57	59	—	64	68	75
	2,1	52	54	56	—	61	65	72
	3,0	51	53	55	—	59	63	70
0,5	0,5	57	61	64	—	71	76	84
	3,0	53	57	60	—	66	71	80

Примечание. А—интенсивность, выраженная в $\text{мкал/см}^2 \cdot \text{мин}$;
Б — в процентах от общего излучения (290—4000 мкм).

Таблица 32

Зависимость отношения $\frac{S_{\text{ИК}}}{S}$ от высоты над уровнем моря
при $h_{\odot} = 19,3^\circ$, по С. П. Попову, 1951

Пункт наблюдения	Высота над уровнем моря, м	$\frac{S_{\text{ИК}}}{S}$ %
Евпатория	—	61
Павловск	30	64
Ашхабад	219	67
Ташкент	478	67
Алма-Ата	848	72
Хейрабад	2028	83

пределении энергии по спектру для радиационной модели атмосферы (Авасте, Молдау, Шифрин, 1962). Из таблицы следует, что с увеличением мутности атмосферы (τ соответствует при указанных значениях слабо-, средне- и сильнозамутненной атмосфере) интенсивность УФ радиации снижается, причем тем сильнее, чем больше масса атмосферы.

Б. Инфракрасная область спектра. Характеристика распределения энергии в инфракрасной области спектра (700—4000 мкм) может быть получена из рис. 7 и 8, а также с помощью численных значений, приведенных в ряде работ.

В табл. 31, составленной нами на основании работы Авасте и др. (1962), показано, что поток инфракрасной радиации уменьшается с уменьшением высоты Солнца, с увеличением мутности атмосферы и содержания водяного пара, а относительная интенсивность (в процентах от общего излучения при данных условиях) с увеличением m возрастает, что связано прежде всего с ослаблением видимой радиации.

Наименьшая относительная интенсивность инфракрасных лучей имеет место при прозрачной, но влажной атмосфере, а наибольшая — при замутненной, но сухой атмосфере. В этих случаях доля инфракрасной радиации от общей меняется от 49 до 84%.¹

С увеличением высоты над уровнем моря доля инфракрасной радиации возрастает из-за уменьшения водяного пара в атмосфере (табл. 32).

Этим же объясняется увеличение доли ИК радиации к северу — от 67% в Ашхабаде до 80% на широте Маточкина Шара (Ярославцев, 1945).

В. Распределение энергии в видимой (физиологической) области спектра. Соответственно изменениям потока и доли ИК радиации меняется и видимая радиация (400—700 мкм).

Значения потока видимой радиации в зависимости от состояния атмосферы представлены в табл. 33, из которой видно, что при $m=1$ относительная интенсивность видимой радиации составляет в зависимости от состоя-

¹ Соотношение между видимой и инфракрасной радиацией исследовано Калитиным (1947), Ярославцевым (1945), Поповым (1951) и др.

Таблица 33

Интенсивность радиации в области 400—800 мкм на земной поверхности ($z=0$) (мккал/см²·мин) (А) и относительная интенсивность (в процентах от общего излучения) (Б) при различных оптических толщинах и содержании водяного пара

τ_0	ω см	Масса атмосферы					
		1	1,5	2	3	4	6
А							
0,2		622	551	488	386	308	199
0,3		562	473	399	287	208	112
0,5		458	350	268	159	96	36
Б							
0,2	0,5	42	41	40	37	35	29
	3,0	45	45	44	42	40	35
0,3	0,5	41	40	38	35	31	24
	3,0	45	44	42	39	36	30
0,5	0,5	39	37	34	29	24	16
	3,0	42	41	38	33	28	20

ния атмосферы 39—45%; при низкой высоте солнцестояния (утренние и вечерние часы, северные широты в осенне-весенние месяцы) она варьирует от 16 до 35%. Соотношение радиации в этой области спектра закономерно изменяется, и прежде всего при увеличении или уменьшении массы атмосферы (см. рис. 9). При больших высотах Солнца (60—90°) максимум излучения находится в синих лучах (460—480 мкм). С уменьшением h_{\odot} он постепенно перемещается в область оранжево-красных лучей в связи с тем, что при увеличении m интенсивность коротких длин волн убывает быстрее.

В соответствии с физиологической активностью разных лучей и их поглощением листьями растений область физиологической радиации можно разделить на четыре зоны — сине-фиолетовую (400—500 мкм), желто-зеленую (500—600 мкм), оранжево-красную (600—700 мкм) и дальнюю красную или ближнюю инфракрасную (700—800 мкм). Распределение энергии в области 400—800 мкм приведено в табл. 34 (Авасте и др., 1962), а в табл. 35 представлены потоки синей и красной областей спектра при различных состояниях атмосферы, рассчитанные на основании данных упомянутой работы.

Из табл. 35 следует, что при высоком солнцестоянии ($m=1$) поток синих лучей или больше потока красных лучей, или почти равен ему, но с увеличением h_{\odot} количество последних намного превосходит радиацию в синей области спектра.

Однако поскольку поглощение радиации листом и пигментами максимально в более узких участках спектра (440—480 и 640—680 мкм), являющихся одновременно и наиболее активными, можно привести данные, свидетельствующие о том, что при любой мутности атмосферы поток синих лучей больше потока красных и дальних красных при малых m и меньше потока красных и дальних красных при больших массах атмосферы (табл. 36).

С увеличением высоты над земной поверхностью увеличивается прозрачность атмосферы, уменьшается количество водяных паров (на единицу поверхности) и вследствие этого интенсивность радиации в синей области спектра возрастает.

Рассмотрим детальнее распределение энергии в спектре прямой солнечной радиации (400—800 мкм) для стандартной радиационной модели атмосферы, рассчитанной Авасте, Молдау, Шифриным (1962). Примем, что состояние атмосферы характеризуется оптической толщиной 0,3, что соответствует среднезамутненной атмосфере; содержание водяного пара равно 2,1 см.

В табл. 34 представлены расчетные данные, выполненные на основании указанной выше модели. Как следует из таблицы, в которой $z=0,5$ и $z=3,0$ км, интенсивность прямой радиации для каждого из рассматриваемых диапазонов всюду выше в случае $z=3,0$ км. Особенно ощутимы различия для малых высот Солнца над горизонтом.

В пределах видимой области максимум излучения, как это видно из таблицы, быстро сдвигается в сторону более длинных волн при $z=0,5$ км, в то время как при $z=3,0$ км он остается в синей области (440—480 мкм) вплоть до $h_{\odot}=20^{\circ}$.

Относительная интенсивность различных областей спектра представлена в табл. 37 и на рис. 10. В пределах физиологического излучения с увеличением зенитного расстояния доля синих лучей уменьшается, а доля красных возрастает. Относительная интенсивность желто-зеленых лучей практически одинакова для разных высот.

Распределение энергии в спектре прямой солнечной радиации атмосферы ($\tau_0(\lambda_0) = 0,3$, $\omega = 2,1$ см)

$\lambda_1 - \lambda_2$ мк	m					
	1	1,5	2	2,5	3	4
	h_{\odot}°					
	90	41,7	30	23,5	19,3	14,3

 $z = 0,5$ км

0,29—4,00	1387	1235	1114	1004	914	765
0,29—0,40	68,3	46,8	32,6	22,8	16,3	8,3
0,70—4,00	710,0	655,2	609,5	569,3	534,5	473,9
0,40—0,70	608,9	533,4	471,6	411,6	362,7	282,7
0,40—0,79	752,2	667,2	596,5	528,3	471,8	378,2
0,40—0,44	69,1	55,4	44,4	35,6	28,5	18,4
0,44—0,48	87,5	73,6	61,8	52,0	43,7	30,8
0,48—0,52	85,5	74,1	64,2	55,6	48,2	36,2
0,52—0,56	86,1	75,9	66,8	58,7	51,8	40,2
0,56—0,60	85,7	76,2	67,8	60,5	53,8	42,7
0,60—0,64	80,0	72,3	68,9	59,1	53,5	43,6
0,64—0,68	78,0	71,4	65,8	60,4	55,6	47,0
0,68—0,70	37,0	34,5	31,9	29,7	27,6	23,8
0,70—0,74	65,3	60,3	55,7	51,5	47,7	41,0
0,74—0,79	78,0	73,5	69,2	65,2	61,4	54,5
0,40—0,50	204,3	166,2	138,3	115,6	96,3	57,3
0,50—0,60	209,6	189,0	166,7	146,8	129,7	111,0
0,60—0,70	195,0	178,2	166,6	149,2	136,7	114,4
0,70—0,79	143,3	133,8	124,9	116,7	109,1	95,5

(мкал/см²·мин) для стандартной радиационной модели на перпендикулярной к лучам поверхности

	m							
	6	1	1,5	2	2,5	3	4	6
	h_{\odot}°							
	9,3	90	41,7	30	23,5	19,3	14,3	9,3

 $z = 3,0$ км

555	1585	1478	1376	1303	1231	1106	912
2,2	88,5	68,3	53,6	42,6	33,6	21,6	9,2
378,4	817,3	781,4	741,9	723,6	699,6	656,9	584,4
174,7	679,4	627,8	580,5	537,2	497,4	427,3	318,1
247,9	833,7	777,2	724,6	676,8	632,4	553,6	428,7
7,6	90,8	88,5	76,9	70,6	64,9	54,9	39,2
15,3	109,0	102,1	95,5	89,6	83,9	73,7	56,9
20,4	102,7	97,3	92,4	87,7	83,3	74,8	60,7
24,2	100,7	95,8	91,3	87,2	83,0	75,8	62,0
26,8	98,2	93,6	89,3	85,1	81,2	73,8	61,0
29,1	90,4	87,0	83,5	80,3	77,1	71,2	60,7
33,6	86,7	84,0	81,6	79,2	76,8	72,4	64,1
17,7	40,9	40,0	39,0	38,1	37,2	35,4	32,2
30,4	75,2	73,5	71,9	70,3	68,5	65,9	60,6
42,8	85,0	83,5	82,0	80,6	79,2	76,5	71,4
33,1	230,9	206,9	185,1	165,7	148,6	119,2	77,5
61,2	237,8	220,2	204,7	190,1	176,2	151,8	112,6
80,4	210,7	200,7	190,7	181,4	172,6	156,3	128,0
73,2	154,3	149,4	144,1	139,6	135,0	126,3	110,6

Таблица 35

Интенсивность синей (400—500 мкм) и красной (600—700 мкм) радиации при различных оптических толщинах для $z=0$ (мккал/см²·мин)

τ_0	Область, мкм	Масса атмосферы					
		1	1,5	2	3	4	6
0,2	400—500	203,6	171,3	144,2	102,5	73,3	37,7
	600—700	199,0	183,9	170,1	145,4	124,4	91,4
0,3	400—500	180,3	142,9	133,2	71,5	58,0	18,5
	600—700	182,9	161,9	143,5	112,5	88,6	54,8
0,5	400—500	141,5	99,5	70,0	34,6	17,5	4,4
	600—700	154,2	125,6	102,3	67,9	45,1	19,8

Таблица 36

Интенсивность радиации (мккал/см²·мин) на земной поверхности ($z=0$) при различных оптических толщинах атмосферы

τ_0	Область, мкм	Масса атмосферы					
		1	1,5	2	3	4	6
0,2	440—480	89,4	75,9	64,5	46,5	33,6	17,5
	640—680	79,3	73,6	68,5	59,0	50,9	37,9
	700—740	68,3	64,2	60,2	53,2	47,1	37,0
0,3	440—480	79,3	63,5	50,7	32,5	20,8	8,5
	640—680	73,0	64,9	57,8	45,8	36,4	22,9
	700—740	63,3	57,4	51,7	42,4	34,8	23,4
0,5	440—480	62,4	44,3	31,4	15,8	8,0	2,0
	640—680	61,7	50,7	41,6	27,9	18,8	8,4
	700—740	54,3	45,5	38,0	21,7	18,8	9,3

Из табл. 37 и рис. 10 также следует, что соотношение радиации в отдельных областях спектра меняется: до высоты Солнца 50° интенсивность красных лучей больше, чем синих, особенно при малых h_{\odot} .

С увеличением высоты над уровнем моря и изменением прозрачности атмосферы интенсивность синих лучей становится больше интенсивности красных утром значительно раньше (при 35°) и, следовательно, при одной и той же длине дня (для данной широты) период преобладания синих лучей возрастет (табл. 38).

Проведенные нами расчеты показывают (Шульгин, 1967), что при средних условиях атмосферы длитель-

ность периодов, в течение которых интенсивность радиации в синей области превышает таковую в красной, неодинакова для разных широт и времени года: на экваторе она максимальна весной и осенью (март, сентябрь), а начиная с тропических широт — в летние месяцы (табл. 38 и 39). С увеличением широты до 30° от экватора этот период возрастает от 4 до 6 час, а затем уменьшается.

Подобные закономерности можно отметить для высокогорных условий, где длительность действия синего света высокой интенсивности еще больше (около 8 час).

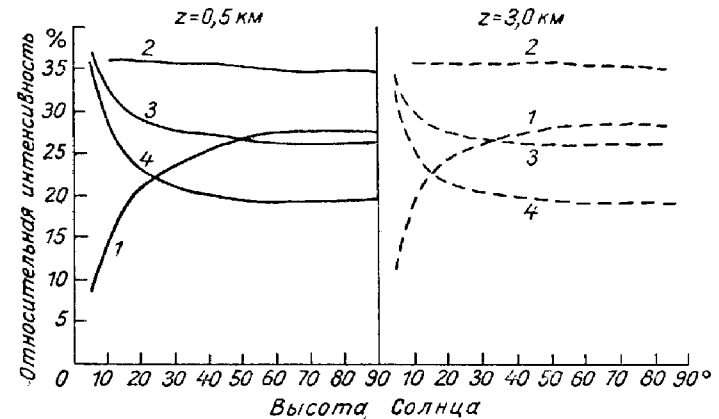


Рис. 10. Относительная интенсивность прямой солнечной радиации для стандартной радиационной модели атмосферы ($\tau_0(\lambda_0) = 0,3$, $\omega = 2,1$ см) в зависимости от высоты Солнца. 1 — синяя (400—500 мкм), 2 — желто-зеленая (500—600 мкм), 3 — красная (600—700 мкм) и 4 — дальняя красная (700—790 мкм) области спектра.

Нетрудно заметить, что подобные зависимости касаются и соотношения синих и дальних красных, красных и дальних красных лучей: чем короче период с преобладанием синих лучей, тем дольше в течение дня период с преобладанием дальних красных лучей. Этот период заметно возрастает при переходе от тропических к северным широтам.

В летние месяцы растения южных и особенно северных широт прежде всего получают оранжево-красные лучи, преобладающие в утренние и вечерние часы. При

Таблица 37

Относительная интенсивность различных областей спектра прямой солнечной радиации в процентах от общего (290—4000 мкм), фотосинтетического (400—700 мкм) и фотоморфогенетического (400—790 мкм) излучения

Излучение, мкм	m						
	1	1,5	2	2,5	3	4	6
	h ₀						
	90	41,7	30	23,5	19,3	14,3	9,3
z = 0,5 км							
290—400	4,9	3,8	2,9	2,2	1,8	1,1	0,4
400—700	43,9	43,2	42,2	41,0	39,7	37,0	31,5
700—4000	51,2	53,0	54,9	56,8	58,5	61,9	68,1
400—500	33,6	31,2	29,4	28,1	26,7	23,8	18,9
500—600	34,4	35,4	35,3	35,6	35,7	35,7	35,1
600—700	32,0	33,4	35,3	36,3	37,6	40,5	46,0
400—500	27,2	24,9	23,2	21,9	20,3	15,2	13,3
500—600	27,9	28,3	28,0	27,8	27,5	29,4	24,7
600—700	25,9	26,8	28,0	28,3	29,0	30,2	32,4
700—790	19,0	20,0	20,8	22,0	23,2	25,2	29,6

Продолжение

Излучение, мкм	m						
	1	1,5	2	2,5	3	4	6
	h ₀						
	90	41,7	30	23,5	19,3	14,3	9,3
z = 3,0 км							
290—400	5,6	4,6	3,9	3,3	2,7	1,9	1,0
400—700	42,8	42,5	42,2	41,2	40,4	38,6	34,9
700—4000	51,6	52,9	53,9	55,5	56,9	59,5	64,1
400—500	34,0	33,0	31,8	30,9	30,0	28,0	24,4
500—600	35,0	35,4	35,4	35,4	35,4	35,4	35,4
600—700	31,0	31,9	32,8	33,7	34,6	36,6	40,2
400—500	27,8	26,6	25,6	24,5	23,5	21,6	18,0
500—600	28,5	28,4	28,3	28,1	27,9	27,4	26,3
600—700	25,3	25,8	26,3	26,8	27,3	28,3	29,9
700—790	18,4	19,2	19,8	20,6	21,3	22,7	25,8

Таблица 38

Число часов (в процентах от общей длины дня) с преобладанием синей (400—500 мкм) по сравнению с дальней красной (700—790 мкм) радиацией (А) и синей (400—500 мкм) по сравнению с красной (600—700 мкм) радиацией (Б)

Широта, град	z = 0,5 км							z = 3,0 км						
	XII	I XI	II X	III IX	IV VIII	V VII	VI —	XII	I XI	II X	III IX	IV VIII	V VII	VI —
А														
0	69	69	69	70	70	70	69	81	81	82	83	82	81	81
20	61	60	66	69	71	72	71	76	83	85	81	83	84	82
30	47	51	60	67	69	72	70	68	79	82	80	83	83	81
40	0	32	51	63	67	70	68	61	72	79	77	82	82	80
50	0	0	32	54	62	67	64	—	—	—	—	—	—	—
60	0	0	0	35	55	60	57	—	—	—	—	—	—	—
70	0	0	0	0	36	47	47	—	—	—	—	—	—	—
Б														
0	36	39	41	44	41	39	37	56	58	59	60	59	58	56
20	0	0	28	38	43	44	43	41	43	52	57	59	61	59
30	0	0	0	30	40	41	43	0	20	43	53	57	60	59
40	0	0	0	0	17	39	38	0	0	20	45	55	57	56
50	0	0	0	0	13	30	31	0	0	0	0	47	53	51
60	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	28	43	42
70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	—

Таблица 39

Число часов с преобладанием синей (400—500 мкм) по сравнению с красной (600—700 мкм) радиацией в течение дня

Широта, град	z = 0,5 км						
	XII	I XI	II X	III IX	IV VIII	V VII	VI
0	4,26	4,40	5,00	5,20	5,00	4,40	4,26
20	0	0	3,20	4,40	5,20	5,42	5,44
30	0	0	0	3,40	5,06	5,26	6,00
40	0	0	0	0	2,18	5,26	5,44
50	0	0	0	0	1,50	4,30	5,04
60	0	0	0	0	0	0	3,00
70	0	0	0	0	0	0	0

Продолжение

Широта, град	$z = 3,0$ км						
	XII	I XI	II X	III IX	IV VIII	V VII	VI
0	6,50	7,00	7,10	7,20	7,10	7,00	6,50
20	4,28	4,52	6,04	6,58	7,34	7,52	7,56
30	0	2,10	4,56	6,26	7,30	8,04	8,18
40	0	0	2,16	5,26	7,10	8,06	8,24
50	0	0	0	0	6,24	8,00	8,24
60	0	0	0	0	4,30	7,10	8,00
70	0	0	0	0	—	—	—

этом в северных широтах (60—65°), где в летние месяцы господствует длинный день, удельный вес утренних и вечерних суток значительно больше, чем в южных широтах.

В дневной период (высота Солнца >50°), когда интенсивность синей радиации больше красной, возрастает значение синего цвета для растений, особенно в тропических широтах (20—30°), где длина этого периода достигает наибольших значений—6 час. В более высоких широтах длительность этого периода сокращается. В горных районах (находящихся почти всюду южнее 45—40° с. ш.) при данных условиях атмосферы интенсивность синего света в течение большей части дня выше, чем дальнего красного и красного. Разумеется, в зависимости от реальных условий прозрачности атмосферы эти соотношения могут меняться как в ту, так и в другую сторону, однако в целом с увеличением z возрастает доля коротковолновой радиации, в частности синей (Бирюкова, 1959; и др.).

Таким образом, соотношение потоков радиации в синей и красной областях спектра меняется: при малых высотах Солнца преобладает красная и дальняя красная радиация, при больших—синяя. Поскольку поглощение радиации листом в этих областях примерно одинаковое (около 85—92%), при малых высотах Солнца растение может получать больше красной, а при больших высотах—синей радиации.

Данное соотношение распределения энергии по спектру имеет место лишь при расчете радиации на равноудаленную шкалу длин волн, наиболее распространенную в

настоящее время, хотя с таким же основанием можно применять, например, равноудаленную шкалу частот. Действительно, в этом случае максимум излучения смещается в сторону более длинных волн независимо от m .

Поскольку

$$\lambda = \frac{c}{\nu}, \quad (19)$$

то

$$I_\nu = I_\lambda \frac{c}{\nu^2}, \quad (20)$$

где I_λ — интенсивность радиации в шкале длин волн (на 1 мкм или 1 мк), I_ν — интенсивность радиации в абсолютных единицах на 1 гц в равночастотной шкале.

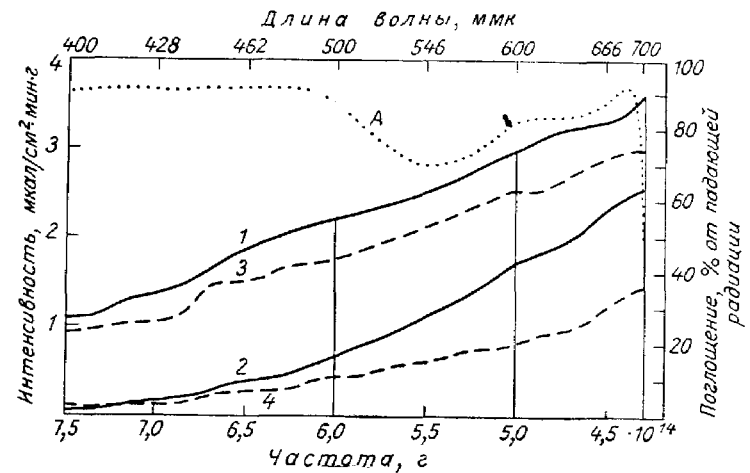


Рис. 11. Распределение энергии в спектре прямой солнечной радиации (мккал/см²·сек) для идеальной (1, 2) и реальной (3, 4) атмосферы.

1, 3) $h_{\odot} = 90^{\circ}$, 2) $h_{\odot} = 5,1^{\circ}$, 4) $h_{\odot} = 9,3^{\circ}$. А — поглощение лучистой энергии листом.

Рассмотрим, что же получается с соотношением радиации при равночастотной шкале. На рис. 11 приведено распределение энергии в спектре Солнца для идеальной атмосферы при $h_{\odot} = 90^{\circ}$ (кривая 1) и $h_{\odot} = 5,1^{\circ}$ (кривая 2), полученное путем применения в уравнении (20) зна-

чений I_λ из табл. 28. В этом случае значения I_λ (в $\text{мккал}/\text{см}^2 \cdot \text{мин} \cdot \text{ммк}$) выражены в шкале частот через $\text{мккал}/\text{см}^2 \cdot \text{мин} \cdot \text{гц}$. На этом же рисунке кривые 3 и 4 соответствуют распределению энергии в спектре излучения Солнца для реальной атмосферы ($\tau_0 = 0,3$, $\omega = 2,1 \text{ см}$).

Поскольку спектр поглощения радиации листом не изменяется, в какой бы шкале его ни выражали, ясно, что соответствующему частотному диапазону излучения соответствует определенный диапазон длин волн. Так, физиологически активная синяя область спектра, поглощаемая листом, лежит в диапазоне частот $7,5-6,0 \text{ гц}$, а красная — между $5,0-4,3 \cdot 10^{14} \text{ гц}$. Интегрирование потока радиации по этим областям приводит к результатам, приведенным в табл. 40.

Таблица 40

Относительная интенсивность радиации в различных областях спектра (в процентах от излучения в диапазоне $400-700 \text{ ммк}$, соответствующем $7,5-4,3 \cdot 10^{14} \text{ гц}$)

$\lambda_1 - \lambda_2$ ммк	$\nu_1 - \nu_2$ 10^{-14} гц	$S_{\text{ид}}$		$S_{\text{реал}}$	
		90°	5°	90°	10°
400—700	7,5—4,3	100	100	100	100
400—500	7,5—6,0	31,7	18,1	33,2	13,6
500—600	6,0—5,0	35,6	36,4	36,5	38,0
600—700	5,0—4,3	32,7	45,5	30,2	48,4
410—480	7,5—6,25	24,8	12,7	25,8	9,0
630—700	4,76—4,28	22,0	32,4	20,1	33,8

При больших высотах Солнца доля радиации больше в диапазоне частот, где поглощение максимально в синих лучах, а при малых h_\odot поток максимален в зоне поглощения оранжево-красных лучей. Доля желто-зеленых лучей (физиологически мало эффективных) при разном энергетическом выражении шкалы (по λ или ν) остается практически постоянной, не зависящей от m , т. е. не имеющей суточного хода.

4. Временная и пространственная изменчивость потоков прямой солнечной радиации

В разделе 3 рассмотрены закономерности изменения соотношения потоков в отдельных областях спектра прямой солнечной радиации в зависимости от высоты Солнца при средних условиях атмосферы. Теперь мы рассмотрим общие закономерности изменения потоков, связанные с суточным ходом в разные сезоны на различных географических широтах при условии безоблачного неба.

Поток прямой солнечной радиации на перпендикулярную поверхность вне зависимости от широты имеет простой суточный ход с максимумом в околополуденные часы, поскольку масса атмосферы в это время минимальна. Суточный ход выражен сильнее в южных широтах, так как в северных широтах высота Солнца достигает меньших значений; на северном полюсе, например, изменение высоты Солнца в течение суток настолько мало, что здесь практически нет суточного хода. Сезонные изменения потока в течение года зависят от широты и времени дня. В полдень наибольший годовой ход имеет место в северных широтах и минимальный — в южных. На экваторе наблюдаются максимумы прихода радиации в месяцы весеннего и осеннего равноденствия, что обусловлено максимальными высотами Солнца; в остальные месяцы амплитуда невелика.

Рассмотрим годовой и широтный ход потока физиологической радиации ($400-800 \text{ ммк}$) на нормальной поверхности для декабря и июня (на 21-е число) при постоянных условиях реальной атмосферы ($\tau_0 = 0,3$, $\omega = 2,1 \text{ см}$). В декабре (рис. 12) наибольшая интенсивность радиации имеет место на экваторе. С увеличением широты длина дня сокращается, высота Солнца в полдень меньше и вместе с этим снижается интенсивность радиации. Летом поток в целом в дневные часы ниже в высоких широтах, но в утренние и вечерние часы возрастает с увеличением широты.

Так как с изменением высоты Солнца меняется соотношение спектральных потоков, то рассмотрим сезонные изменения для разных широт (рис. 13). В зимние месяцы вместе с уменьшением потока (в области $400-700 \text{ ммк}$) от юга к северу наиболее сильно уменьшается интенсивность сине-фиолетовых лучей, тогда как летом она

возрастает, особенно в полуденные часы. В любом случае с увеличением широты поток инфракрасной радиации увеличивается в большей степени (700—4000 мкм), чем видимой.

Суточный и годовой ход потока радиации на разных широтах проявляется значительно сильнее, когда рассматривается приход не на перпендикулярную, а на горизонтальную поверхность, как это наглядно видно из

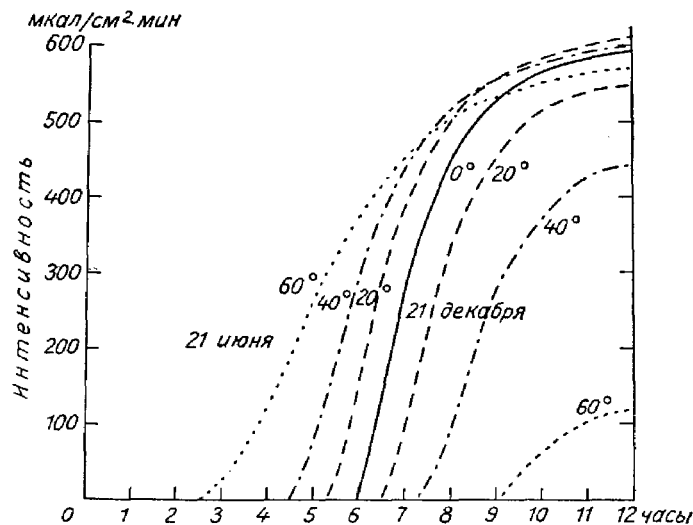


Рис. 12. Суточный ход прямой солнечной радиации (400—790 мкм) для 21 июня и 21 декабря; $\tau_0(\lambda_0) = 0,3$, $w = 2,1$ см.

рис. 15, где представлены результаты наблюдений Калинина, и рис. 16 (по данным рис. 13). Годовой ход радиации для отдельных областей спектра физиологической радиации виден также по относительным величинам, представленным на рис. 17, где даны полуденные значения для разных широт (в процентах от радиации в области 400—800 мкм).

В связи с изменением суточного хода на разных широтах будет изменяться и дневная сумма радиации в каждой из областей спектра. В табл. 41 показано, что в течение всего дня сумма радиации больше в красной и меньше в синей области спектра, особенно в высоких ши-

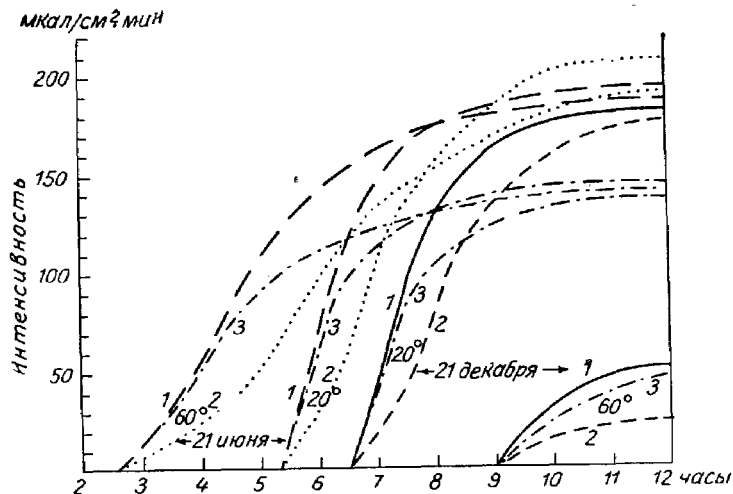


Рис. 13. Суточный ход прямой солнечной радиации в красной (1), синей (2) и дальней красной (3) областях ($\tau_0(\lambda_0) = 0,3$, $w = 2,1$ см) для 20 и 60° с. ш. (21 июня).

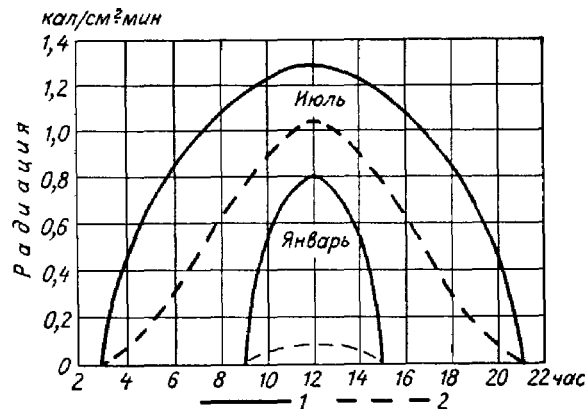


Рис. 14. Суточный ход потока прямой солнечной радиации на перпендикулярную (1) и горизонтальную (2) поверхности для Павловска в июле и январе.

ротах; в дневные часы различия меньше, в утренние и вечерние — больше. Здесь же виден вклад утренних часов в общую сумму радиации.

В реальных условиях прозрачность атмосферы и содержание водяного пара меняются, вследствие чего потоки могут как ослабляться, так и возрастать; поэтому приведенные значения следует рассматривать как схематически приближенные, тем более что конкретных сведений о сезонных и широтных изменениях спектральных потоков пока еще нет. Более того, в реальных условиях

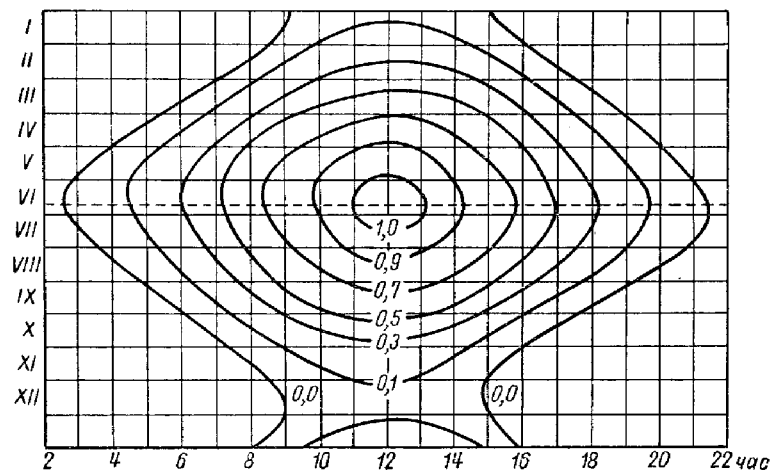


Рис. 15. Изоплеты потока прямой солнечной радиации на горизонтальную поверхность по данным наблюдений в Павловске.

небо не бывает постоянно безоблачным, поэтому как суточный, так и сезонный ход потока солнечной радиации оказывается более сложным, а общий приход радиации уменьшается (табл. 42 и рис. 18). Из рисунка видно, что, чем больше широта, облачность и мутность атмосферы, тем больше разрыв между теоретически возможными и реальными значениями; в областях муссонного климата (Приморье) летом наблюдается второй минимум прихода прямой солнечной радиации (Плешкова и др.).

На рис. 19 представлены данные по числу часов солнечного сияния (Берлянд, 1961), которые являются иллюстрацией различного прихода солнечной радиации.

§ 3. РАССЕЯННАЯ РАДИАЦИЯ

Приходящая к земной поверхности радиация представляет собой как прямую солнечную, так и рассеянную радиацию. При сплошной облачности, когда небо за-

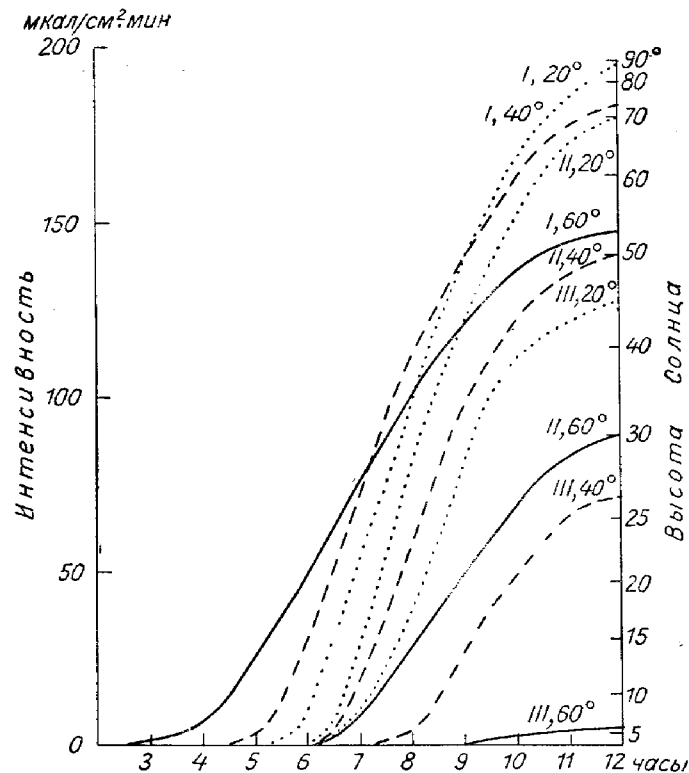


Рис. 16. Суточный ход прямой солнечной радиации (600—700 мкм) на горизонтальной поверхности в декабре (III), марте (II) и июне (I) для широт 20,40 и 60° ($\tau_0(\lambda_0) = 0,3$, $\omega = 2,1$ см).

крыто относительно равномерным слоем облаков, на Землю поступает только рассеянная радиация, состоящая из суммы рассеянной облаками прямой радиации и рассеянной радиации атмосферы над и под облаками.

Таблица 41

Количество прямой солнечной радиации на перпендикулярную поверхность (*кал/см²·день*) (А) в дневные часы (с 7 до 17 час) (Б) и в утренние и вечерние (до 7 час и после 17 час) (В) на 21-е число для синих (С) и красных (К) лучей.
Значения округлены до 1 *кал/см²*

Месяц	Лучи	Широта, град															
		0				20				40				60			
		А				Б				В							
XII	С	97	77	42	6	94	76	42	6	3	1	0	0				
	К	110	92	62	13	103	90	62	13	7	2	0	0				
III, IX	С	101	100	89	63	97	97	87	61	4	3	2	2				
	К	116	115	101	88	109	109	96	85	7	6	5	4				
VI	С	100	112	124	131	97	103	109	103	3	9	15	28				
	К	107	127	139	149	101	113	111	104	6	14	28	45				

1. Распределение энергии в спектре рассеянной радиации безоблачного неба

Спектральное распределение рассеянной радиации изучалось многими исследователями.¹

Спектральный состав рассеянной радиации характеризуется максимумом энергии в коротковолновых (400—480 мкм) лучах (рис. 20). В отличие от прямой солнечной радиации, излучение которой сосредоточено в узком телесном угле, рассеянная радиация поступает на горизонтальную площадку из всех точек полусферы, ее интенсивность для разных углов различна (рис. 21). Минимальная яркость неба имеет место в стороне, противоположной Солнцу (Вейнберг, 1951; Ярославцев, 1953; Федорова, 1965; и др.). От околосолнечной половины неба поступает в целом около 80% радиации. С уменьшением высоты Солнца происходит как бы сглаживание основных максимумов и снижается интенсивность радиации.

В последние годы Авасте, Молдау, Шифриным были рассчитаны спектральные интенсивности рассеянной радиации для стандартной радиационной модели атмо-

¹ См. Кринов, Шаронов, 1936—1939; Янишевский, 1951; Кондратьев, 1954; Кондратьев и др., 1962, 1963, 1965; Джад и др. 1964; Винч и др., 1966; Састри, Дзэ, 1966; Ленц, 1962; и др.

сферы с $\tau_0(\lambda_0)=0,3$ и содержанием водяного пара $w=2,1$ см по методу, изложенному ранее (Авасте и др., 1962) (рис. 22). Из рисунка видно, что с уменьшением h_{\odot} интенсивность радиации снижается в коротковолновых лучах в большей степени, чем в длинноволновых. Уже

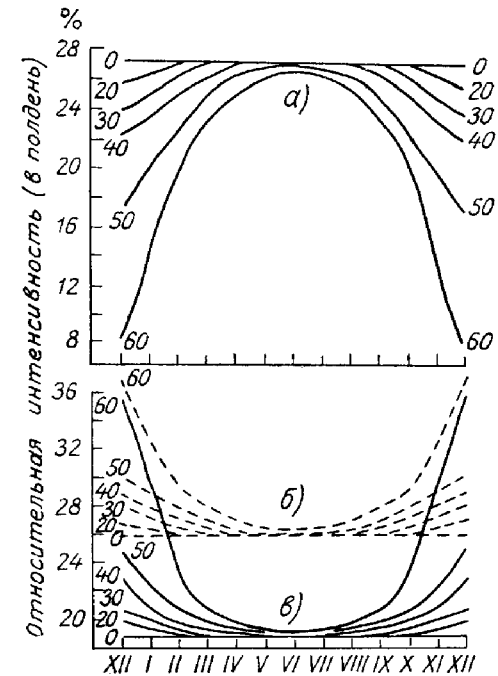


Рис. 17. Годовой ход потока прямой солнечной радиации в полдень для синей (а), красной (б) и дальней красной (в) областей спектра.

Цифры около кривых обозначают географическую широту.

при высоте менее 10° (кривая 3) различия в распределении интенсивности радиации относительно сглаживаются и интерполяция данных позволяет, вероятно, говорить о том, что при малых h_{\odot} ($< 10^\circ$) спектральные различия должны быть еще менее выражены.

На рис. 23 изображена зависимость относительной

Таблица 42

Средние месячные величины потока солнечной радиации (кал/см²·мин) на горизонтальную поверхность для различных высот Солнца по наблюдениям Н. Н. Калитина в Павловске

Высота Солнца, град	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
3	0,03	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,01	0,01	0,02	0,02	0,03	0,03
5	0,06	0,05	0,05	0,04	0,04	0,04	0,03	0,04	0,04	0,05	0,05	0,06
7	0,09	0,09	0,08	0,07	0,07	0,06	0,06	0,06	0,07	0,08	0,09	0,10
9	0,13	0,13	0,12	0,11	0,10	0,10	0,09	0,10	0,10	0,12	0,13	—
11	—	0,17	0,16	0,15	0,14	0,13	0,12	0,13	0,14	0,16	0,18	—
13	—	0,22	0,20	0,19	0,18	0,17	0,16	0,17	0,18	0,20	0,22	—
15	—	0,26	0,25	0,23	0,21	0,21	0,20	0,21	0,22	0,24	0,27	—
17	—	0,31	0,29	0,27	0,25	0,25	0,24	0,25	0,27	0,29	—	—
19	—	0,36	0,34	0,32	0,30	0,29	0,28	0,30	0,31	0,34	—	—
21	—	—	0,39	0,37	0,34	0,33	0,32	0,35	0,36	0,39	—	—
23	—	—	0,44	0,41	0,39	0,38	0,37	0,39	0,41	0,44	—	—
25	—	—	0,49	0,46	0,43	0,42	0,41	0,44	0,45	0,49	—	—
27	—	—	0,54	0,51	0,48	0,46	0,45	0,49	0,50	—	—	—
29	—	—	0,59	0,56	0,52	0,51	0,50	0,53	0,55	—	—	—
31	—	—	—	0,61	0,57	0,56	0,54	0,58	0,59	—	—	—
33	—	—	—	0,65	0,62	0,60	0,59	0,62	—	—	—	—
35	—	—	—	0,70	0,67	0,64	0,63	0,67	—	—	—	—
37	—	—	—	0,75	0,71	0,69	0,67	0,71	—	—	—	—
39	—	—	—	0,80	0,75	0,74	0,72	0,75	—	—	—	—
41	—	—	—	—	0,80	0,77	0,76	0,79	—	—	—	—
43	—	—	—	—	0,85	0,82	0,80	0,84	—	—	—	—
45	—	—	—	—	0,89	0,86	0,85	0,88	—	—	—	—
47	—	—	—	—	0,94	0,91	0,88	—	—	—	—	—
49	—	—	—	—	0,97	0,94	0,93	—	—	—	—	—
51	—	—	—	—	—	0,99	0,96	—	—	—	—	—
53	—	—	—	—	—	1,02	—	—	—	—	—	—

интенсивности рассеянной радиации для синей (1), желто-зеленой (2), красной (3) и дальней красной (4) областей спектра от высоты Солнца. Из рисунка следует, что основные изменения спектрального состава имеют место при малых h_{\odot} .

Как в спектре прямой, так и в спектре рассеянной радиации относительная интенсивность желто-зеленых лучей остается постоянной при разных высотах Солнца.

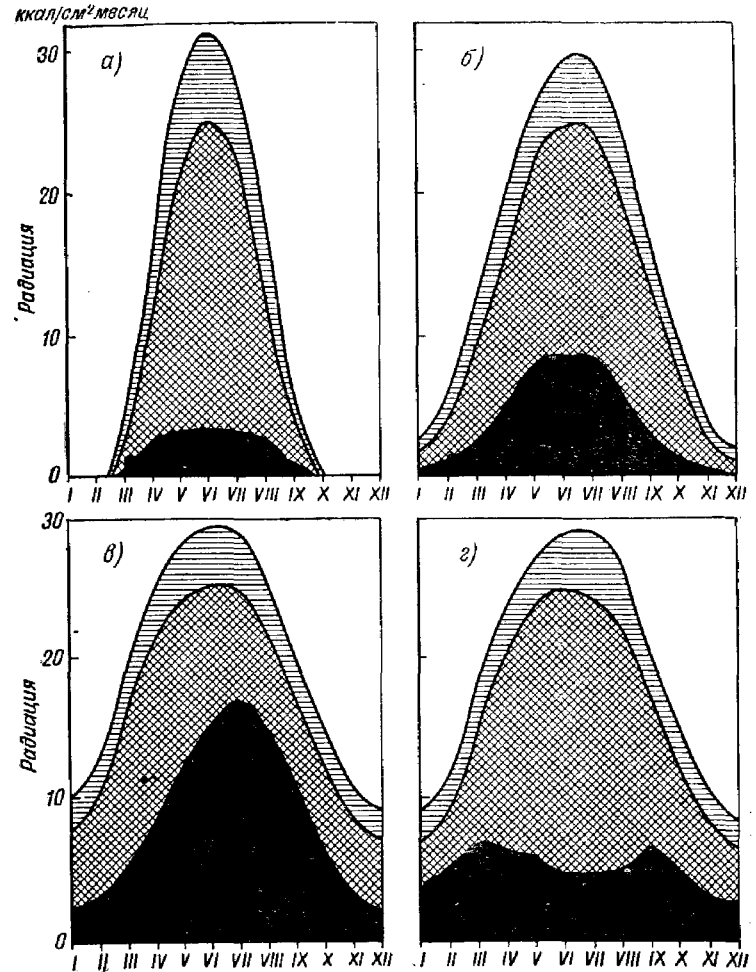


Рис. 18. Годовой ход месячных сумм солнечной радиации на горизонтальную поверхность при отсутствии атмосферы, при идеальной и реальной атмосфере для бухты Тихой (а), Павловска (б), Ташкента (в) и Владивостока (г).

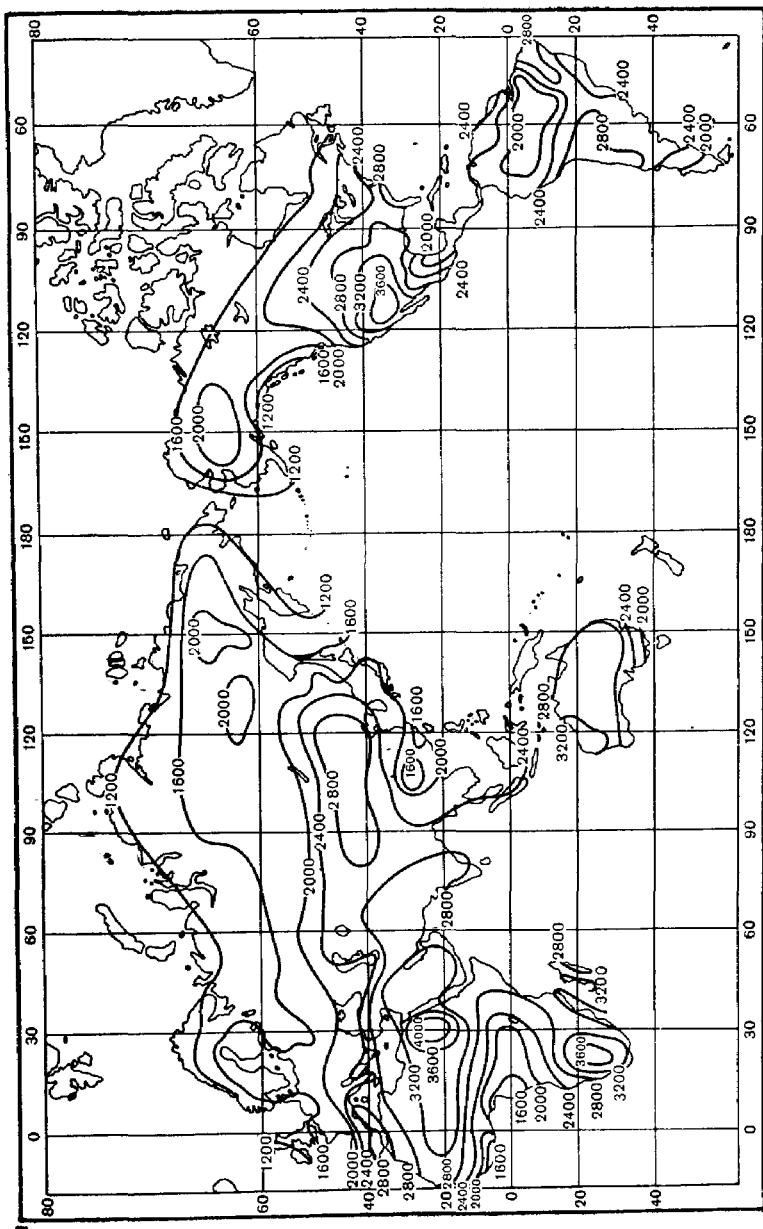


Рис. 19. Географическое распределение годовых величин продолжительности солнечного сияния (час.)

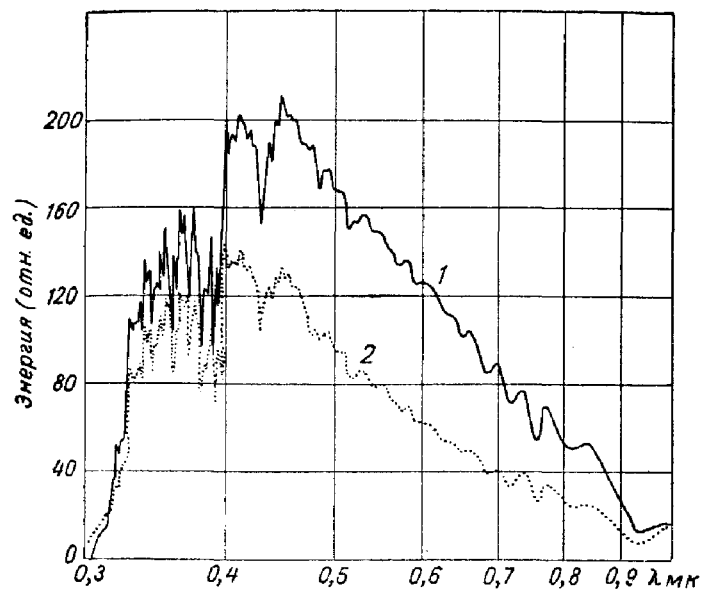


Рис. 20. Спектральное распределение рассеянной радиации безоблачного неба в зените (1) и точке, где яркость неба минимальна (2), по данным Ленца. 1960 г., $h_{\odot} = 40^\circ$, сильно замутненная атмосфера.

2. Поток рассеянной радиации при безоблачном небе и его изменения

Величина потока рассеянной радиации при безоблачном небе зависит прежде всего от высоты Солнца и условий прозрачности атмосферы. На величину потока большое влияние оказывает и альbedo подстилающей поверхности, однако роль этого фактора мы не рассматриваем, предполагая, что альbedo составляет не более 10% (поверхность, покрытая сомкнутыми листьями растений).

Зависимость потока рассеянной радиации от высоты Солнца и состояния атмосферы рассмотрена в ряде работ (Калитин, 1943; Янишевский, 1951; и др.).

По данным наблюдений Барашковой (1959) следует, что поток возрастает с увеличением высоты Солнца над горизонтом; при этом, чем прозрачнее атмосфера, тем

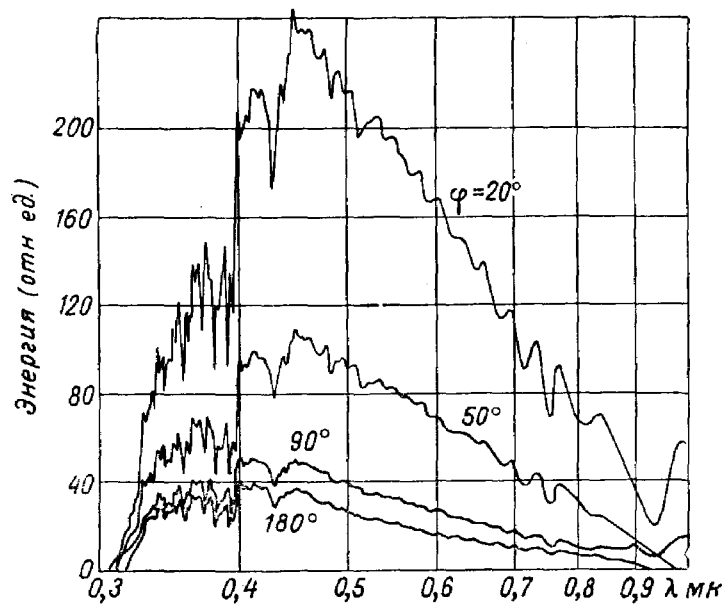


Рис. 21. Спектральное распределение рассеянной радиации в различных точках альмукантарата Солнца, значения азимута которых относительно Солнца указаны на рисунке, по данным Ленца, 1960 г.

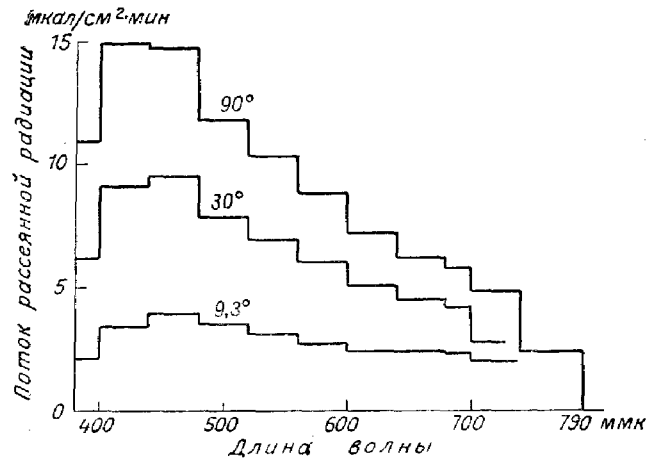


Рис. 22. Спектральное распределение потока рассеянной радиации безоблачного неба ($\mu\text{кал}/\text{см}^2 \cdot \text{мин}$) при средних условиях атмосферы ($\tau_0(\lambda_0) = 0,3$, $w = 2,1 \text{ см}$) для различных h_{\odot} .

меньше рассеянной радиации (Янишевский, 1951). Аналогичные данные приведены в табл. 43, составленной Гальперин (1963) по наблюдениям в различных пунктах (здесь же для сравнения приведены данные для суммарной радиации).

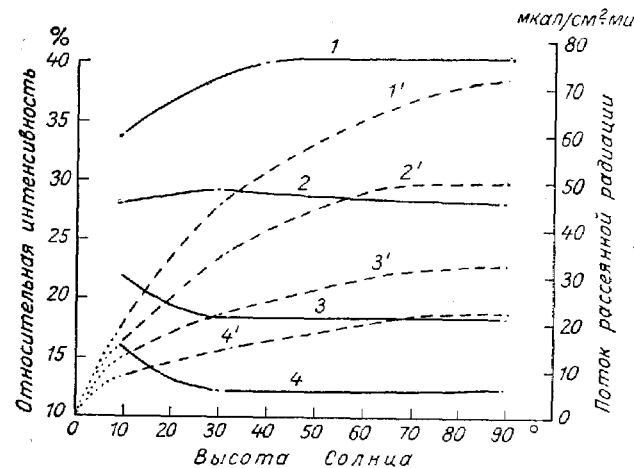


Рис. 23. Зависимость потока рассеянной радиации от высоты Солнца для реальной атмосферы. 1-4 — относительные (%); 1'-4' — абсолютные значения ($\mu\text{кал}/\text{см}^2 \cdot \text{мин}$).

Относительно меньше данных об изменениях потоков рассеянной радиации с изменением высоты над уровнем моря (Дирмхирн, 1951); в общем, интенсивность радиации с высотой вследствие уменьшения релеевского и аэрозольного рассеяния должна уменьшаться.

3. Рассеянная радиация в период сумеречного освещения

Основным фактором, определяющим ход сумеречных явлений, служит рассеяние солнечного света в земной атмосфере (Розенберг, 1963, 1964).

С опусканием Солнца к горизонту роль прямых лучей в освещении поверхности уменьшается, и с момента

Таблица 43

Потоки суммарной (А) и рассеянной (Б) радиации при безоблачном небе ($\text{мккал/см}^2 \cdot \text{мин}$)

Станция	Высота Солнца, град						
	5	10	15	20	25	30	40
А. Дрейфующие	—	200	330	470	610	740	—
Мыс Челюскин	(60)	180	310	430	560	640	—
Хельсинки	80	180	300	420	550	660	860
Павловск	90	180	290	410	550	690	960
Карадаг	—	180	320	450	560	690	930
Блю-Хилл	—	—	310	440	550	690	930
Среднее	—	184	310	430	560	690	920
Б. Дрейфующие	—	80	100	110	130	150	—
Мыс Челюскин	30	50	70	80	90	100	—
Хельсинки	30	50	60	70	80	90	100
Павловск	30	50	70	80	90	100	110
Вена	30	50	70	90	100	120	140
Пятигорск	30	50	80	100	110	120	140
Карадаг	—	70	—	120	—	150	170
Ницца	—	—	90	100	—	120	130
Ташкент	—	50	60	80	—	90	100
Среднее	30	60	70	90	100	130	130

захода Солнца атмосфера, пронизываемая лучами Солнца, является единственным источником света.

Приближаясь к горизонту, Солнце не только теряет яркость, но и начинает менять свой цвет — в его спектре практически исчезает коротковолновая часть. К моменту захода Солнца, ставшего темно-красным, вдоль солнечного горизонта вытягивается полоса зари. Противоположная сторона горизонта слабо освещена — в ней начинает подниматься синевато-серый сегмент тени Земли.

Наиболее важные в спектральном и энергетическом отношении изменения происходят в околосолнечной стороне неба — окраска его меняется. У самого горизонта небо густо краснеет, а у вершины надсолнечного сияния, на высоте 20—25° над горизонтом, возникает быстро расплывающееся розовое пятно — так называемый пурпурный свет, достигающий максимального развития при зенитном расстоянии Солнца около 94—95°. К концу гражданских сумерек пурпурный свет затухает.

Эта картина может рассматриваться как типичная лишь для ясной погоды или ясного неба в области захода Солнца. В целом же каждые сумерки, как это хорошо известно из наблюдений, обладают неповторимой индивидуальностью.

Спектральная яркость сумеречного неба

Прежде всего необходимо отметить, что сумеречные явления весьма различны в разных частях неба. В то время как над околосолнечным горизонтом еще разыгрываются явления зари, в противоположной стороне горизонта и даже в зените наступают глубокие сумерки.

В сумерки максимальная яркость концентрируется в заревом сегменте у горизонта или чаще всего несколько выше, а минимум яркости неба постепенно приближается к зениту, одновременно удаляясь от Солнца. Это же положение иллюстрируют данные табл. 44, любезно предоставленные Пылдмаа.

Таблица 44

Спектральная яркость неба в период гражданских сумерек ($\text{вт/см}^2 \cdot \text{мк} \cdot \text{стер} \cdot 10^3$) в синих (422 мкм) и желтых (574 мкм) лучах для разных точек неба. Тарту, 19 июля 1963 г.

Глубина погружения Солнца, град	$\varphi = +60^\circ$		$\varphi = -60^\circ$	
	С	Ж	С	Ж
1	2,2	0,64	1,410	0,398
2	1,2	0,38	0,715	0,176
3	0,5	0,16	0,297	0,058
4	0,2	0,05	0,107	0,016
5	0,036	0,014	0,036	0,004

В настоящее время еще нет достаточно достоверных и систематических данных по энергетической спектральной яркости неба. Можно лишь указать, что многими исследователями установлено покраснение неба, достигающее максимума при $E=94 \div 94,5^\circ$, которое затем сменяется посинением при погружении Солнца под горизонт до $9-11^\circ$, после чего вновь наступает покраснение (Пыл-

дмаа, 1965). В целом же в течение всего периода сумерек цвет неба краснее, чем днем.

Итак, если в zenите интенсивность света сумеречного неба почти одинакова по спектру (в пределах 450—600 мкм) и невелика, то в области заревого сегмента она довольно существенна. В излучении, идущем из заревого сегмента, преобладают оранжево-красные лучи.

4. Распределение энергии в спектре рассеянной радиации облачного неба

Появление сплошной облачности, как известно, приводит к общему ослаблению солнечной радиации и одновременно к увеличению потока рассеянной радиации. Облака, содержащие большое число крупных рассеивающих частиц в виде капель воды или кристаллов льда, являются причиной поглощения и рассеяния света. Облачность нижнего яруса и в большинстве случаев среднего яруса непрозрачна для прямой солнечной радиации. Детальное рассмотрение влияния облаков на ослабление солнечной радиации сделано Е. И. Фейгельсон (1964). Облака нижнего яруса St, Sc, Ns (слоистые, слоисто-кучевые, слоисто-дождевые) характеризуются большим количеством капель. В облаках этих типов их число колеблется в пределах 200—600 в 1 см^3 и размеры капель весьма велики; для облаков типа St, Sc, Ns, Ac средний радиус капель составляет соответственно 5,2; 5,0; 5,5 и 4,8 мкм, т. е. намного больше длины волны света в видимой области.

В видимой области, которая представляет для нас наибольший интерес, в облачном слое происходит рассеяние на каплях воды, по сравнению с которым, как это следует из расчета, можно пренебречь молекулярным рассеянием. Поглощение радиации в этой области невелико. Однако за счет большого альбеда облаков поток солнечной радиации, выходящей из облака, сильно ослаблен.

Итак, чтобы представить спектральное распределение радиации в реальной атмосфере, необходимо знать оптические свойства облаков, состоящих в основном из капель воды и кристаллов льда.

Оптические свойства капель воды, исследованные в

основном теоретически, при $\lambda < 0,7 \text{ мкм}$ не зависят от длины волны. Бочаров провел измерения спектрального ослабления радиации облаками ($0,5 \leq \lambda \text{ мкм} \leq 1,0$) в высокогорных условиях (склон горы Эльбрус) и нашел, в соответствии с теорией Ми, что коэффициент ослабления не зависит от длины волны. Аналогичные данные о неселективной спектральной прозрачности при $0,3 \leq \lambda \text{ мкм} \leq 1,5$ можно получить из работ, в которых измерения проводились в естественном тумане со средним радиусом капли $\sim 3 \text{ мкм}$ (Арнольф и др., 1959).

При наличии же (как это предполагается рядом исследователей) в облаке или тумане субмикроскопических капель (радиус менее 1 мкм) в виде примеси к большим каплям (радиус порядка 6—8 мкм) наблюдалось резко выраженное увеличение прозрачности с увеличением λ от 400 к 900 мкм (Хвостиков, 1942; Дривинг и др., 1943).

Таким образом, в первом приближении можно рассматривать два случая—при наличии в облаке только крупных частиц ($\lambda > 1 \text{ мкм}$), при наличии частиц крупных ($\lambda > 1 \text{ мкм}$) и мелких ($\lambda < 1 \text{ мкм}$).

Для первого случая ввиду неселективности облаков как оптического слоя в интервале видимого излучения спектральный состав рассеянного света на поверхности Земли, вероятно, должен соответствовать распределению энергии в спектре прямой солнечной радиации. Это распределение, по-видимому, может быть выполнимо при высоком солнцестоянии (более $15\text{--}20^\circ$), так как при этих условиях интенсивность прямой радиации, падающей на облако, в несколько раз превышает интенсивность рассеянной. Следовательно, предполагая, что прямая и рассеянная в атмосфере радиация ослабляется облаками в одинаковой степени без изменения спектрального состава в области 400—700 мкм, следует считать, что на поверхности Земли распределение энергии в потоке, вероятно, должно соответствовать распределению прямой солнечной радиации над облаками.

В расчетах, выполненных Фейгельсон (1964) для потока приходящей радиации (без учета потока рассеянной, приходящей к облаку) на поверхность Земли, показано, что, по-видимому, имеет место подобная закономерность (табл. 45). При этом соотношение радиации в синей и красной областях спектра в зависимости от

Таблица 45

Поток прошедшей сквозь облако радиации ($вт/см^2 \cdot мк \cdot 10^3$)

Вид облаков	$\lambda = 400 \text{ мкк}$			$\lambda = 550 \text{ мкк}$			$\lambda = 700 \text{ мк}$		
	зенитное расстояние, град								
	30	50	70	30	50	70	30	50	70
St	29	14	3	51	31	10	42	26	10
Sc	24	12	3	41	25	9	34	21	8
Ns—As	13	6	2	21	1	4	16	9	4
As	35	20	6	54	33	13	43	27	11

высоты Солнца (зенитного расстояния) также меняется. Это означает, что при малых h_{\odot} спектральном потоке видимой радиации преобладает длинноволновая часть спектра (табл. 46). Возникает вопрос, как много дальних красных лучей в этом случае. Можно предполагать, что сильное вытягивание растений при облачности связано не только с ослаблением радиации как таковой, но и с обилием дальних красных лучей.

Таблица 46

Соотношение потоков рассеянной радиации при сплошной облачности в синей (400 мкк) и красной (700 мкк) областях спектра (в процентах от красной)

Вид облаков	Зенитное расстояние, град.		
	30	50	70
St	69,0	53,9	30,0
Sc	70,6	57,1	37,6
Ns—As	81,2	66,7	50,0
As	81,4	74,0	54,5

Что же касается общей радиации при малых высотах Солнца ($h_{\odot} < 10^{\circ}$), то пока мы не располагаем данными (как экспериментальными, так и расчетными), и рассуждения могут быть лишь гипотетическими.

В том случае, когда в облаках могут быть как крупные (порядка 3—8 мк), так и мелкие частицы радиу-

сом $\leq 1 \text{ мк}$, наличие которых предполагается рядом исследователей (Хвостиков, 1942; Кондратьев, 1965; и др.), то делать какие-либо выводы нельзя, поскольку число и размер частиц неизвестны.

5. Изменения потоков рассеянной радиации при сплошной облачности

Появление облачности, как известно, уменьшает количество проходящей прямой солнечной радиации и увеличивает поток рассеянной радиации. Облака среднего и нижнего ярусов практически не пропускают прямую солнечную радиацию. Уменьшение потока прямой радиации сопровождается увеличением потока рассеянной радиации.

Исследования Гушиной о зависимости потока рассеянной радиации от степени облачности и высоты Солнца по данным наблюдений в Павловске показали, что при облачном небе поток возрастает с высотой Солнца, причем это возрастание тем больше, чем больше степень облачности. Измерения подобного рода были выполнены также Калитиным и Плешковой (1938, 1944, 1947), Темниковой (1941), Ярославцевым (1947), Гальперин (1961—1964) и другими исследователями. Однако при очень большой плотности облаков D снижается вследствие большого альбедо облаков.

Ниже приведены данные Коптева (1961) о радиации (P), пропущенной облаками St, Sc и Ns в зависимости от толщины облака H :

$H \text{ м}$. . .	50	100	150	200	250	300	350	400	450	500
$P \%$. . .	64	55	49	44	41	37	34	31	28	20

Количество радиации, поступающей на Землю, зависит от высоты Солнца: уменьшение h_{\odot} вызывает падение интенсивности рассеянной радиации. В табл. 47 представлены средние значения потока рассеянной радиации ($кал/см^2 \cdot мин$) в условиях десятибалльной (сплошной) облачности при заданной высоте Солнца (Гальперин, 1963).

При переменной облачности в течение дня суточный ход сложен и неправилен, в то время как при сплошной облачности имеет место простой ход с максимумом в околополуденные часы.

Таблица 47

Вид облаков	Высота Солнца, град										
	55	50	45	40	35	30	25	20	15	10	5
Sc	0,31	0,30	0,28	0,25	0,22	0,18	0,14	0,10	0,07	0,04	0,02
St	—	0,20	0,18	0,16	0,14	0,12	0,10	0,08	0,06	0,04	0,01
Ns	—	0,15	0,14	0,12	0,11	0,09	0,08	0,06	0,05	0,03	0,03
As	—	—	—	0,24	0,18	0,14	0,10	0,08	0,06	0,05	0,03

§ 4. СУММАРНАЯ РАДИАЦИЯ

В естественных условиях общий приход радиации на поверхность Земли (т. е. на горизонтальную поверхность) складывается из потока прямой солнечной радиации (на горизонтальную поверхность) и рассеянной радиации неба, что вместе называют потоком суммарной радиации. При сплошной облачности суммарная радиация состоит из рассеянной радиации.

1. Распределение энергии в спектре суммарной радиации

Работами ряда советских ученых (Г. А. Тихов, Е. Л. Кринов, В. В. Шаронов и др.) установлено, что спектральный состав суммарной радиации в области 350—800 мкм, получаемой горизонтальной поверхностью при безоблачном небе, почти не зависит от высоты Солнца и, таким образом, остается в течение дня одним и тем же. Это объясняется тем, что при уменьшении h_{\odot} происходит обеднение прямой солнечной радиации синевioletовыми лучами в большей мере, чем оранжево-красными, в результате чего она «краснеет». Однако при уменьшении h_{\odot} в суммарной радиации возрастает доля рассеянного света, в котором много синевioletовых лучей, компенсирующих ослабление коротковолнового участка спектра Солнца. В последующем (Херман, 1947; Шульц, 1951) выводы о неизменности спектрального состава при различной высоте Солнца были подтверждены.

Уточненные кривые, полученные Херман, а также Криновым и Шароновым, представлены на рис. 24. Из него видно, что главный максимум имеется в области 480—500 мкм. Как указывает Кондратьев, отсутствие зависимости спектрального состава от высоты Солнца наблюдается от 90 до 15—20°; при 10—15° и ниже имеет место понижение суммарной радиации.

Очевидно, что рассуждения о неизменности спектрального состава приходящего излучения в течение дня, встречающиеся в биологической литературе, основаны

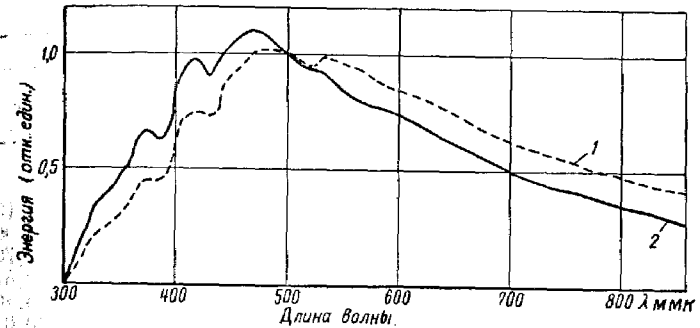


Рис. 24. Распределение энергии в спектре суммарной (1) и рассеянной (2) радиации (безоблачное небо).

на закономерностях и фактах, касающихся суммарной радиации; в то же время почти все рассуждения о влиянии спектрального состава света основаны только на данных о прямой радиации.

2. Потоки суммарной радиации и закономерности их изменчивости

Основными факторами, влияющими на изменение потоков суммарной радиации, являются высота Солнца, условия прозрачности атмосферы, степень облачности, продолжительность солнечного сияния.

Поскольку влияние этих факторов носит в основном количественный характер, лишь вкратце остановимся на их изменении, тем более, что детальный анализ приведен в ряде работ (Калитин, 1938, 1947; Кондратьев, 1954; Берлянд, 1961; и др.).

Возможная суммарная радиация Q_n кал/см² · сутки

Широта	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
90°С	0	0	4	328	720	856	780	424	78	0	0	0
85	0	0	24	336	716	846	771	430	100	0	0	0
80	0	0	69	354	706	828	754	439	140	15	0	0
75	0	18	132	385	690	805	727	455	191	44	0	0
70	1	51	198	430	675	774	700	480	248	90	16	0
65	24	92	264	478	672	751	692	513	311	142	45	8
60	58	142	325	526	684	753	703	550	371	200	85	37
55	102	204	384	569	707	768	722	590	425	257	133	79
50	159	270	438	608	729	780	742	628	474	318	190	131
45	220	340	389	642	746	787	751	662	519	377	256	193
40	290	402	538	668	759	790	772	687	559	433	318	260
35	352	460	580	689	764	788	775	706	596	483	375	320
30	410	509	613	703	763	780	771	716	628	530	430	378
25	463	552	640	710	754	768	760	719	653	572	482	431
20	511	590	663	710	740	750	743	716	673	608	530	484
15	555	624	681	705	721	724	721	709	688	636	572	535
10	595	650	695	698	696	692	694	698	698	661	610	570
5	635	671	704	688	667	656	662	680	701	681	643	616
0	666	688	707	672	635	618	627	660	698	696	672	658
5Ю	695	704	704	654	602	580	590	634	687	704	698	693
10	722	715	694	631	567	535	550	602	670	705	717	723
15	744	722	679	601	527	491	507	568	648	700	734	758
20	762	726	660	566	485	442	464	531	622	690	746	776
25	776	726	639	527	439	395	416	491	519	679	755	796
30	787	718	611	489	392	348	366	447	558	662	760	811
35	792	701	578	447	343	297	316	398	522	642	760	827
40	792	680	540	401	287	241	265	350	482	616	752	836
45	789	654	499	353	233	180	206	297	439	584	738	834
50	779	622	454	302	178	125	150	241	393	547	720	824
55	762	586	406	245	125	75	98	180	340	507	702	812
60	743	548	353	184	79	32	52	124	280	464	690	804
65	735	505	298	127	36	3	15	75	220	416	685	800
70	742	469	240	74	8	0	1	32	165	375	688	820
75	763	442	187	31	0	0	0	4	115	343	701	830
80	792	420	140	0	0	0	0	0	69	318	721	854
85	811	408	96	0	0	0	0	0	30	303	736	873
90	820	404	56	0	0	0	0	0	2	296	742	882

Суточный ход потока суммарной радиации при безоблачном небе характеризуется одновершинной кривой с максимумом в околополуденные часы; с уменьшением прозрачности атмосферы поток суммарной радиации уменьшается, как это показано Калитиным (1949) для Павловска, и достигает наименьших значений при сплошной облачности (табл. 48) (облака типа Sc, St).

Таблица 48

Зависимость потоков прямой солнечной, рассеянной и суммарной радиации (кал/см² · мин) на горизонтальную поверхность при сплошной облачности от формы облаков

Форма облаков	Высота Солнца, град									
	2,5	5	7,5	10	15	20	25	30	40	50

Прямая солнечная радиация

Безоблачно	0,03	0,06	0,09	0,13	0,22	0,33	0,46	0,59	0,84	1,10
Ci	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,11	0,21	0,32	0,60	0,90
Cs	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,09	0,18	0,42	0,70
Ac	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,31
As	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,05	0,10
St fr.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,05
Sc или St	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Рассеянная радиация

Безоблачно	0,02	0,03	0,04	0,05	0,07	0,08	0,09	0,10	0,11	0,12
Ci	0,03	0,05	0,07	0,09	0,13	0,16	0,19	0,22	0,26	0,29
Cs	0,04	0,06	0,09	0,11	0,15	0,19	0,23	0,27	0,34	0,40
Ac	0,04	0,06	0,09	0,11	0,16	0,22	0,26	0,31	0,39	0,44
As	0,03	0,05	0,07	0,09	0,13	0,17	0,20	0,24	0,30	0,35
St fr.	0,01	0,02	0,02	0,03	0,05	0,08	0,13	0,16	0,21	0,24
Sc	0,00	0,01	0,02	0,04	0,08	0,13	0,17	0,20	0,27	0,33
St	0,01	0,02	0,02	0,04	0,06	0,08	0,10	0,13	0,16	0,19

Суммарная радиация

Безоблачно	0,05	0,09	0,13	0,18	0,29	0,41	0,55	0,69	0,96	1,22
Ci	0,03	0,05	0,07	0,09	0,17	0,27	0,40	0,54	0,86	1,19
Cs	0,04	0,06	0,09	0,11	0,15	0,20	0,32	0,45	0,76	1,10
Ac	0,04	0,06	0,09	0,11	0,16	0,22	0,26	0,31	0,51	0,75
As	0,03	0,05	0,07	0,09	0,13	0,17	0,20	0,25	0,35	0,45
St fr.	0,01	0,02	0,02	0,03	0,05	0,08	0,13	0,16	0,22	0,29
Sc	0,00	0,01	0,02	0,04	0,08	0,13	0,17	0,20	0,27	0,35
St	0,01	0,02	0,02	0,04	0,06	0,08	0,10	0,13	0,16	0,19

Суточный ход потока суммарной радиации определяет и суточные суммы суммарной радиации, как это видно из табл. 49, где приведены результаты выполнен-

ных Берлянд расчетов широтного хода возможных суточных сумм. Влияние облачности видоизменяет характер годового хода суточных сумм суммарной радиации. Необычный годовой ход наблюдается в восточных районах Азии, где летом суточные суммы снижаются (Борисова, 1963).

Суточные суммы складываются в основном из 70—80% радиации, приходящей в дневные часы (9—15 час) и 20—30% радиации утренних и вечерних часов.

Вряд ли целесообразно рассматривать здесь закономерности изменения месячных, сезонных и годовых сумм суммарной радиации; мы ограничимся лишь приведением табл. 50, в которой Калитиным даны значения радиации для ряда пунктов СССР.

Таблица 50

Сезонные и годовые суммы прямой S^1 , рассеянной D и суммарной Q радиации (ккал/см²) в различных пунктах СССР

Пункт	Широта	Радиация	Зима	Весна	Лето	Осень	Год
Бухта Тихая	80°19'	S^1	0	7	8	1	16
		D	0	15	23	1	39
		Q	0	22	31	2	55
Бухта Тикси	71°35'	S^1	0	12	14	1	27
		D	1	18	19	4	42
		Q	1	30	33	5	69
Павловск	59°41'	S^1	1	14	22	4	41
		D	2	11	13	4	30
		Q	3	25	35	8	71
Воронеж	51°40'	S^1	2	16	27	8	53
		D	5	14	15	7	41
		Q	7	30	42	15	94
Евпатория	45°09'	S^1	2	22	38	15	77
		D	6	15	14	9	44
		Q	8	37	52	24	121
Карадаг	44°54'	S^1	5	23	37	15	80
		D	6	12	12	7	37
		Q	11	35	49	22	117

На основании огромного, хотя для некоторых районов и недостаточного, материала актинометрических наблюдений стало возможным исследование географического распределения сезонных и годовых сумм суммарной радиации.

Наиболее детальные ряды наблюдений имеются для территории СССР. Уже в 1945—1947 гг. Калитиным была построена первая карта географического распределения годовых сумм по Европейской территории СССР. Вслед за этими работами появились исследования Берлянд (1948), Борисова (1952) для территории СССР, а

также Берлянд и Будыко (1953) — для всей поверхности земного шара.

В настоящее время имеются обширные и систематизированные материалы по географическому распределению суточных, сезонных и годовых сумм суммарной радиации в основных климатических зонах земли¹, а также ведутся исследования по составлению карт прихода суммарной радиации в области фотосинтетически активной радиации, в основе которых лежат пока расчетные данные; можно надеяться, что будут получены и соответствующие экспериментальные данные.

¹ См. данные в Актинометрических справочниках (1953, 1964), Атласах теплового баланса (1961), в сводках и монографиях Бирюковой (1956), Будыко (1956), Барашковой, Гаевского и др. (1961), Пивоваровой (1963), Ундла (1964), Берлянд (1961, 1965 а, б) и в ряде других изданий. В 1966 г. в Гидрометеониздате начали издаваться справочники по прямой, рассеянной и суммарной радиации по отдельным зонам СССР.

СОЛНЕЧНАЯ РАДИАЦИЯ И АДАПТАЦИЯ
РАСТЕНИЙ

Радиационный режим на поверхности Земли может быть охарактеризован довольно постоянными на протяжении столетий и тысячелетий соотношениями, устойчивыми для разных сезонов на разных широтах земного шара. Являясь наиболее общим, наиболее существенным фактором жизнедеятельности зеленых растений, лучистая энергия должна была на протяжении многовековой истории эволюции растительного мира служить одной из причин образования форм. «Форма дается физическими и органическими условиями образования, орган же, т. е. приспособленная форма, есть результат исторического фактора — отбора» (Тимирязев, 1937, т. 6, стр. 356). Свойства и реакции растений являются в той или иной мере приспособительными, отражающими в онтогенезе и филогенезе наиболее повторяющиеся условия среды, играющие большую роль в жизнедеятельности растений. Растения можно представить себе открытыми в термодинамическом смысле системами, обменивающимися со средой веществом и энергией.

В биологии различают два вида адаптации — онтогенетическую и историческую (филогенетическую). Под первой следует понимать индивидуальные изменения при действии соответствующего фактора; при благоприятных для растений изменениях, приводящих к выживанию в процессе естественного отбора, результаты суммируются, что в итоге при длительном распространении в сходных условиях является причиной многократного отбора приспособленных форм. Для сельскохозяйственных растений отбор еще более усилен — к природным факторам присоединяется мощный рычаг направленной селекции.

Ограничившись этим введением, перейдем непосредственно к рассмотрению возможных взаимосвязей растений и солнечной радиации. Заранее оговоримся: то, что будет изложено далее в этом разделе, еще не решено окончательно и представляет в ряде отношений характер гипотез, необходимых, по нашему мнению, в любом случае, даже если в результате будущих исследований некоторые положения будут уточнены или видоизменены.

Как всегда, когда накоплено много данных, необходимо представить их взаимосвязь, и здесь на помощь должен прийти подход Тимирязева: «Где кончается задача непосредственно физиологического опыта, перед физиологией (как и любой другой областью науки, соприкасающейся с биологией. — И. Ш.) открывается обширная область историко-биологического исследования, и, наоборот, всякое историко-биологическое исследование в качестве необходимых начальных своих посылок должно основываться на фактах, добытых всегда более точным, экспериментальным путем» (Собр. соч., т. 5, стр. 32, 1937).

Основное внимание в разделе по-прежнему будет уделено физиологической радиации в излучении Солнца, особенно областям спектра, наиболее поглощаемым зеленым листом, т. е. сине-фиолетовым и оранжево-красным лучам.

Инфракрасные лучи, а также часть видимых, не пользующихся в фотохимических процессах, значение которых также велико в жизни растений, мы не рассматриваем. Это самостоятельный, большой и сложный вопрос. Можно лишь указать, что радиация обуславливает тепловой режим и интенсивность поглощения воды из почвы и ее испарения, соотношение между которыми в свою очередь влияет на форму растений, ориентацию листьев и их размер в условиях засушливого климата (сокращение поверхности листа, редукция листа с перенесением его функций на стебель, направленность ребром к полуденному Солнцу и т. д.).

Начиная раздел с вопроса о влиянии длины дня, мы будем говорить лишь о светлой части суток в 24-часовом естественном светотемновом цикле, обуславливающим суточный цикл процессов, хотя темновой период (ночь) в ряде отношений так же важен для растений, как и день.

§ 1. ДЛИНА ДНЯ И РАСТЕНИЕ

В главе I мы рассмотрели многочисленные факты, свидетельствующие о том, что растениям свойственна четко выраженная реакция на длительность освещения, причем разным растениям необходимо определенное соотношение между светлым и темным периодами. В главе II представлены данные о широтном ходе изменения длины дня: каждой широте свойственна в период вегетации растений своя амплитуда изменений в длине дня и ночи.

В какой мере реакция растений на длину дня связана с длительностью освещения в естественных условиях?

Рассмотрим взаимосвязь между длиной дня (ночи) и реакцией растений в один из важнейших периодов онтогенеза — при переходе растений от вегетативного роста к генеративному развитию, определяющем возможность образования семян для новых поколений.

Установлено, что реакции короткодневных и длиннодневных растений на длительность освещения связаны с их географическим происхождением и распространением (Любименко, Щеглова, 1927; Дорошенко, Разумов, 1929; Мацков, 1949; Разумов, 1961; Мошков, 1961; и др.). Родиной растений, показавших себя в опытах растениями короткого дня, являются тропические и субтропические (15—30° с. ш. и 15—30° ю. ш.) страны, где в период вегетации день короток (менее 12 *час*), а ночь длинна. Так, большинство видов типичного короткодневного растения каланхоэ распространено в тропиках Африки, Южной Америки (Бразилия), в Восточной Индии, на Яве, Молуккских островах и т. д. — на широтах 10—20° (севернее и южнее экватора). Родиной растений длинного дня в нашем полушарии являются северные и умеренные широты, где в зависимости от района длина дня (с сумерками) достигает 18—24 *час*. Поэтому в южных районах распространены короткодневные и нейтральные растения; в средних широтах (30—50°) распространены как короткодневные (весенние эфемеры и формы растений, развитие которых проходит во вторую половину лета при сокращающемся дне), так и длиннодневные виды.

Длина дня в районах происхождения растений обус-

ловливает рост и развитие определенных семейств, родов, видов и форм в настоящее время: растения одних семейств (крестоцветные, лютиковые) обитают главным образом в умеренных и северных широтах, другие (молочайные) — преимущественно в южных. Специфические условия районов происхождения и длительного обитания растений определили и степень реакции на длину дня: одни могут расти и развиваться только на коротком дне (южные формы чая и риса, хризантема, георгин и др.), другие (табак лесной, седум) — на длинном.

Связь между длиной дня и особенностями растений проявляется особенно четко у различных сортов и форм одного и того же вида. Так, сорта, выведенные или распространенные в северных районах (пшеница, ячмень, горох и др.), значительно сильнее задерживаются в развитии на юге (при более коротком дне), чем южные сорта того же вида: пшеница из Абиссинии (5—15° с. ш.) на 12-часовом дне замедляет развитие на 17 дней, из Туниса (28—37° с. ш.) — на 28 дней, из Поволжья (50° с. ш.) — на 46 дней, тогда как сибирские сорта вообще на коротком дне не колосятся. Сорта проса, приспособленные к короткому дню южных широт, не развиваются на севере, тогда как их северные формы (например, Омское 9) несколько замедленно, но выбрасывают метелку на длинном дне умеренных широт. Аналогичное явление имеет место и у дикорастущих видов: чем дальше от экватора они обитают, тем больше различия в требованиях растений к длине дня.

Что же касается так называемых промежуточных растений, таких, как *Miscanìa*, *Eupatorium argentatum*, *Parthenium*, зацветающих в опытах при длине дня 13—15 *час*, то они приурочены к широтам 30—40°, где в период вегетации именно такова длина дня.

То, что реакция растений на длительность фотопериода отражает условия, к которым шло приспособление данных форм, можно также показать на примере коротко-длиннодневных и длинно-короткодневных форм.

Заранее можно предполагать, что такие растения не обитают в высоких широтах — короткий день (весной или осенью) приходится на холодное время года, когда вегетация не происходит; в экваториальной же зоне нет длинных дней. Следовательно, подобные растения могут происходить и обитать лишь в тропических и субтропи-

ческих широтах, где тепловой режим не лимитирует рост (нет холодов) и «весной» и «осенью» день короткий (<12 час), а «летом» длинный (более 13—14 час.).

Действительно, коротко-длиннодневные виды (например, *Pelargonium grandiflorum*, *Campanula medium* и др.) происходят из районов тропических и субтропических широт (15—25°). Пеларгония распространена в Капской провинции (Южная Африка), на Мадагаскаре и т. д., колокольчик — в Южной Европе (Испания, Греция, Албания), Северной Африке (Алжир). Что же касается длиннокороткодневных видов (бриофиллум и др.), то они также обитают в этих же широтах (Мадагаскар, Капская область, Мексика, Гватемала и т. д.), но ритм их роста и развития приурочен к другому времени года.

В ряде случаев можно наблюдать, что реакция растения на длину дня не точно соответствует таковой в ареалах их массового распространения, и это, вероятно, указывает на несовпадение условий их распространения и географического происхождения.

Это, по-видимому, означает, что в связи с изменениями климата, происходившими на Земле, многие растения впоследствии обрели вторую (а может быть, и третью) родину, где они смогли продолжать существование. Растения, вероятно, могут быть не только индикаторами условий их происхождения, но и косвенными указателями климатических условий далекого прошлого Земли. Этот вывод может быть сделан потому, что реакция растений на длину дня устойчива: пока неизвестны случаи перехода (переделки) короткодневных форм в длиннодневные и наоборот; может меняться лишь количественная реакция, т. е. степень требовательности к длине дня.

В частности, типичные длиннодневные растения (горчица, картофель и др.), судя по их реакции на длину фотопериода, должны бы происходить из более высоких широт¹, где сейчас даже летом вегетация почти не происходит из-за низких температур, но, что вполне вероятно, могла происходить в прошлом, когда климат был теплее.

¹ Физиологическая длина дня (включая сумерки, свет которых тормозит развитие короткодневных и ускоряет развитие длиннодневных форм) в северных и умеренных широтах больше астрономической и достигает летом 22—24 час (60—75° с. ш.).

В пользу этого свидетельствуют удивительные находки ископаемой флоры в Арктике (70—80° с. ш.), в Гренландии, на Шпицбергене и Ново-Сибирских островах, где росли широколиственные леса. В последующем, с изменениями климата¹, вызванными или изменением наклона земной оси (Воейков), или изменением солнечной активности (Эйгенсон), или рядом других возможных причин, часть видов растений могла погибнуть (не об этом ли говорит «отсутствие» диких родичей у ряда культурных растений?), другие, вероятно, отступили к предгорным и горным южным районам (30—40° с. ш. и 30—40° ю. ш.), где и сейчас распространено много длиннодневных форм (Жуковский, 1950).

Разнообразие разновидностей (в пределах вида, рода, семейства) длиннодневных растений в горных условиях южных широт (Памир, Кордильеры и др.) — явление, по-видимому, эволюционно вторичное: растения высоких широт нашли в горах в некотором отношении сходные условия теплового режима. В то же время укороченный день, а также обилие локальных климатических и погодных условий, специфический радиационный режим (включая ультрафиолетовую радиацию как фактор мутаций) явились одними из причин замедления развития и усиления темпов формы- и видообразования (Вавилов, 1926). Можно сказать, что горы являются «кухней» морфогенеза.

Значение реакций растений на длину дня (ночи) очень велико и в значительной степени определяет их распространение на земном шаре. Приспособления к длине дня, возникнув в процессе эволюции в соответствующих условиях, определяют одновременно приспособление к сезонным изменениям других факторов среды (температуры, влажности), что дает возможность растениям пережить неблагоприятные сезонные условия (Катунский, 1940; Скрипчинский, 1958; Ворошилов, 1960). Так, известны растения короткого дня, развитие которых зависит от изменения длины дня на 15—30 мин; при более длинном дне, совпадающем или с летней жарой и засухой, или с проливными дождями, растения

¹ Соляриный климат и определяемый им общий режим атмосферы больше изменяются в высоких широтах, чем в низких (см., например, Марков, 1951).

только растут, а при сокращении дня начинают развиваться. Растения длинного дня, напротив, задерживаются в развитии на коротком дне, что в условиях ранней весны спасает от возврата возможных холодов, а поздней осенью предохраняет от образования генеративных органов, когда образование семян может прититься на холодный период. Растения уходят в зиму или в вегетирующем состоянии, или же с почками, которые будут развиваться на длинном летнем дне на следующий год. Длина дня имеет огромное значение и для подготовки растений к периодам покоя (зимнему или засушливому), определяя сроки сбрасывания листвы у древесных форм, скорость подготовки к холодам и другим неблагоприятным сезонным явлениям (Мошков, 1961). Озимость длиннодневных растений — также проявление приспособления к среде.

Таким образом, изменения длины дня в естественных условиях являются своего рода «астрономическими часами», указывающими для каждого вида время наступления благоприятных или неблагоприятных условий. Отсутствие реакции на длину дня у нейтральных растений, вероятно, обусловлено их происхождением в экваториальной зоне, где длина дня постоянна и нет четко выраженной сезонной ритмичности условий среды. К тому же многие нейтральные растения (бобы, фасоль и др.) имеют большие запасы питательных веществ в семенах, что позволяет им развиваться при любой длине дня.

Таким образом, рассмотренные в начале книги реакции растений на длину дня не случайны — они обусловлены приспособлением к той продолжительности освещения, при которой наиболее оптимально происходит цикл онтогенетического развития.

Растения приспособились и выработали определенный ход и последовательность процессов, идущих не только на свету, но и в темноте, и нарушение этого хода в опытных условиях приводит к изменениям в жизнедеятельности растений. Именно поэтому прерывание темноты светом (особенно в середине ночи) для короткодневных растений особенно неблагоприятно, поскольку в районах происхождения этих растений непрерывная ночь длинна; чем требовательнее растение к короткому дню, чем южнее оно или чем больше приурочено оно сезонными явлениями к короткому дню, тем сильнее

неблагоприятное действие света ночью, что, по существу, аналогично действию длинного северного дня.

Будущие исследования, если в них будут приниматься во внимание значения длины дня и ночи для растений, позволяет успешнее вести селекцию¹, интродуцировать растения, а также разрабатывать многие теоретические вопросы биогеографии, филогении и эволюции растений.

Многообразие типов реакции на длину дня или, точнее, на соотношение дня и ночи есть отражение приспособления растений к ежесуточному освещению их солнечными лучами.

Разнообразие растений с разными типами реакций (многие из которых еще не изучены), обитающих на одних и тех же широтах, может быть связано с изменением сопутствующих факторов среды, и потребуется еще много сил для конкретизации связей растения и среды данного района, хотя в целом ясно, что длительность освещения и ход изменения длины дня — мощный фактор, регулирующий жизнедеятельность растений.

§ 2. ИНТЕНСИВНОСТЬ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ И РАСТЕНИЕ

Рост растений и их продуктивность (накопление биомассы) — результат прежде всего фотосинтетической деятельности, ибо, как отмечалось, по существу, образование органического вещества — итог поглощения CO_2 зелеными листьями при действии физиологической радиации.

Если судить о значении солнечной радиации как энергетического фактора для растений, то показателем ее влияния может быть как интенсивность фотосинтеза, так и рост (накопление биомассы) в целом.

Не останавливаясь детально на вопросах роста, так как они подробно изучаются в связи с фотосинтетиче-

¹ На практике давно используется прием выращивания растений короткого дня при длинном фотопериоде, а растений длиннодневных — при укороченном, в результате чего отчетливее проявляется сортовая и видовая популятивность, индивидуальная разноразнокачественность растений, на основании которой ведется дальнейшая селекция форм, способных произрастать севернее или южнее.

ской деятельностью растений (Ничипорович, 1963, 1966; и др.), рассмотрим фотосинтез как самостоятельный процесс.

В начале книги мы говорили о том, что растениям необходима определенная интенсивность света, при которой наиболее оптимально идут фотосинтез, ростовые и органообразовательные процессы. При этом отмечалось, во-первых, что эти процессы могут быть охарактеризованы световыми кривыми и, во-вторых, что сами световые кривые весьма различаются у разных растений.

С чем же это связано, нет ли в этом также или черт приспособления растений к определенным интенсивностям света, или же отражения условий, при которых они формировались и обитают?

В лабораторных условиях интенсивность света, при которой выращиваются растения, хотя и меняется от опыта к опыту, но тем не менее она постоянна в течение дня, а в естественной обстановке интенсивность солнечной радиации меняется в течение дня (она неодинакова даже в полдень на разных широтах). Поэтому, рассматривая значение интенсивности солнечной радиации, мы должны хотя бы условно выделить влияние различных интенсивностей на физиологические процессы: значение максимальных интенсивностей (обычно полуденных), значение минимальных, при которых начинается накопление биомассы (т. е. в утренние и вечерние часы дня), а также значение количества радиации, получаемой растением за день.

Растения можно разделить на группы — светолюбивые, растущие на открытых местах при полном солнечном освещении (полевые культуры типа пшеницы, риса, свеклы; ряд древесных — береза, дуб и др.), и тенелюбивые, растущие только при затенении (бук, кислица, самшит, жень-шень и др.), страдающие при полном солнечном освещении. Между светолюбивыми и тенелюбивыми находятся теневыносливые растения, что делает характеристику групп весьма условной.

У светолюбивых растений (или световых, в отличие от теневых) фотосинтез и рост максимальны при полном солнечном освещении (при условии нормального водоснабжения), когда в полдень интенсивность в области 400—700 мкк достигает 400—500 тыс. $\text{эрг/см}^2 \text{сек}$; эти интенсивности при длительном действии, по-видимому,

для всех растений являются пороговыми, выше которых свет действует угнетающе на фотосинтез и рост и разрушающе — на пигментный аппарат листа. Уменьшение интенсивности солнечной радиации в течение всего дня или только в полуденные часы (при применении марлевого экрана или при затенении другими растениями) ухудшает фотосинтез, при этом либо с самого начала образуется меньшее количество пигментов и пластид и т. д., либо оно снижается в последующем.

Тенелюбивые растения обитают, как правило, или под пологом других растений, или при загущении и им в зависимости от вида достаточно $1/3$ — $1/100$ полуденной интенсивности солнечной радиации в ясный день; ее увеличение не вызывает лучшего роста, а иногда действует угнетающе.

Таким образом, зависимость интенсивности фотосинтеза от интенсивности света, различная у разных растений, далеко не случайна — она отражает степень светолюбия, обусловленную в свою очередь реальными световыми условиями мест обитания или, точнее, теми максимальными (полуденными) интенсивностями, которые наиболее типичны для данных районов.

Из этого должно следовать, что максимальные значения фотосинтеза у светолюбивых возрастают от северных широт к тропикам, от низменности к высокогорью, а в пределах одной и той же широты — от районов с большой облачностью к районам с малой облачностью, поскольку значения полуденных интенсивностей солнечной радиации меняются именно таким образом. Не случайно, что потенциальная интенсивность фотосинтеза очень велика у высокогорных растений (Насыров, 1966). Сельскохозяйственные культуры обладают большей пластичностью, но тем не менее они также адаптированы к определенным максимальным интенсивностям света. Опыты, например, показали, что при выращивании на широте Москвы южные сорта пшеницы и проса при полном освещении или затенении страдают от последнего больше, чем северные сорта, — замедляется рост, снижается фотосинтез и т. д. Также наблюдалось, что более раннее световое насыщение фотосинтеза у ряда растений наступало на севере при более низкой интенсивности радиации, чем в умеренной полосе (Кислякова, 1962).

Растения приспособляются (или отражают условия среды) как к высокой интенсивности солнечной радиации, так и к низкой. Как известно, компенсационный пункт (интенсивность физиологической радиации, при которой фотосинтез равен дыханию) различен у разных растений в зависимости от состояния и других факторов, причем у световых форм он наблюдается при более высоких интенсивностях света ($1000-10\,000 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$), а у теневых — при более низких. В этом также можно усмотреть большой биологический смысл: у световых форм растений и листьев накопление биомассы, зависящее от эффективного фотосинтеза (когда он больше дыхания), может начинаться почти сразу же, как только взойдет Солнце, так как интенсивность его излучения возрастает за несколько минут. У теневых форм, если бы компенсационный пункт находился при этих же значениях интенсивности, длительное время свет не использовался бы для эффективного фотосинтеза и день как бы сокращался.

Различные светолюбивые растения имеют разный компенсационный пункт: в условиях севера, где растения могут фотосинтезировать даже в период сумеречного освещения, когда h_{\odot} не менее $-2, -3^{\circ}$, а также в дни с незаходящим Солнцем, он ниже; в более южных районах компенсационный пункт значительно выше.

Таким образом, реакции растений на интенсивность освещения, как и на длину дня, также отражают черты радиационного режима, при котором происходило и происходит формирование растений.

Фотосинтез и связанный с ним рост растений — высокоэнергетические процессы, усиливающиеся при увеличении интенсивности радиации, что в определенной мере связано с оптическим аппаратом, поглощающим радиацию; его формирование, обусловленное светом, направлено к способности максимального поглощения радиации: листья светолюбивых форм толще, в них больше слоев клеток, где находятся пластиды, в клетках много мелких пластид, высоко содержание хлорофилла (особенно хлорофилла *a*). У световых растений поверхность хлоропластов в 5—10 раз больше поверхности листа. У теневых листьев, листьев нижних ярусов, наблюдаются обратные явления — тонкая пластинка, мало пластид, гранулярная структура хлоропластов выражена слабо, меньше пигментов (на единицу поверхности листа), и вряд ли это можно рассматривать как адаптацию к низким интенсивностям, когда, казалось бы, аппарат должен был создаваться таким, чтобы как-то восполнить недостаток света.

Для тенелюбивых форм, вероятно, это не адаптация как прогрессивное явление, а результат или отражение прошлых условий, тем более что в ходе эволюции идет, как предполагается, переход к травянистым формам, приспособленным к высокой инсоляции. Может быть, тенелюбие — более низкая ступень эволюции растений от водной среды к открытым местообитаниям. Может быть, многие тенелюбы (плющ, копытень и др.), имеющие толстые темно-зеленые листья, не сбрасываемые осенью, приспособлены к тому периоду, когда еще нет листьев весной у деревьев и кустарников, а интенсивности радиации еще невелики. Что же касается световых форм, по тем или иным причинам попавшим в затенение, то элементы тенелюбия отражают скорее неполноценность аппарата, его регресс, чем адаптацию.

Сказанное, вероятно, в такой же мере относится и к деятельности листьев разных ярусов одного и того же растения. Поскольку в посеве сельскохозяйственных культур листья каждого яруса формируются вначале как световые (при полном солнечном освещении), а впоследствии становятся средними и нижними, то при их затенении вышерасположенными (основное ослабление солнечной радиации происходит, как показывают исследования Росса, Тооминга и др., именно в верхних слоях посева) снижается поток радиации и ухудшаются условия для фотосинтеза. Более того, интенсивность физиологически активной радиации может стать настолько малой, что дыхание в ночные, утренние и вечерние часы превышает фотосинтез в дневные, что является одной из причин последовательного отмирания листьев нижних ярусов. Именно поэтому одной из основных задач биоактинометрии, с одной стороны, и физиологии растений, с другой стороны, является как изучение профильного (по высоте) радиационного режима в посеве, так и отыскание наиболее благоприятных геометрических структур (пространственной ориентации листьев у разных видов и сортов), при которых может быть обеспечена и большая площадь листьев вообще (30—50 тыс. $\text{м}^2/\text{га}$) и хорошее освещение каждого из ярусов в частности (Ничипорович, 1966; Росс, 1966; и др.). Немаловажное значение должна будет иметь и селекция форм с соответствующей ориентацией листьев¹.

Такое же значение могут иметь исследования радиационного режима под пологом леса, в глубине кроны

¹ Значение ориентации листьев будет рассмотрено в следующих параграфах.

(особенно для плодовых форм), поскольку известно, что затенение деревьев (яблонь и др.) замедляет рост, плодобразование, тогда как даже в пределах растения на хорошо освещаемой стороне кроны образуется больше плодовых почек и побегов. Селекция, как и формовка крон, при знании радиационного режима — один из возможных путей повышения продуктивности наших садов в будущем.

Наряду с этими исследованиями для биологов представляет интерес и вопрос о временном ходе роста и ряда других процессов, поскольку изменение интенсивности света в течение дня, а также лабильность структуры листа (объем хлоропластов, молекулярная организация и т. д.) допускают изменение свойств, активности и направленности процессов, приуроченных как к одному, так и тем более к разным листьям одного и того же растения, хотя эта количественная сторона, по существу, еще не изучена.

Немаловажное значение наряду с приспособлением растений к минимальным и максимальным интенсивностям солнечной радиации имеет и адаптация к количеству радиации, получаемой за день.

В § 4 главы II приведены данные о возможных суммах радиации для различных широт. Летом в северном полушарии возможные суммы радиации больше для северных широт и меньше для южных за счет длинного (до 24 час) дня (при меньших интенсивностях) в высоких широтах. Действительно, ряду светлюбивых растений длинного дня для оптимального роста и развития может быть дана большая доза радиации, чем короткодневным формам. В то же время оказывается, что облучение растений большей дозой¹, чем они получают в районах происхождения и обитания, угнетает фотосинтез, рост и т. д.

Именно этим и объясняется тот факт, что высокие интенсивности радиации (300—400 тыс. $\text{эрг}/\text{см}^2 \cdot \text{сек}$) в опытных условиях могут восприниматься при коротком дне совсем иначе, чем при круглосуточном освещении, поскольку в последнем случае доза радиации намного

¹ Растения могут получать за день несколько больше энергии, чем указано в таблице, поскольку прямая радиация приходит на листья, которые не всегда являются горизонтальной поверхностью.

превышает таковую в естественных условиях. Из этого вытекает, что в условиях длинного дня необходимо снижать интенсивность лучистого потока. В соответствии со светолюбием растений дозы могут быть различными.

Вопрос о количестве солнечной радиации, приходящей к растениям и поглощаемой ими, разработан пока еще недостаточно, хотя он имеет значение для оценки потенциальных ресурсов лучистой энергии в соответствующих районах, при интродукции видов, а также для создания световых режимов в условиях искусственного выращивания растений.

Значение наиболее оптимальной дозы для роста и развития требует исследований и потому, что в течение вегетации она меняется (от весны к лету и от лета к осени), а вместе с тем, вероятно, меняется и потребность в ней растений. Не об этом ли свидетельствуют, в частности, данные ленинградских исследователей (Новикова, Баранниковой, Шустовой) о наличии критического периода (периода образования цветка и пыльцы), когда необходима высокая интенсивность света? Ведь эти процессы происходят в наших широтах обычно в середине лета, когда велика инсоляция.

Тем не менее очевидно, что доза радиации за день имеет меньшее значение для растений, чем длина дня и интенсивность в отдельности, которые могут как ускорять, так и лимитировать рост и развитие даже при одной и той же дозе.

Таким образом, интенсивность солнечной радиации, обуславливая свойства растений и ход физиологических процессов, является одновременно фактором изменчивости самих растений.

§ 3. СПЕКТРАЛЬНЫЙ СОСТАВ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ И РАСТЕНИЕ

В главе I показано, что поглощение лучистой энергии листом совершается в основном в коротковолновых (300—500 мкм) и длинноволновых (600—680 мкм) лучах. Избирательное поглощение радиации листьями растений в области 400—700 мкм с максимумами в синих и красных лучах, максимумы спектров действия фотосинтеза, роста и развития и других процессов в этих же лучах, неодинаковое действие качества света на развитие

разных растений — все это позволяет поставить вопрос, отражают ли реакции и свойства растения спектральный световой режим в естественных условиях.

Реакции растений на длину дня и интенсивность освещения как адаптивные, обусловленные совместным действием среды и естественным отбором (для дикорастущих), селекцией (для возделываемых форм), не вызывают сомнения. Что же касается адаптации к спектральному составу света, то этот вопрос до сих пор еще слабо разработан.

Между тем еще в исследованиях Тимирязева по фотосинтезу, которые затем были продолжены Любименко (1924) и Даниловым, ставился вопрос о спектральной (хроматической) адаптации как о приспособлении к свету. Изучая на основе полученных данных фотосинтез у листьев тенелюбивых и светолулюбивых растений и полагая, что в прямом солнечном свете наибольшая напряженность приходится на красные лучи, а в рассеянном — на сине-фиолетовые, Любименко пришел к выводу, что «так как световые растения пользуются преимущественно прямым солнечным, а теневые — главным образом диффузным светом, то можно было ожидать, что первые приспособились в большей степени к красному свету, чем вторые, если вообще лучам разного цвета свойственна специфическая активность».

Многие исследователи, в том числе и автор, изучающие влияние качества света и длины фотопериода на рост и развитие растений разного географического происхождения, предполагают, что соответствующие реакции являются отражением приспособленности растений к световым условиям ареалов их распространения (и происхождения)¹.

Обратимся к спектральному составу солнечной радиации. Как уже говорилось в главе II, спектральный состав суммарной радиации, как и рассеянной, практически постоянен в течение дня и одинаков на разных широтах — в этих потоках преобладает коротковолновая область спектра (440—490 мкм). Соотношение энергии в отдельных участках спектра меняется лишь в входящей прямой радиации.

¹ См. Разумов (1961), Куперман (1963), Шульгин (1962—1966) и др.

Какая же из составляющих суммарной радиации имеет большее значение? Ответ на этот вопрос вряд ли может быть однозначным, поскольку листья растения, являющиеся приемниками лучистой энергии, расположены в самых различных плоскостях относительно горизонта — вертикально, горизонтально, под тем или иным углом и т. д. В этом случае необходимо рассматривать приход солнечной радиации на различно ориентированные поверхности¹, учитывая прямую и рассеянную радиацию по отдельности, так как понятие «суммарная радиация» относится только к горизонтальной площадке (земля, посев в целом и т. д.).

Рассмотрим соотношение между прямой и рассеянной радиацией при безоблачном небе в зависимости от высоты Солнца, сделав допущение, что площадка горизонтальна или же ориентирована перпендикулярно к прямым лучам Солнца, несущим максимальный поток на единицу поверхности.

При любом состоянии атмосферы (прозрачность, содержание водяного пара и т. д.) интегральный поток прямой солнечной радиации на нормальную поверхность больше потока рассеянной радиации, входящей из всей полусферы неба на горизонтальную поверхность, как это следует из табл. 51, составленной Калитиным для Павловска. Из таблицы четко видно, что с увеличением прозрачности атмосферы (увеличение S при том же h_{\odot}) уменьшается интенсивность рассеянной радиации. Этот факт отмечался многими исследователями.

Однако поскольку в потоке прямой радиации велика доля инфракрасных лучей, а в рассеянной их мало, а также потому, что для нас большее значение имеет видимая область спектра, рассмотрим спектральные данные, приведенные в работе Авасте, Молдау, Шифрина (1962) для средней реальной атмосферы (прямая радиация и рассчитанные ими же значения для рассеянной радиации неба) (табл. 52).

¹ Для поверхности Земли, ориентированной под некоторым углом к плоскости горизонта, учитывается наклон склонов, азимутальный рельеф, поскольку приход солнечной радиации и соотношение S и D меняются (Кондратьев, 1954; Кондратьев, Манолова, 1958; Захарова, 1959; Федорова, 1965; Мухенберг, 1965; и др.).

Таблица 51

Величины потока рассеянной радиации на горизонтальную поверхность в зависимости от высоты Солнца и величины потока прямой солнечной радиации на перпендикулярную поверхность

Высота Солнца, град	S_m кал/см ² ·мин												
	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	1,1	1,2	1,3	1,4
4	35	28											
6		50	42	37									
8		75	63	53	47								
10			88	72	61	54							
12				97	80	68	61						
14				123	103	87	74	65					
16					125	105	88	74	73				
18					122	101	85	81					
20					144	118	98	91					
22					167	136	111	101	76				
24						156	125	113	83				
26						175	140	123	92				
28						197	153	135	101				
30							168	147	109	88			
32							190	162	118	97			
36							207	175	129	105			
38							225	190	139	112			
40							245	207	149	120	99		
42								223	160	127	105		
44								235	173	136	111		
46								246	183	146	117		
48								260	205	162	131		
50								276	216	173	139	114	

Из таблицы прежде всего следует, что в области 400—790 мкм при малых высотах Солнца на горизонтальную поверхность приходит рассеянной радиации (D) больше, чем прямой (S'), тогда как уже с 15—20° поток прямой радиации превышает поток рассеянной. На горизонтальную поверхность в любом случае приходит больше синих и меньше красных лучей (т. е. выполняется закон Тихова).

При падении прямых лучей перпендикулярно к площадке поток их при любой высоте Солнца больше потока рассеянной радиации. Для $h_{\odot} > 40^\circ$ это аналогично приходу на горизонтальную поверхность. При малых высотах Солнца большее количество энергии как в пря-

Таблица 52

Спектральные потоки коротковолновой радиации (мккал/см²·мин) на поверхность Земли ($z=0$) летом при средних условиях атмосферы ($\tau_0(\lambda_0) = 0,3$, $\omega = 2,1$ см, ясное небо)

$\lambda_1 - \lambda_2$ мк	$S - S'$	D	S	S'	D	S	S'	D					
			$h_{\odot} = 90^\circ$			$h_{\odot} = 30^\circ$			$h_{\odot} = 9,3^\circ$				
0,29—0,30	0,0	0,43	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
0,30—0,32	2,6	4,40	0,3	0,15	0,89	0,00	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,01
0,32—0,34	9,2	11,44	2,8	1,4	4,68	0,00	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,94
0,34—0,36	13,1	12,33	5,1	2,55	6,08	0,01	0,1	1,72	0,1	0,1	1,72	0,1	1,72
0,36—0,38	16,5	12,50	7,4	3,7	6,64	0,3	0,05	2,10	0,3	0,05	2,10	0,3	0,05
0,38—0,40	17,6	10,94	8,9	4,45	6,20	0,6	0,10	2,10	0,6	0,10	2,10	0,6	0,10
0,40—0,44	61,8	29,98	35,5	17,75	18,16	3,9	0,63	6,81	3,9	0,63	6,81	3,9	0,63
0,44—0,48	79,3	29,45	50,7	25,35	18,97	8,5	1,37	7,87	8,5	1,37	7,87	8,5	1,37
0,48—0,52	78,4	23,54	53,9	26,95	15,70	12,2	1,98	7,00	12,2	1,98	7,00	12,2	1,98
0,52—0,56	79,6	20,63	57,1	28,55	13,86	15,2	2,46	6,21	15,2	2,46	6,21	15,2	2,46
0,56—0,60	79,6	17,60	58,7	29,35	11,98	17,4	2,82	5,42	17,4	2,82	5,42	17,4	2,82
0,60—0,64	74,9	14,34	57,3	28,65	10,12	19,5	3,16	4,88	19,5	3,16	4,88	19,5	3,16
0,64—0,68	73,0	12,34	57,8	28,9	8,94	22,9	3,71	4,76	22,9	3,71	4,76	22,9	3,71
0,68—0,70	35,0	5,81	28,4	14,2	4,18	12,4	2,01	2,32	12,4	2,01	2,32	12,4	2,01
0,70—0,74	61,4	9,72	49,3	24,65	5,53	21,6	3,50	4,03	21,6	3,50	4,03	21,6	3,50
0,74—0,79	73,9	11,96	62,1	31,05	8,42	31,0	5,82	4,55	31,0	5,82	4,55	31,0	5,82
400—500	180,3	71,2	113,2	56,6	45,0	18,5	3,0	18,2	18,5	3,0	18,2	18,5	3,0
500—600	198,5	44,6	142,7	101,4	33,7	38,7	5,9	15,0	38,7	5,9	15,0	38,7	5,9
600—700	182,8	32,5	143,5	71,7	23,2	54,8	9,0	12,0	54,8	9,0	12,0	54,8	9,0
700—790	135,3	27,1	111,4	55,7	13,9	52,6	9,3	8,6	52,6	9,3	8,6	52,6	9,3
400—790	696,9	175,4	510,8	285,5	115,9	164,6	27,2	53,8	164,6	27,2	53,8	164,6	27,2

мых лучах, так и в сумме с рассеянной радиацией приходится на оранжево-красные лучи (600—700 мкм).

Совершенно очевидно, что общий спектральный поток, приходящий к растениям, будет различным при разной ориентации листьев.

В зависимости от вида растения ориентация листьев может быть различной, что давно уже отмечалось ботаниками (Визнер, Варминг, Кернер, Алехин и др.). У одних растений листья верхних ярусов ориентированы под большими углами к плоскости горизонта, а у ниже расположенных угол наклона уменьшается до нуля, что характерно для многих сельскохозяйственных растений, таких, как кукуруза, свекла, хлопчатник и др. У других форм (например, у ряда деревьев) листья с боков кроны также почти вертикальны, а на вершине прини-

мают более горизонтальное положение. Многие растения засушливых зон (степной, полупустынь) имеют вертикально стоящие листья, у некоторых растений они занимают такое положение лишь в дневные часы, а у ряда форм лист скручивается днем и разворачивается вечером. Хорошо известны листья эвкалиптов, леса которых почти не дают тени, а также компасные растения, листья которых дают четкий азимутальный эффект. В то же время в высоких широтах в горах растения в первый период роста представлены розеточными формами, с почти горизонтальными листьями.

Наряду с растениями, имеющими относительно постоянную ориентацию листьев, существует немало видов, листья которых в утренние и вечерние часы опускаются, у некоторых видов это происходит в дневные часы. Отметим, что в районах с длительным вегетационным периодом и сезонностью климатических явлений меняется видовой состав — одни формы приурочены к месяцам с более низкими температурами и коротким днем, другие — к теплomu периоду. Соответственно меняется и тип ориентации листьев в одном и том же районе.

В каких же световых условиях находятся растения? Рассмотрим возможную взаимосвязь между свойствами растения реагировать на тот или иной спектральный состав света и радиационным режимом.

Остановимся для примера на двух основных процессах — фотосинтезе, обуславливающем рост биомассы, и развитии растений. Для первого процесса необходимы высокие интенсивности света, т. е. он приурочен главным образом к дневным часам с большой высотой Солнца, тогда как развитие регулируется низкими интенсивностями, приуроченными в основном к утренним и вечерним часам.

Растения длиннодневные (пшеница, ячмень, лук, лен), происходящие из северных и умеренных широт, развиваются быстрее, когда в период дополнительного освещения (или же перед основным и после него) получают оранжево-красные лучи низкой интенсивности, и значительно медленнее при действии синих, как об этом свидетельствуют результаты экспериментов, приведенные в главе I. Растения этого типа характеризуются тем, что листья, собраны ли они в розетку в фазе куще-

ния или поочередно расположены на стебле, ориентированы, начиная со восходов, под большими углами к плоскости горизонта, как это схематически представлено на рис. 25Б, что обеспечивает при длинном северном дне и малых в течение всего дня высотах Солнца максимальное поглощение прямой солнечной радиации. При такой ориентации еще до восхода Солнца часть листьев, верхняя поверхность которых обращена к востоку, получает

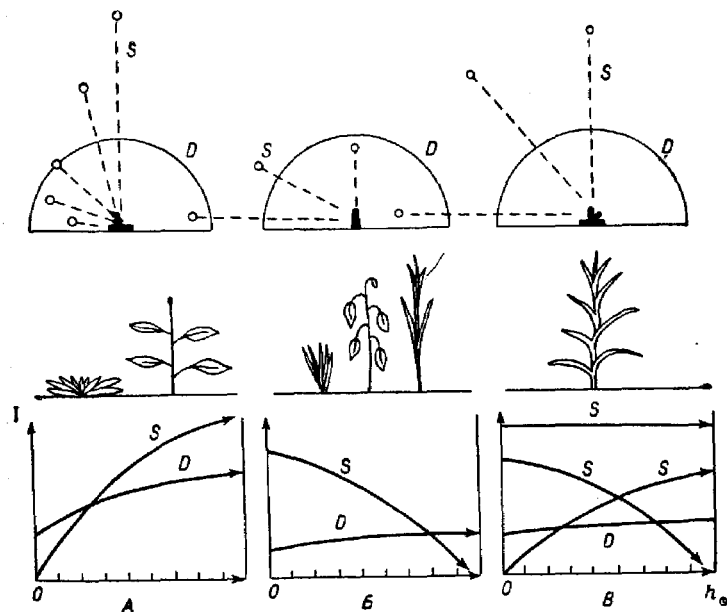


Рис. 25. Схематическое представление прихода прямой S и рассеянной D солнечной радиации к растениям с горизонтальными (А), вертикальными (Б) и различно ориентированными (В) листьями.

начиная с $h_{\odot} = 5 \div 3^{\circ}$ свет из заревого сегмента, богатый оранжево-красными лучами, интенсивность которых особенно возрастает при восходе Солнца. В это время наибольшая интенсивность сосредоточена в прямых лучах Солнца, падающих почти перпендикулярно на часть листьев; в потоке преобладает красная область спектра и почти нет сине-фиолетовых лучей. Поток же рассеянной радиации неба при подобной ориентации весьма мал.

Длительные периоды дня с малой высотой Солнца (преимущественно за счет утренних и вечерних часов) и относительно низкой интенсивностью, по-видимому, явились причиной отбора таких систем в растениях, которые способны реагировать и использовать главным образом оранжево-красные лучи, преобладающие в потоке прямой радиации Солнца. С увеличением h_{\odot} в дневные часы и повышением интенсивности прямой и рассеянной радиации увеличивается фотосинтетическое значение радиации; однако и в этом случае интенсивность ее не очень велика, что обусловлено как относительно невысокими значениями h_{\odot} даже в полдень, так и ориентацией листьев, к которым она приходит под большим углом. В приходящем потоке прямой радиации лишь незначительное время интенсивность синих лучей приблизительно равна интенсивности красных или больше, к тому же часть коротковолновых лучей поглощается не только хлорофиллом, но и другими пигментами и используется, помимо фотосинтеза, на различные регуляторные процессы.

Лист, поглощая одинаково в синей (400—480 мкм) и красной (600—680 мкм) областях спектра, использует поэтому в течение дня на фотосинтез почти при всех значениях интенсивностей больше оранжево-красных лучей, и, вероятно, этим можно объяснить тот факт, что световые листья растений умеренных широт лучше осуществляют фотосинтез при действии оранжево-красных лучей.

Совершенно иная картина наблюдается у ряда других длиннодневных растений — белены, картофеля, подорожника, редиса, горчицы и многих других форм. Их развитие на длинном дне происходило быстрее, когда им утром и вечером (или утром, или вечером) давался не красный, а синий (в пределах 400—700 мкм) свет слабой интенсивности.

Случайна ли эта реакция, вызываемая, по-видимому, системой синего — дальнего красного света? Оказывается, она также далеко не случайна. Подобные длиннодневные растения (не говоря о культурных формах) в настоящее время в основном обитают в горных районах Южной Америки (Чили, Перу, Боливия) на больших высотах. Растения в горах под влиянием ряда при-

чин, в том числе температуры приземного слоя воздуха, приобрели розеточную форму с распластанными по земле листьями или почти горизонтальными листьями, сидящими на укороченном стебле (Энглер, Ворошилов, Жуковский и др.), — достаточно вспомнить ориентацию листьев нашего подорожника.

Можно также напомнить в этой связи старые опыты Бонье, переносившего растения с прямо стоящим стеблем из долин в горы, где они становились или розеточными, или стелющимися по земле. В этом случае, как видно из рис. 25 А, а также табл. 51 и 52, следует, что как до восхода Солнца, так и после восхода до высоты Солнца 8—10° на листья приходит в основном поток рассеянной радиации неба с преобладанием сине-фиолетовых лучей, что и обусловило формирование растений с большей чувствительностью к синим, чем к красным лучам. Поставленные нами лабораторные опыты для проверки развиваемых представлений показали, что когда растениям редиса, горчицы и пшеницы после 8-часового периода с высокой интенсивностью радиации давались еще 8 час очень слабого красного и синего света таким образом, что в первые 4 час был синий, а затем красный, и наоборот, то редис и горчица (горного происхождения) развивались значительно быстрее, когда синий свет был в конце фотопериода, еще лучше — когда и в начале, и в конце, а пшеница — когда день оканчивался красным светом. Такие же результаты на других культурах получены рядом исследователей (Куперман, Шлейфер, Баханова, Руссу и др.), проводивших опыты по этой или аналогичной схеме (Мейер, 1959). Может быть, эта реакция на качество света первична, а явление длиннодневности вторично? По-видимому, это не так: горчица, белена и другие формы даже при облучении красным светом развиваются быстрее на длинном дне, чем на коротком дне с дополнительным синим освещением. Здесь мы вновь встречаемся с примером того, что растения в процессе длительной эволюции закрепили реакцию на длину дня, а в последующем, вероятно, мигрировав в горные районы, приобрели относительно устойчивую реакцию на качество света¹.

¹ Подобная горизонтальная ориентация листьев могла обусловить такую же реакцию на синий свет слабой интенсивности и в высоких широтах, где при малых высотах Солнца на горизонталь-

Что же касается действия света на фотосинтез и тем самым на рост, то, как и в других случаях, оба процесса идут вначале более интенсивно при воздействии красного света. Это понятно, поскольку уже при высоте Солнца 10—15° наибольшая интенсивность радиации сосредоточена в области 600—700 мкм, поглощаемой в основном хлорофиллом¹, тогда как синие лучи поглощаются и другими пигментами. С дальнейшим увеличением высоты Солнца и уменьшением угла падения прямой радиации на лист возрастает ее интенсивность и в спектре начинает преобладать коротковолновая радиация, усиливающаяся потоком рассеянной радиации неба. В этих условиях создаются возможности для большего поглощения синих лучей и большей интенсивности фотосинтеза при общей высокой инсоляции. О высокой инсоляции в горных районах свидетельствуют данные карт прихода радиации, а также значения, приведенные на рисунке. Розеточная, почти горизонтальная ориентация листьев, будучи адаптацией к тепловому режиму, также является оптимальной и в отношении приспособления к суммарной радиации за день: так как при быстром увеличении высоты Солнца (80—90° в полдень) горизонтальная ориентация листьев обеспечивает максимальную суточную дозу радиации.

Рассмотрим растения третьей, широко распространенной формы (рис. 25 В), совмещающей особенности первых двух (А, Б). Растения такого типа в утренние и вечерние часы облучаются потоком прямой радиации, в которой преобладает оранжево-красная область спектра, и потоком рассеянной радиации неба. Наибольшую интенсивность при малых высотах Солнца получают листья верхних ярусов, часть которых ориентирована почти перпендикулярно к прямым лучам Солнца, тогда как нижние листья их почти не получают (даже при одиночном стоянии растений лучи как бы скользят

ную поверхность приходит больше сине-фиолетовых лучей (за счет рассеянной радиации неба). Правда, в высоких широтах мало число безоблачных дней, а каков спектральный состав света в утренние и вечерние часы при пасмурном небе, пока еще не ясно.

¹ На другие системы, в частности, на фитохром, являющийся, по мнению ряда авторов, самостоятельным пигментом, идет мало энергии.

вдоль них, а при сплошном посеве лучи к ним практически не доходят).

С увеличением высоты Солнца происходит как бы перенесение центра тяжести физиологической деятельности на ниже расположенные листья, к которым в это время свет будет приходить так же, как на нормальную поверхность, а роль верхних листьев уменьшается. При полуденной высоте Солнца основной поток прямой радиации проходит почти без ослабления вдоль верхних листьев и поглощается в основном в средних и нижних ярусах.

Растения с подобной ориентацией листьев распространены в высоких и низких широтах и представляют собой наиболее оптимальный тип геометрической структуры аппарата (Ничипорович, 1963; Росс, 1964; Шульгин, 1966; и др.), позволяющий максимально использовать радиацию в течение дня. Суммарный фотосинтез за день у таких форм наиболее высок по сравнению с формами, имеющими другие типы ориентации листьев (Тооминг, 1967), — у них нет полуденного уменьшения количества поглощенной радиации и падения фотосинтеза, как у растений с вертикальными листьями (рис. 25 Б), а также снижения поглощенной радиации в утренние и вечерние часы, как у растений с горизонтальной ориентацией листьев (рис. 25 А).

Основное энергетическое и регуляторное значение для растений типа кукурузы имеет прямая солнечная радиация с меняющимся в течение дня спектральным составом: самые верхние листья поглощают оранжево-красные лучи, верхние, ниже лежащие, — в основном красные и меньше синие, а средние и нижние ярусы — больше сине-фиолетовые.

Это означает, что листья могут различаться и функционально, и физиологически — верхние ярусы приспособлены к относительно низким интенсивностям (при малых высотах Солнца) и наиболее активны в утренние и вечерние часы, а ниже расположенные ярусы приспособлены к высоким интенсивностям полуденных часов. Получая в течение дня свет в основном за счет прямой радиации разного спектрального состава, листья адаптировались так, что фотосинтез с его спецификой происходит в верхних ярусах преимущественно под действием красных лучей, а в средних — при различном соотношении

красных и синих лучей (вначале больше под действием красных лучей, а в полуденный период — синих).

Таким образом, фотопериодическая реакция зацветания, осуществляющаяся низкоэнергетическими системами в утренние и вечерние часы при малых высотах Солнца и обуславливающая реакцию растений на качество света, как бы отражает световые спектральные условия этих периодов дня в местах их происхождения и обитания. Эти реакции возникли как приспособления к спектральным областям солнечной радиации с максимальными интенсивностями, различными в зависимости от вида пространственной ориентации листьев: для горизонтальных — к сине-фиолетовой области рассеянной радиации, для негоризонтальных — к оранжево-красной области прямой радиации. Аналогичную реакцию обнаруживают и короткодневные растения: розеточные формы высокогорных растений типа шалфея западного, родиной которого считается Южная Америка (20—30° ю. ш.), растут и развиваются, если в утренние часы при удлиненном дне они получают сине-фиолетовые лучи, к которым они приспособились, и задерживаются в развитии красными лучами, действию которых они меньше подвергаются в местах их происхождения и обитания.

В соответствии с этим для растений имеет большое значение либо красный — дальний красный свет, либо синий — дальний красный свет, действующие через системы фотоморфогенеза; меняется, вероятно, удельное значение каждого из них для того или иного вида, что обусловлено районом, где происходило формирование растений.

Поскольку фотосинтез совершается преимущественно в дневные часы при больших высотах Солнца за счет в основном прямой солнечной радиации, поток которой превышает поток рассеянной, в этот период суток (с 7—8 до 17—18 час) листья растений с максимума поглощения в синей (400—480 мкм) и красной (600—680 мкм) областях получают почти вне зависимости от их ориентации вначале больше красных лучей. При больших высотах Солнца листья получают красные и синие лучи в равной мере, а в южных широтах, где велика прозрачность атмосферы, — больше синих и меньше красных. В связи с этим фотосинтетический аппарат и фотосинтез или различны у разных листьев, или как бы

перестраиваются к действию того или иного потока радиации с различным соотношением энергии.¹

Чем южнее широта обитания растений при равных атмосферных условиях, тем выше полуденные высоты Солнца, тем выше возможные интенсивности радиации и длительнее период, в течение которого в потоке больше сине-фиолетовых лучей. Отсюда, вероятно, и разнообразие спектров действия фотосинтеза, хотя в целом он осуществляется одновременно в обеих областях спектра.

Такой пока еще предполагаемый ход фотосинтеза (наибольшая эффективность при действии красных лучей низкой интенсивности и большая эффективность синих лучей высокой интенсивности) — отражение суточного хода спектральных потоков прямой радиации в естественных условиях, где происходило формирование растений.

У теневыносливых форм, как это уже показано в опытах, действительно наблюдается больший фотосинтез при низких интенсивностях красных лучей, а при более высоких — синих лучей, хотя в целом он ограничен намного меньшими интенсивностями, чем у растений открытых местообитаний.

По-видимому, это объясняется тем, что в травостое или под пологом леса листья верхних ярусов могут рассматриваться как живой светофильтр, одинаково пропускающий как синие, так и красные лучи и ослабляющий их интенсивность без существенного изменения спектрального состава прямой радиации.

Световой режим складывается как из проходящей сквозь листья лучистой энергии, так и из отраженной ими, доля которой может быть больше доли прошедших лучей.

Исходя из спектров поглощения листьев, можно заключить, что, поскольку красные и синие лучи поглощаются в наибольшей степени и примерно одинаково, радиация с увеличением оптического пути луча должна относительно обогащаться наименее поглощаемыми лу-

¹ Наличие двух максимумов хлорофилла обеспечивает растения в течение дня лучистой энергией разного спектрального состава, обуславливая различия скорости роста, развития и других процессов, зависящих от света, и их качественную специфику.

чами — зелеными и дальними красными. Это предположение было высказано еще Зейбольдом и Эгле.

Вышеприведенные соображения подкрепляются появившимися в последние годы исследованиями¹, свидетельствующими о том, что под кронами деревьев, при загущении посевов и сильном затенении преобладает «зеленая и инфракрасная тень».

Таким образом, до определенного предела интенсивности радиации тенелюбивые растения, как и листья нижних ярусов светолюбивых форм, находятся почти в таких же спектральных условиях освещения, как и светолюбивые растения открытых местообитаний. Но уже при значительном затенении (под пологом густого леса, листья нижних ярусов, в сомкнутом ценозе и т. д.) и преобладании в общем потоке зеленых и дальних красных лучей имеет место неблагоприятный радиационный режим, обуславливающий слабый фотосинтез, увеличение роли дыхания (как за счет обычного, так и за счет «светового») ², что и является одной из причин последовательного отмирания нижних листьев и ветвей. В целом же радиационный режим как в травостое при посеве разных культур, так и под пологом леса еще далеко не изучен.

Так как та или иная реакция растений, обусловленная всеми листьями или отдельными из них, активируется тем сильнее, чем выше интенсивность света, при условии, что плато насыщения еще не достигнуто, то начало и скорость процессов в растении определяются тем листом (или группой листьев), который облучается радиацией более высокой интенсивности.

Таким образом, поскольку у большинства растений листья, как правило, ориентированы под различными углами к оси стебля (включая горизонтальное и вертикальное расположение) и имеют разное азимутальное распределение (что в ботанике называется листовой мозаикой), а каждый отдельный лист не может в течение дня следовать за движением Солнца, хотя у некото-

рых растений листья поворачиваются, восприятие максимальной интенсивности солнечной радиации переходит от одних листьев к другим. Листья растения — приемники лучистой энергии — могут рассматриваться как своего рода неподвижная локальная система, в которой та или иная часть листьев всегда ориентирована к максимальному (или оптимальному) потоку в течение большей части дня (т. е. плоскость листа близка к перпендикуляру по направлению к излучению), что обеспечивает и максимальное для данных условий количество поглощенной за день солнечной энергии. Именно поэтому наибольшее значение для растений в целом имеют незатененные листья верхних и средних ярусов, тогда как нижние некоторое время живут за счет деятельности других, а затем отмирают.

Таким образом, адаптация растений к интенсивности освещения, а также к количеству радиации, получаемой за день, выражается в различной геометрической структуре листьев в посевах, ассоциации и т. д.; их вертикальная и азимутальная (о чем еще конкретно мало что известно) ориентация есть, по существу, процесс приспособления к поглощению оптимального количества физиологической радиации за день.

Ориентация листьев как бы определяет соотношение спектральных потоков, приходящих к ним в течение дня. Реакция растений на тот или иной спектральный состав света — явление приспособительное, но вторичное, связанное с адаптацией к интенсивности света в области фотосинтетически активной радиации (400—700 мкм).

Наличие по крайней мере двух систем фотоморфогенеза¹, играющих основную роль при низких интенсивностях радиации в утренние и вечерние часы, и их соотношение определяет, по существу, возможность развития зеленых растений при любом световом режиме на различных географических широтах. Так, растения длиннодневные, типа пшеницы, лука, растущие летом в высоких широтах и приспособленные к оранжево-красным лучам, реагируют на них через систему «низкоэнергети-

¹ Шульгин, 1960; Хазанов, 1960; Алексеев, 1963; Нийлск, 1964; Дадькин и др., 1964; Акулова и др., 1966; Шахов, Хазанов, Станко, 1965, и др.

² Воскресенская, Гришина, 1961; Гришина, 1966.

¹ Вопрос о наличии двух систем фотоморфогенеза, их природы (в частности, ВЭР) является дискуссионным. Многие исследователи считают, что влияние дальнего красного и синего света при длительном воздействии осуществляется также через фитохром.

ческих реакций» (НЭР) красного — дальнего красного света; дальние красные лучи, интенсивность которых ниже красных, осуществляют, вероятно, влияние через длинноволновый максимум системы «высокоэнергетических реакций» (ВЭР) синего — дальнего красного света.

Длиннодневные растения «горного» происхождения (подорожник, ряд видов картофеля, белена, ряд форм томатов и др.) произрастают и в высоких широтах, где длина дня велика. В этих условиях регулирование может осуществляться также синими и дальними красными лучами.

Однако вопрос о том, насколько замена одного вида излучения (синей области спектра на дальнюю красную) хороша для осуществления многообразных физиологических процессов, ввиду своей сложности изучен еще недостаточно и здесь рассматриваться не будет. Можно лишь указать, что развитие, например, горчицы хоть и замедленно, но осуществляется за счет системы НЭР (при действии красных лучей) в утренние и вечерние часы, однако при этом соцветие очень мало, много стерильных стручков, что обусловлено недоразвитием отдельных структур цветка при его формировании. Видимо, для нормального развития необходимо совместное действие различных областей спектра в определенном их соотношении. Это же относится и к любому другому физиологическому процессу.

При всей универсальности и специфичности различных систем, селективно поглощающих радиацию, имеет место адаптация к свету, отражающая собой условия произрастания растений, и в зависимости от экологии растений — к определенному соотношению радиации в отдельных областях спектра. Для оптимального хода физиологических процессов необходима вся физиологическая радиация (300—800 мкм).

§ 4. СОЛНЦЕ И НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ КАЧЕСТВА УРОЖАЯ

Человек давно уже использует природные растительные ресурсы. Выращивая определенные виды и сорта растений, он с помощью селекции отбирает формы с преобладанием тех или иных продуктов химизма растений, среди которых основное значение принадлежит главным группам веществ, содержащихся в растениях, — белкам, углеводам, жирам и их производным.

Мы рассмотрим значение солнечной радиации для синтеза азотистых соединений, белковых и углеводных продуктов.

О влиянии действия света на образование в листьях, семенах и других органах белковых веществ обычно судят или по количеству самих продуктов, или по потребности растений в азоте — элементе корневого питания, используемом в дальнейших биохимических превращениях. Рядом исследователей показано, что при азотном голодании растение от синтеза белков переходит к синтезу углеводов.

В первом разделе говорилось о том, что опыты в лабораторных условиях позволили установить влияние света на образующиеся в растении продукты. В частности, рассматривалось усиление белкового синтеза, синтеза азотистых соединений при действии сине-фиолетовых лучей (Воскресенская, 1965; и др.). Можно поэтому говорить о том, что различия в направленности процессов у растений в естественных условиях обусловлены соотношением красных и синих лучей в потоках солнечной радиации, приходящих к листу, хотя многими авторами увеличение синтеза белка объяснялось ранее действием ультрафиолетовой радиации. Некоторые исследователи неоднократно отмечали тот факт, что при переносе растений в высокогорье, а также по мере поднятия растений одного и того же вида в горы в них возрастает доля белкового азота (Дорошенко, 1925; Гребинский, 1941; Зайцева, 1953; и др.); в этих условиях много сине-фиолетовых лучей. Уже на основании этого можно сделать некоторые выводы: так как в северных широтах в прямой солнечной радиации больше поток оранжево-красных лучей, то виды, которые произошли оттуда или ныне обитают там, должны формировать меньше азоти-

стых веществ, чем южные, приуроченные к коротким дням с большей высотой Солнца в дневные часы и имеющие более длительный период, в течение которого преобладают или достигают значительных интенсивностей сине-фиолетовые лучи. Действительно, длиннодневные растения (овес, пшеница, ячмень, салат и др.) на длинном дне образуют больше углеводов продуктов; у них потребность в азоте меньше, чем у короткодневных форм. Чем длительнее вегетационный период у сортов, чем они более позднеспелые, тем больше у них потребность в азоте. Напротив, короткодневные растения (просо, перилла, кукуруза и др.), или обитающие в тропических широтах, или происходящие оттуда, требуют для нормального белкового синтеза много азота, но, чем севернее может обитать тот или иной сорт, чем он более скороспелый, тем меньше азота необходимо для роста и развития (Чайлахян, 1964), что, по-видимому, может быть связано со спектральным световым режимом мест обитания растений.

Таким образом, качество света, меняющееся в естественных условиях с широтой, влияет на синтез белка: на юге белка образуется больше, на севере меньше. Вероятно, неслучайно, что у нейтральных к длине дня растений (многие из бобовых, гречиха и др.), происходящих из экваториальных широт, наблюдается обилие белка в листьях и особенно в семенах. Также очень богаты белком растения, происходящие из тропических широт и обитающие на разной высоте над уровнем моря, такие, как нут (распространен в Индии, Пакистане и Мексике; большинство видов приурочено к средней зоне порядка 1000—2000 м над уровнем моря; граница ареала — 25—40° с. ш.), соя (распространена в Китае, Индии, Вьетнаме, Корее, тропической Африке и Америке), маш (Индия, Индонезия, Гималаи), виды фасоли (Мексика, Гватемала, Колумбия, Индия, Китай).

Иными словами, условия происхождения и длительного обитания определили тип обмена веществ и образуемых продуктов. В значительной степени это закрепилось и стало тесно связано с длиной дня, при которой обитают растения. Так, и длиннодневные, и короткодневные растения (даже при одинаковых условиях освещения) на длинном дне содержат больше углеводов,

а на коротком — больше белков и азотистых соединений. Подобная же корреляция для короткодневных и длиннодневных растений связана с интенсивностью радиации — чем она выше, тем больше образуется азотистых продуктов. Это, вероятно, может быть связано с тем, что в общем белом потоке возрастает доля (интенсивность) сине-фиолетовых лучей. Но если это так, то и в течение дня, по-видимому, должно меняться соотношение между азотистыми и углеводными продуктами, особенно у растений умеренных и северных широт: днем больше первых, утром и вечером — вторых. Вероятно также, что в пределах растения листья в этом отношении не однозначны — при оптимальной геометрической структуре растений синтез углеводов больше у верхних листьев, ориентированных под большими углами к горизонту, и меньше у листьев средних ярусов.

В целом отсюда следует, что повышение белковости образуемых растением продуктов и содержание белка в семенах (в зерне у злаков) — регулируемый процесс, который можно, по-видимому, широко использовать в селекции. Для этого нужно испытывать сорта и формы растений в наиболее южных для данного сорта районах с большим числом солнечных дней, а также в предгорных и горных условиях, где велика доля коротковолновых лучей. Также неслучайно и то, что на практике наиболее ценные сорта злаков, богатые клейковиной и белком (твердые, сильные пшеницы с содержанием белка в зерне до 18—25%), выращиваются в степных солнечных районах (Шарапов, 1962; Шарапов, Смирнов, 1966), тогда как в районах с большой облачностью (Западная Европа, север Европейской территории СССР) содержание белка нередко составляет 8—13%. До сих пор это объяснялось исключительно тепловым и водным режимом этих зон. Поскольку недостаток коротковолновых лучей может частично компенсироваться азотным питанием, ясно, что для каждой из географических и климатических зон необходим координированный учет оптимального соотношения между световым и корневым питанием; что, разумеется, относится не только к азоту. Эта проблема еще ждет своего решения, хотя в последние годы ей уделяется большое внимание (Ничипорович, 1966).

Аналогичные рассуждения могут быть проведены и

для большой группы физиологически активных веществ (типа алкалоидов, как, например, никотин у табака, хинин в коре хинного дерева, кураре в соке южноамериканских растений, атропин в ягодах белладонны и др.). В молекулах всех этих веществ имеется азот. Поскольку синтез этих продуктов связан с превращением азотистых соединений, их образование также может быть связано с действием коротковолновой радиации. Азотное питание, с одной стороны, синий свет, с другой, — факторы накопления алкалоидов в растениях. Ведь неслучайно, что алкалоидные растения — южного происхождения, как и то, что образование алкалоидов, большинство из которых ядовито, происходит наиболее интенсивно в высокогорных условиях в южных, тропических районах и очень слабо в умеренных и северных широтах. В СССР наиболее богатые алкалоидами растения произрастают вдоль южных границ (Шарапов, Смирнов, 1966). Перенесение растений одного и того же вида в условия высоких широт обуславливает уменьшение количества в них алкалоидов.

Увеличение облачности уменьшает ядовитость многих растений, поскольку одновременно уменьшается действие сине-фиолетовых лучей на синтез (и последующие превращения) азотистых веществ. Например, нами в опытных условиях было показано, что в клубнях картофеля, выращенного при действии синих лучей, больше солонина, чем в клубнях растений, выросших на оранжево-красных лучах. Нет необходимости рассматривать другие стороны изменения метаболизма веществ в растении, например в связи с климатом и радиационным режимом, — они разработаны пока еще мало, тем более в экспериментальных условиях. Есть все основания считать, что подобная работа должна и будет проводиться и что она открывает новые возможности для все большего регулирования жизнедеятельности растений, а также и качества образуемых ими продуктов, которые используются для пищевых, кормовых, технических и лекарственных целей.

§ 5. О ЗНАЧЕНИИ СОПРЯЖЕННОСТИ ФАКТОРОВ СРЕДЫ ДЛЯ ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ

В предыдущих разделах рассматривались закономерности реакций растений на длину дня, интенсивность освещения и его спектральный состав. Было показано, как велико влияние каждого из действующих факторов на рост и развитие растений и другие процессы. Тем более важное значение имеет изучение их совместного влияния, поскольку в естественных условиях ни один из них не является самостоятельным и изолированным. Рассматривая в основном радиацию в области 400—800 мкм при безоблачной атмосфере, можно в довольно грубом приближении попытаться наметить сопряженность в световом режиме, представление о которой важно не только при изучении взаимосвязей, самих по себе, но и особенно для изучения растений как в искусственных и естественных условиях, так и для интродукции их в новые районы (Аврорин, 1956).

При исследованиях в лабораторных условиях неоднократно наблюдалось, что изменение любого из факторов в сторону его увеличения или уменьшения приводит к изменению как морфогенеза растений, так и отдельных физиологических процессов. При сильном изменении действия фактора зачастую рост и развитие растений могут вообще прекратиться и наступает гибель организма. Как не вспомнить при этом закон минимума Либиха, закон ограничивающих факторов Блэкмана, закон физиологического минимума Митчерлиха, согласно которым лимитирующим будет тот фактор, который находится в минимуме (недостаток отдельных элементов минерального питания, света, CO₂ или слишком низкая температура и т. д.). Некоторая ограниченность этих законов не раз подвергалась критике, однако в принципе, вероятно, они справедливы, если рассматривать их как частный случай, отражающий реакцию растений на комплекс факторов среды — источник энергии, пищи и, что не менее важно, источник информации для саморегулирования внутренних физиологических процессов.

Рассмотрим в самом общем виде радиационный режим в летние месяцы на разных широтах. На экваторе короткому дню соответствует быстрое возрастание высоты Солнца и интенсивности прямой радиации, почти

зенитное положение его в полдень, а также обилие в потоках коротковолновых лучей. Чем больше широта, тем меньше высота Солнца, меньше полуденные интенсивности радиации, длиннее день. Поток радиации постепенно обедняется синие-фиолетовыми лучами — процесс, постепенно усиливающийся с увеличением широты. Одновременно меняется тепловой режим: на экваторе температуры дня и ночи примерно равны, а к северу от него наблюдается резко выраженная смена температур от высоких дневных к более низким в утренние и вечерние часы и минимальным «ночью», хотя ночи как таковой уже на широте 60—65° может и не быть.

Иными словами, каждому закономерно повторяющемуся фактору соответствует параллельный ход других условий, действующих на растения, вырабатывающих такие их свойства, сохраняемые или отбрасываемые отбором, которые в конечном счете и отражают режим в целом и несут о нем комплексную информацию.

Приведем несколько примеров, иллюстрирующих значение сопряженности действия факторов на растения.

Высокая температура (25—27°) в течение всего 24-часового дня — и длиннодневные растения страдают, но достаточно понизить температуру на 5—10° в течение нескольких часов, как все приходит в норму (в минимуме, оказывается, была «ночная» температура). Этот же результат можно получить, не снижая температуру, но сократив день до 14—18 час, растение как бы попадает в более южные широты (с более высокими ночными температурами). В этом смысле опыты Мошкова (1966) с томатами, которые хорошо росли и развивались на 14-часовом дне при 25° днем и ночью, свидетельствуют не об отсутствии термопериодизма для данного вида, а лишь о том, что в данном конкретном случае, вероятно, совпадают оптимальные световой и тепловой режимы — частный пример сопряженности факторов в условиях обитания растений у себя на родине в низких широтах.

Более того, высокие интенсивности радиации (300—400 тыс. $\text{эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$) в течение 24 час влияют отрицательно, ибо длинному северному дню это почти не свойственно (как и слишком большая суточная доза радиации), а пониженные интенсивности (150—200 тыс.

$\text{эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$) оптимальны. При сокращении длины дня растения растут и развиваются при более высокой (южной) интенсивности и плохо растут при слабой. Но если в условиях короткого дня (13—14 час) пшенице, горчице и т. д. дать пониженные температуры, особенно ночью, они все же реагируют на него как на длинный день и развиваются даже при слабой интенсивности, повышать которую можно до максимальных значений, наблюдаемых летом в полдень на данных широтах.

Для выращивания растений вопрос сопряженности факторов имеет важное значение. При перенесении растений в другие условия растениеводу часто кажется, что лишь один из факторов будет лимитирующим, тогда как на самом деле ограничивающим становится другой или другие, сопряженные с первым. Так, если, например, просо, короткодневное растение, выращивать в искусственных условиях не при 10—12-часовом, а при 18-часовом дне, задерживающем развитие (в минимуме длительность темнового периода), то, чтобы оно могло все же развиваться, необходимо, с одной стороны, увеличить интенсивность света до пороговых для данной культуры значений, а с другой стороны, изменить соотношение в общем потоке спектрального состава радиации, т. е. уменьшить долю красных лучей, свойственных длинному летнему дню высоких широт, и увеличить долю синих. И наконец, повысить температуру в дневные часы до 25—30°, почти не снижая ее ночью. Иными словами, нужно, насколько это возможно, максимально воссоздать типичные для проса все другие условия короткого дня, свойственные его родине, и уровень лимитирующего фактора изменится. Именно об этом свидетельствует поведение различных сортов пшеницы, как яровых, так и озимых, которые в разных районах могут развиваться и как яровые, и как озимые. Первые при весеннем посеве растут при постоянно увеличивающейся длине дня, температуре воздуха и интенсивности света в весенне-летние месяцы в наших широтах. Вторые, посеянные осенью, растут при сокращающемся дне и понижении температуры. Длина дня, интенсивность и температура в этих случаях как бы строго коррелированы. Нетрудно показать, что обычный посев озимых весной не делает их яровыми, ибо меняется вся совокупность факторов. Однако опытами Федорова (1959, 1967)

и других исследователей показано, что если озимой пшенице (или двуручкам) дать высокие интенсивности света (порядка летних) в течение 20—24 час, то она ведет себя как яровая, несмотря на, казалось бы, ограничивающее действие других факторов.

Среда, и в частности радиационный режим, — источник информации как географической, так и о сезонных явлениях: укорочение дня для древесных растений (в лаборатории) приводит к приостановке роста и сбрасыванию листвы, т. е. является сигналом возможного наступления зимы, а в природе — сигналом о веками происходящем понижении температуры к зиме.

Аналогичный пример — действие длины дня и качества света на образуемые растениями продукты. Засушливые условия обычно соответствуют периодам с безоблачными днями и большой инсоляцией. Обилие влаги в почве связано с дождливыми, пасмурными днями, особенно в районах, где таких дней много. Поэтому интенсивность синтеза азотистых соединений, вызываемого преимущественно синим светом, может быть уменьшена не только увеличением доли красных лучей, но и улучшением водного режима, так как обилие влаги ведет к снижению белковости ячменя, алкалоидности люпина и т. д.

Совершенно другой вопрос, в каких пределах можно одни факторы заменять другими. Южный сорт проса практически нельзя вырастить на длинном 24-часовом дне, как бы ни увеличивать интенсивность света и температуру, так как для его развития, как и для всего вида в целом, характерна потребность в темновом периоде. Очевидно, что в результате селекции могут появиться новые сорта, которые будут произрастать в более северных районах. То же самое, вероятно, можно сказать и о дикорастущих растениях: чем эволюционно древнее и устойчивее форма, чем стабильнее в период вегетации те или иные условия, тем труднее снимать лимитирующие факторы или заменять их какими-либо другими при переносе растений в новые районы.

Таким образом, естественные условия дают общую схему сопряженности процессов, различную для разных районов, сезонов, широт и т. д., в пределах которых происходит жизнедеятельность растений. Если говорить

о лимитирующих факторах, то, вероятно, более правильно было бы говорить не о законах минимума и т. д., а о законе сопряженности факторов, где лимитирующими процесс могут выступать как минимальные, так и максимальные значения каждого из факторов, когда даже один из них не соответствует уровню других. Часто процесс лимитируется не фактором в минимуме, а другим, сопряженным с ним, значения которого необходимо в одних случаях снижать, в других — увеличивать.

Однако возникает вопрос: можно ли сказать, являются ли сами растения своего рода эталоном для данной среды, выше и лучше которого не может быть, если исходить из того, что растения того или иного вида, разновидности, сорта адаптированы к условиям, их формировавшим, и отражают приспособленность к данной схеме сопряженности процессов? Иными словами, равноценны ли реальные их свойства и особенности потенциальным возможностям? Известно, что рост, развитие и, главное, продуктивность растений не полностью соответствуют верхним пороговым значениям этой схемы, поскольку волей-неволей в естественных условиях всегда тот или иной фактор является ограничивающим. Например, каждый лист на ранних этапах своего онтогенеза является в процессе формирования верхним и развивается при значительной интенсивности света, приходящего к открытой поверхности, а затем попадает в условия того или иного затенения. Наличие облачности снижает фотосинтез и рост; переменная облачность, закрывающая Солнце, приводит к аритмичности процессов, на возобновление или усиление которых до первоначального уровня нужно время и т. д. Имеются и другие причины (недостаток воды и CO_2 , пониженные или чрезмерно высокие температуры), ухудшающие в целом рост, задерживающие развитие и уменьшающие продуктивность растений. В этом отношении выращивание в закрытом грунте имеет большие потенциальные возможности, так как при этом устраняются, в пределах общей схемы сопряженности процессов, те или иные лимитирующие факторы светового, теплового и водного режимов.

В естественных условиях лимитирующие факторы человек частично снимает орошением, соответствующим

минеральным питанием, подбором форм с определенной ориентацией листьев, селекцией в целом. К сожалению, вопросы сопряженности, значение которых очевидно, в агроклиматологии и биоактинометрии еще мало разработаны. Растениеводы и биологи во многих случаях, не зная сопряженности факторов внешней среды в определенных районах, испытывают большие трудности как в изучении самих реакций растений, так и в отношении целенаправленного создания оптимальных условий при выращивании в закрытом грунте.

Итак, мы снова видим, что решение вопросов, связанных с управлением ростом, развитием, продуктивностью и т. д., в значительной мере зависит от успехов и достижений смежных наук, и в частности физики атмосферы, актинометрии, климатологии, метеорологии и др., где ведущее место по праву занимают или должны занимать разделы, изучающие радиационный и обусловленный им тепловой режим Земли.

Среди многочисленных факторов внешней среды, регулирующих многогранный процесс жизнедеятельности растений, огромное значение принадлежит солнечной радиации. Если изменения теплового и водного режимов, в течение года приводящие к значительным изменениям роста и развития растений, продуктивности и качества урожая, ныне всесторонне и систематически учитываются в агроклиматологии, земледелии, сельскохозяйственной мелиорации, а также и при изучении физиолого-биохимических процессов в организме, то радиационный режим и его действие исследованы еще недостаточно.

Радиационный режим на Земле чрезвычайно разнообразен, и в то же время это один из наиболее постоянных факторов.

На протяжении всей книги автор стремился показать не только то, что солнечная радиация является важнейшим фактором (энергетическим и регуляторным) жизнедеятельности зеленых растений, что общеизвестно, но и то, что как сходство многих свойств и реакций растений — результат сходных условий радиационного режима, так и их своеобразие и разнообразие — результат действия солнечной радиации, непрерывно меняющейся в течение дня, в разные сезоны года и разных широтах земного шара.

Солнечная радиация, приходящая на поверхность Земли и поглощаемая зелеными растениями, — это не просто определенная сумма энергии. Каждая из характеристик солнечной радиации — длительность действия в течение суток, интенсивность, соотношение энергии в отдельных областях и наконец количество энергии в

целом — как оказывает свое специфическое действие, так и участвует в общем воздействии солнечной радиации на растение.

В нашу задачу входило привлечь внимание читателей к растению с его многочисленными физиологическими процессами и показать, что влияние интенсивности радиации и ее спектрального состава обуславливает суточный и сезонный ход процессов. В зависимости от длины дня и высоты Солнца над горизонтом растения облучаются неодинаковое время светом разного спектрального состава, особенно различающимся на разных широтах земного шара в утренние и вечерние часы, что определяет своеобразие ритмов вегетации растений, географическое распространение их, формирует экотипы и жизненные формы, типы роста, влияет на обмен веществ и т. д.

Мы попытались также показать, что облучение растений солнечной радиацией, действующей в течение тысячелетий, могло усилить в растениях те или иные системы и процессы и выработать соответствующие приспособления к особенностям радиационного режима, что одновременно закреплялось отбором. При этом действие радиационного режима как наиболее постоянного фактора в каждом географическом пункте во многих случаях было ведущим в общем комплексе сопряженно действующих на растения факторов. Поэтому растения, попадающие при интродукции или в эксперименте в новые для них условия светового режима, например длиннодневные растения — в южные районы с коротким днем или, наоборот, короткодневные растения — в северные районы с очень длинным днем, резко реагируют на смену обычного для них радиационного режима задержкой в развитии, значительным усилением или ослаблением ростовых процессов, так как одновременно с изменением длины дня меняется и приход общей суммы солнечной радиации, спектральный состав и другие ее стороны.

Точно так же растения, уже адаптированные к определенным интенсивностям света, особенно в полуденные часы, попадая в новые световые условия, резко реагируют в одних случаях на недостаточность ее, в других — на избыток в сравнении с тем, что они получали в районах их происхождения или длительного обитания.

Явления приспособления к среде и к солнечной радиации усиливаются, в частности, при помощи селекции, и, видимо, предел в этом отношении далеко еще не достигнут.

Считая необходимым подчеркнуть особое значение солнечной радиации в жизнедеятельности растений, мы понимаем далеко не достаточную полноту наших представлений как о взаимосвязях многих процессов в организме, так и о радиационном режиме. Отсюда вытекает и известная фрагментарность изложения. Тем не менее, несмотря на еще недостаточную изученность радиационного режима и его изменений при действии на растения, уже сейчас можно и нужно использовать все имеющиеся данные для объяснения многих явлений жизни растений.

На вопрос, почему растение таково, каково оно есть, природа с большой пока еще неохотой отвечает, что растение — дитя самой природы, постоянно развивающееся и изменяющееся вместе с ней на протяжении веков.

Растения — это живая, хотя и не всегда полноценная страница из летописи природы. Рассматривая существующий растительный мир, мы должны отдавать себе отчет в том, что перед нами сейчас всего лишь один кадр из длинной киноленты, кадр, в котором одни действующие лица уже готовы уйти, другие только пришли и останутся надолго. В любом случае растение в той или иной степени переживает среду, формировавшую его.

Задача заключается в том, чтобы определить, какие растительные формы уходят со сцены, и если они необходимы человеку, то воссоздать условия для их сохранения; еще более важным является выявление форм, наиболее соответствующих существующим или новым климатическим условиям. Не менее важно ускорить этот процесс, идущий в природе чрезвычайно длительное время, с помощью селекции и умелой интродукции растений.

Сейчас Земля — музей растительного мира, музей, где экспонаты предоставлены сами себе, ибо мы еще мало знаем условия, в которых можно поддерживать вымирающие формы. Как не вспомнить уже отсутствующие древовидные папоротники, исчезающие деревья гинкго, третичную пицундскую сосну и ряд других реликтовых форм. Это остающиеся за кормой «корабля» эволюции

формы, и по ним можно, пока не поздно, хоть как-то воссоздать картину прошлых периодов, в том числе и радиационного режима, — картину, значение которой велико не только для будущей исторической актинометрии, но и для исторической географии и палеонтологии. Может быть, когда-нибудь будет создан такой музей флоры, где в искусственных условиях будут поддерживаться режимы, наиболее оптимальные для сохранения тех или иных исчезающих растений. И для этого особенно важны будут данные биоактинометрии. Но это — будущее!

В заключение прежде всего следует сказать о необходимости дальнейшего развития актинометрии как науки, с одной стороны, и регистрационной службы прихода солнечной радиации — с другой. Вместо срочных наблюдений, осуществляемых далеко не всеми станциями, необходима непрерывная регистрация радиационного режима: а) хода спектральной интенсивности прямой и рассеянной радиации в течение дня, сезона, года в основных районах возделывания сельскохозяйственных культур; б) количества радиации, приходящей к растениям; в) светового режима на различной глубине в разных фитоценозах. Все это требует создания широкой сети актинометрических станций, оборудованных необходимой современной регистрирующей аппаратурой.

Точно так же как физиология растений условно делится на общую и частную (физиологию отдельных культур), необходима частная, прикладная актинометрия, результаты которой должны служить средством корректировки прихода и поглощения солнечной радиации растениями. Совершенно очевидно, что повышение продуктивности растений наряду с агротехническими мероприятиями требует создания для данной зоны и ее условий модельного растения каждой культуры, в котором теоретически была бы определена наиболее оптимальная геометрическая структура листового аппарата, его угловой и азимутальной ориентации, распределения по вертикальному профилю, с тем чтобы растение при одиночном стоянии в широкорядных посевах, так же как и при сплошном посеве, за световой день поглощало максимально возможное количество радиации всеми листьями. Очевидно, что даже для одной куль-

туры, но в разных широтах, в разные сезоны вегетации из-за определенного изменения высот Солнца такая ориентация будет различной. При таком моделировании перед селекцией будет стоять конкретная задача создания и отбора форм с учетом повышения их к.п.д. в отношении света.

Радиационные исследования представляют большое значение для *физиологии растений*. Поскольку многие свойства растений зависят от света, данные актинометрии дают основу для изучения физиологических реакций, помогают понять причины специфики действия длины дня, интенсивности, спектрального состава.

Теория и практика *электросветокультуры растений* могут получить солидную основу для дальнейшего развития. Зная, к каким радиационным условиям адаптированы те или иные формы (к длине дня, интенсивности, спектральному составу), легче подобрать для закрытого грунта источники радиации с определенным соотношением энергии в отдельных областях, установить максимальные интенсивности и дозу.

В сущности говоря, большие практические успехи, достигнутые в нашей стране в этой области (выращивание некоторых сортов томатов за 55—60 дней вместо 120, корнеплодов редиса за 10—12 дней вместо 27—35, огурцов, а также пшеницы, подсолнечника, хлопчатника и др. для целей селекции) — результат осознанного, но пока еще мало изученного применения мощных источников света, таких, как зеркальные лампы накаливания, ксеноновые лампы, в излучении которых достаточно радиации как для фотосинтеза (оранжево-красные лучи в лампах накаливания и сине-фиолетовые и оранжево-красные у ксеноновых), так и для реакций фотоморфогенеза (красные, синие и дальние красные лучи), регулирующих формирование оптического аппарата листа, скорость развития, качество образующихся продуктов и т. д. Регулируя одновременно длину дня, можно получать при этом либо быстрое генеративное развитие при селекции таких культурных растений, как пшеница и просо, либо усиленный рост вегетативных органов (например, листьев салата, корнеплодов редиса и т. д.).

Означает ли это, что растения, растущие в искусственных условиях, «отреклись» от своих свойств, выработанных средой и закрепленных ею в процессе

отбора, или же, что были созданы условия, пригодные для прохождения физиологических процессов? Справедливо, по-видимому, последнее. И можно думать, что еще более полное изучение потенциальных свойств растений, далеко не всегда реализуемых в течение дня в естественных условиях, приведет к новым практическим успехам как в области светокультуры, так и в овощеводстве и цветоводстве в закрытом грунте.

Независимость от окружающей среды, чаще всего неблагоприятной в естественных условиях в течение большей части года, отсутствие засушливых дней, недостатка света в облачные дни и т. д., возможность получения нескольких поколений в течение года делает электросветокультуру перспективным методом выращивания многих форм растений, и прежде всего овощей.

Изучение радиационного режима во всей его полноте может быть очень важным для *агрометеорологии*, в которой до настоящего времени основное внимание, совершенно естественно, уделялось взаимосвязи растения и теплового и водного режимов среды (в существенной мере также обусловленных солнечной радиацией).

Используя данные о радиационном режиме, агрометеорология получит возможность разрабатывать метод эколого-климатических аналогов, отличающийся от ранее применяемого тем, что он будет учитывать не только суммы радиации (общей, фотосинтетически активной и т. д.), но и возможные и реальные величины прихода солнечной радиации за день, за сезон для той или иной широты и района (поскольку одна и та же сумма может быть получена при коротком дне и безоблачном небе и длинном северном дне в пасмурную погоду), а также одновременно и ход увеличения и уменьшения длины дня (определяющие сроки сева, длину вегетационного периода, скорость роста и т. д.) и ряд других, очень существенных данных. Метод аналогов, хоть и приближенный, будет значительно точнее, если будут учитываться не только условия непосредственно в период вегетации, но и в предшествующий и последующие периоды, когда происходит подготовка растений к зиме, к периоду покоя и т. д.

Кроме того, в агрометеорологических исследованиях необходимо принимать во внимание, что места первич-

ного происхождения и последующего обитания растений не всегда совпадают (мы приводили пример с картофелем — длиннодневное растение, обитающее в высокогорье тропических широт, хорошо может развиваться в высоких широтах, ибо реальные условия среды и наследственные особенности растений совпадают).

Данные о радиационном режиме разных районов и представления о свойствах растений, отражающих условия среды, чрезвычайно полезны для *биогеографии*: во-первых, она может и теоретически, и экспериментально значительно полнее исследовать проблему географического распространения растений тех или иных семейств, родов, видов, так как длина дня в значительной мере определяет широтное распространение большинства как длиннодневных, так и короткодневных форм и их сезонность; во-вторых, имеются и более полные основания для изучения типов ареалов (сплошного, разорванного), широты распространения (космополитизм, эндемизм, локальность), поскольку следует, что общие (сходные) условия формируют сходные формы или позволяют им дольше сохраниться. Неслучайно в водной среде, практически не изменившейся на протяжении миллионов лет, мы находим не только современные, но и простейшие древние формы растительности (сине-зеленые, зеленые, красные, бурые водоросли), геологического возраста которых, пожалуй, не достигает ни одно сухопутное растение; в-третьих, изучение радиационного режима в районах обитания растений, с одной стороны, и изучение степени соответствия свойств растений условиям данного района, с другой стороны, делает возможным установить историю растительных форм и их эволюционного возраста и помогает установить родину тех или иных форм или их сородичей, если еще сохранились там такие условия.

Экология растений, так же как и *биология развития* растений, обладая представлениями о радиационном режиме в разных районах, может, во-первых, исследовать причины широтности и конфигурации ареалов распространения видов и разновидностей; во-вторых, исследовать причины формативного разнообразия растений, наличия сходных жизненных форм, сходства в расположении листьев и их строении у разных видов и семейств; устанавливая причины часто наблюдаемого

параллелизма форм у далеко обитающих друг от друга растений и значительные различия в пределах одного вида; живущего в разных районах; в-третьих, исследовать экологические причины физиологической разнокачественности процессов и структур в филогенезе разных семейств.

Нет необходимости еще раз останавливаться на значении актинометрических исследований, как и задач каждой из наук, использующих достижения биоактинометрии. Пожалуй, лучше подчеркнуть то обстоятельство, что для успеха каждой из наук, в той или иной мере связанной с растительным покровом на Земле, необходимо тесное взаимное содружество биологии, физики, метеорологии, о котором мечтал К. А. Тимирязев: «Недалеко то время, когда благодаря, с одной стороны, актинометрическим исследованиям, составляющим в настоящее время один из предметов забот метеорологов, с другой стороны, исследованиям физиологов (как и экологов, биогеографов, селекционеров, агрономов. — *И. Ш.*)... мы будем в состоянии разрешить вопрос, касающийся не только физиолога, но и практика, и экономиста, и, вообще, человека, интересующегося судьбами человечества, ...вопрос о предельном количестве органического вещества, которое человек в состоянии получить с известной площади земли при помощи растения».

ЛИТЕРАТУРА

- Авасте О., Молдау Х., Шифрин К. С. Спектральное распределение прямой и рассеянной радиации. Исслед. по физике атмосферы, вып. 3, Тарту, 1962.
- Аврорин Н. А. Переселение растений на Полярный Север. Изд. АН СССР, 1956.
- Актинометрический справочник, вып. 1. Под ред. И. Н. Ярославцева. Изд. ТГО, Ташкент, 1953.
- Актинометрический справочник (зарубежные страны). Под ред. Т. Г. Берлянд, Гидрометеоздат, 1964.
- Актинометрический ежемесячник. Изд. ЛГМО и ГГО.
- Акулова Е. А. [и др.]. О методике изучения светового режима в лесу. Бот. ж., 51, 5, 1966.
- Алексеев В. А. Некоторые вопросы оптических свойств леса. Сб. «Проблемы экологии и физиологии лесных растений». Изд. АН СССР, М., 1963.
- Алехин В. В., Кудряшов Л. В., Говорухин В. С. География растений. Учпедгиз, 1961.

- Андреева Т. Ф. Образование аминокислот и белка в процессе фотосинтеза. Автореферат диссертации, 1965.
- Астрономический календарь. Постоянная часть. Изд. 5-е, Физматгиз, М., 1962.
- Арциховская Н. В. Фотосинтез. Указатель литературы. Изд. МГУ, 1961.
- Атлас теплового баланса. Под ред. М. И. Будыко. Изд. 2-е. Гидрометеоздат, 1961.
- Баврина Т. В. Фотопериодизм и изменения пигментов в листьях растений. Автореферат диссертации, 1965.
- Бадинов И. Я., Гальцев А. П., Никольский Г. А. К вопросу о спектроскопическом методе определения общего содержания водяного пара в атмосфере. Проблемы физики атмосферы, сб. 2. изд. ЛГУ, 1964.
- Барашкова Е. П. Рассеянная радиация в Карадаге. Тр. ГГО, вып. 80, 1959.
- Барашкова Е. П. [и др.]. Радиационный режим территории СССР. Гидрометеоздат, Л., 1961.
- Батлер У. Л., Даунс Р. Дж. Свет и развитие растений. Природа, № 8, 1962.
- Бекетов А. Н. Есть ли причины предполагать, что формы растений приспособлены к свету? Изв. АН СССР, сер. биол., № 6, 1951.
- Белинский В. А., Гараджа М. П., Незваль Е. И. Прямая УФ радиация в некоторых пунктах СССР. Сб. «Актинометрия и оптика атмосферы». Изд-во «Наука», М., 1964.
- Белл Л. Н. О соотношении между энергетическим и газовым обменом в фотосинтезирующих растениях. Сб. «Биохимия и биофизика фотосинтеза». Изд-во «Наука», М., 1965.
- Березкин В. А. Применение фильтров в актинометрии и методика обработки наблюдений с ними. Геофизич. сб., т. 5, вып. 3, 1932.
- Берлянд Т. Г. Радиационный и тепловой баланс Европейской территории СССР. Тр. ГГО, вып. 10 (72), 1948.
- Берлянд Т. Г. Распределение солнечной радиации на континентах. Гидрометеоздат, Л., 1961.
- Берлянд Т. Г. Суточный ход солнечной радиации в основных климатических зонах земного шара. Тр. ГГО, вып. 179, 1965а.
- Берлянд Т. Г. Изменчивость солнечной радиации, поступающей к поверхности земли. Тр. ГГО, вып. 179, 1965б.
- Биологические часы. Изд-во «Мир», М., 1964.
- Бирюкова Л. А. Некоторые особенности суточного хода суммарной радиации и радиационного баланса в разных климатических областях СССР. Тр. ГГО, вып. 66, 1956.
- Бирюкова Л. А. Распределение энергии в спектре солнечных лучей на разных высотах. Тр. ЦАО, вып. 25, 1959.
- Бойко П. Н., Лившиц Г. Ш. Прозрачность атмосферы и дневная освещенность. Изв. Астрофиз. ин-та АН КазССР, № 11, 1961.
- Борисов А. А. Географическое распределение радиационного баланса и его компонентов по территории СССР. Вестник ЛГУ, № 10, 1952.
- Борисова Г. В. Радиационный режим Владивостока. Тр. ГГО, вып. 139, 1963.

- Бочаров Е. И. Спектральная прозрачность облаков. Изв. АН СССР, сер. геофиз., № 6, 1959.
- Будаговский А. И., Ничипорович А. А., Росс Ю. К. Количественная теория фотосинтеза и ее использование для решения научных и практических задач физической географии. Изв. АН СССР, сер. геогр., № 6, 1964.
- Будыко М. И. Тепловой баланс земной поверхности. Гидрометеорологиздат, Л., 1956.
- Будыко М. И., Гандин Л. С. Об учете закономерностей физики атмосферы в агрометеорологических исследованиях. Метеорол. и гидрол., № 11, 1964.
- Будыко М. И., Гандин Л. С. Влияние климатических факторов на растительный покров. Изв. АН СССР, сер. геогр. № 1, 1966.
- Бюнинг Е. Ритмы физиологических процессов. Изд-во иностр. лит., М., 1961.
- Вавилов Н. И. Избранные труды. Изд-во «Наука», М.—Л., 1965.
- Ван дер Вин Р., Мейер Г. Свет и рост растений. Сельхозгиз, М., 1962.
- Ван де Хюлт Г. Рассеяние света малыми частицами. Изд-во иностр. лит., М., 1961.
- Варминг Е. Распределение растений в зависимости от внешних условий. Пер. А. Г. Генкеля, СПб, 1902.
- Вейнберг В. Б. Естественное освещение школ. Госстройиздат, М., 1951.
- Вечер А. С. Пластиды растений. Изд. АН БССР, Минск, 1961.
- Витковская В. В. Содержание пластидных пигментов в зависимости от стадийного развития. Зап. ЛСХИ, вып. 11, 1956.
- Воейков А. И. Избран. сочинения. Изд. АН СССР, М., 1948.
- Вопросы радиационного режима растительного покрова. Сб. работ. Тр. ИФА АН ЭССР, Тарту, 1965.
- Ворошилов В. Н. Ритм развития у растений. Изд. АН СССР, М., 1960.
- Воскресенская Н. П. Фотосинтез и спектральный состав света. Изд-во «Наука», М., 1965.
- Вульф Е. В. Историческая география растений. Изд. АН СССР, М., 1944.
- Гальперин Б. М. О суммарной и рассеянной радиации в Арктике. Тр. ААНИИ, вып. 229, 1961.
- Гальперин Б. М. Среднее значение интенсивности рассеянной радиации по данным наблюдений станций северо-запада. Тр. ГГО, вып. 125, 1963.
- Гальперин Б. М., Серякова Л. П. Рассеянная и суммарная солнечная радиация при различных условиях. Тр. ГГО, вып. 152, 1964.
- Гайворонский И. И., Аверкиев М. С. Метеорологический практикум. Гидрометеоздат, Л., 1949.
- Гараджа М. П. Режим естественной ультрафиолетовой радиации по данным измерений в метеорологической обсерватории МГУ. Сб. «Климат большого города». Изд. МГУ, 1965.
- Георгиевский Ю. С. Спектральная прозрачность атмосферы в высокогорных условиях. Сб. «Прожекторный луч в атмосфере». Изд. АН СССР, М., 1960.

- Георгиевский Ю. С. [и др.]. Прожекторный луч в атмосфере. Под ред. Г. В. Розенберга. Изд. АН СССР, М., 1960.
- Гиллер Ю. Е. О действии некоторых физиологических факторов на оптические свойства листьев растений. Автореферат дисс., Душанбе, 1964.
- Годнев Т. Н. Хлорофилл, его строение и образование в растении. Изд. АН БССР, Минск, 1963.
- Гребинский С. О. Основные черты азотистого обмена у высокогорных растений. Биохимия, т. 6, вып. 4—5, 1941.
- Гребинский С. О. Рост растений. Изд. Львовского гос. ун-та, Львов, 1961.
- Гришина Г. С. Особенности поглощения кислорода на свету зелеными растениями. Автореферат дисс., М., 1966.
- Гуляев Б. И., Тооминг Х. А. Вопросы методики измерения фотосинтетически-активной радиации. Изд-во «Наука», М., 1967.
- Гунар И. И., Каспшик М., Крастина Е. Е. Реакция томатов на перерывы светлого и темного периодов в разные часы суток. Изд. ТСХА, № 1, 1960.
- Гюббенет Е. Р. Растение и хлорофилл. Изд. АН СССР, М., 1951.
- Дадыкин В. П., Беденко В. П. О географической изменчивости оптических свойств листьев растений. ДАН СССР, 130, 3, 1960.
- Дадыкин В. П. Световое питание растений на Крайнем Севере. Сб. «Физиология древесных растений». Изд. АН СССР, М., 1962.
- Дадыкин В. П., Грушевский Б. Н., Иванова Р. П., Потаевич Е. В. Внешние условия и энергетика растений. Сб. «Вопросы физиологии и экологии растений в условиях Севера», т. 4, Изд-во «Наука», М.—Л., 1964.
- Данилов А. Н. Хроматическая адаптация как частный случай приспособления растений к свету и температуре. Сов. ботаника, т. 6, в. 18, 1935.
- Довгялло Е. Н. Прозрачность атмосферы в горизонтальном и вертикальном направлениях. Тр. ГГО, вып. 169, 1965.
- Дорошенко А. В. Влияние горного климата на растения. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. 15, 1925.
- Дорошенко А. В., Разумов В. И. Фотопериодизм некоторых культурных форм в связи с их географическим происхождением. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. 22, в. 1, 1929.
- Дривинг А. Я., Миронов А. В., Морозов В. М., Хвостиков И. А. Изучение оптических и физических свойств естественных туманов. Изв. АН СССР, сер. геогр. и геофиз., № 2, 1943.
- Ежемесячник «Солнечная радиация и радиационный баланс (мировая сеть)». Изд. ГГО, Л.
- Ефимова Н. А. Распределение фотосинтетически-активной радиации на территории Советского Союза. Тр. ГГО, вып. 179, 1965.
- Ефимова Н. А. Фотосинтетически активная радиация на территории СССР. Сб. «Фотосинтез и системы высокой продуктивности». Изд-во «Наука», М., 1966.
- Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. Изд-во «Сов. наука», М., 1950.

Загребин Д. В. Введение в астрометрию. Изд-во «Наука», М.—Л., 1966.

Зайцева А. Д. Рассеянное излучение в интегральном потоке УФ радиации. Сб. «Актинометрия и оптика атмосферы». Изд-во «Наука», М., 1964.

Зайцева М. Г. О влиянии светового режима высокогорных районов на рост и азотный обмен растений. Изв. отд. естеств. наук, в. 3, 1953.

Курс метеорологии (физика атмосферы). Под ред. П. Н. Тверского. Гидрометеоздат, Л., 1951.

Зверева С. В. Прозрачность атмосферы в Арктике. Тр. ААНИИ, т. 229, 1961.

Иванов Л. А. Новые приборы для измерения полной и физиологической радиации. Метеорол. вестник, № 3, 1925.

Калитин Н. Н. Актинометрия. Гидрометеоздат, Л., 1938.

Калитин Н. Н. Рассеянная радиация безоблачного неба. ДАН СССР, 39, № 8, 1943.

Калитин Н. Н. О рассеивании радиации облаками. ДАН СССР, 43, 7, 1944.

Калитин Н. Н. О длинноволновой солнечной радиации. ДАН СССР, т. 58, № 7, 1947.

Калитин Н. Н. Лучи солнца. Изд. АН СССР, М., 1947.

Калитин Н. Н. Развитие актинометрических работ в СССР за последние 30 лет. Изв. АН СССР, сер. геогр. и геофиз., № 5, 1947.

Калитин Н. Н. Суммарная радиация в Павловске. Тр. ГГО, вып. 19 (81), 1949.

Катунский В. М. Кратковременные периодические воздействия светом как метод управления развитием растительного организма. ДАН СССР, т. 111 (12), № 6, (101), 1936.

Катунский В. М. О приспособительном значении фотопериодической реакции растений. Сб. научных работ комсомольцев-биологов АН СССР, Изд. АН СССР, М.—Л., 1940.

Кахнович Л. В. Формирование фотосинтетического аппарата в листьях растений в условиях искусственного освещения. Автореферат дисс., Минск, 1961.

Кернер А. Жизнь растений. СПб, 1902.

Кириллов В. В. Международная система единиц измерений в метеорологии. Гидрометеоздат, Л., 1965.

Кислякова Т. Е. Фотосинтез и дыхание картофеля в условиях Крайнего Севера. Сб. «Растение и среда», т. IV. Изд. АН СССР, М., 1962.

Клебс Г. Произвольное изменение растительных форм. М., 1905.

Клешнин А. Ф. Растение и свет. Изд. АН СССР, М., 1954.

Клешнин А. Ф. Физиологические основы светокультуры растений. Автореферат дисс., М., 1960.

Кондратьев К. Я. Лучистая энергия солнца. Гидрометеоздат, Л., 1954.

Кондратьев К. Я., Бургова М. П., Гольм Т. С. Распределение энергии в спектре суммарной и рассеянной радиации. Сб. «Рассеяние и поляризация света в земной атмосфере». Изд. АН КазССР, 1962.

Кондратьев К. Я., Бургова М. П., Гришечкин В. С., Михайлов В. В., Петелин Г. М. Исследование спек-

рального распределения коротковолновой радиации. Сб. «Проблемы физики атмосферы», вып. 2. Изд. ЛГУ, 1963.

Кондратьев К. Я. Актинометрия. Гидрометеоздат, Л., 1965.

Кондратьев К. Я. [и др.]. Исследования оптики атмосферы на Среднем Эльбрусе. Applied Optics, v. 4, № 9, 1965.

Кондратьев К. Я., Бургова М. П., Михайлов В. В., Гришечкин В. С. Исследование спектрального состава коротковолновой солнечной радиации. Изв. АН СССР, сер. физики атмосферы и океана, т. 1, № 9, 1965.

Кондратьев К. Я., Никольский Г. А., Есипова Е. Н. Аэроэстатные исследования радиационных потоков в свободной атмосфере. Изв. АН СССР, сер. физики атмосферы и океана, т. 2, № 4, 1966.

Коптев А. А. Альbedo облаков, воды и снежно-ледяной поверхности. Радиационный и тепловой баланс Арктики. Тр. ААНИИ, т. 229, 1961.

Крастина Е. Е., Ковриго Н. М., Гунар И. И. О связи фотопериодической реакции периллы и яровой пшеницы со свойством хронометрии. Изв. Тимир. с.-х. акад., № 6, 1962.

Крастина Е. Е. Ритмичность физиологических процессов у растений. Автореферат дисс., М., 1965.

Кринов Е. Л., Шаронов В. В. Спектрофотометрическое исследование суммарной и рассеянной дневной освещенности Ж. геофизики, т. 6, в. 2—3, 1936.

Кринов Е. Л. Спектральная дневная освещенность горизонтальной поверхности в пределах инфракрасной области спектра. Исслед. по фотометрии и сенситометрии. Сб. ЦНИИГАИК, № 1, 1939.

Куперман Ф. М. Эффект действия спектрального состава света в зависимости от продолжительности фотопериодов. Доклады Высшей школы, № 4, 1960.

Куперман Ф. М. Свет и развитие растений. Изд. МГУ, М., 1963.

Куперман Ф. М., Ржанова Е. И. Биология развития растений. Изд-во «Высшая школа», М., 1963.

Лебедев С. И., Литвиненко Л. Г. О биосинтезе хлорофилла в красной и ближней инфракрасной областях. ДАН СССР, т. 160, № 4—6, 1965.

Любименко В. Н., Щеглова О. А. О фотопериодической индукции в процессе развития растений. Ж. русск. бот. об-ва, т. 12, 1927.

Любименко В. Н. Избранные труды. Изд. АН УССР, Киев, 1963.

Макарова Е. А., О распределении энергии в непрерывном спектре Солнца. Астроном. ж., т. XLI, вып. 2, 1964.

Макарова Е. А. Результаты исследований непрерывного спектра Солнца в области 310—600 мк. Астроном., ж., т. XLII, № 3, 1965.

Марков К. К. Палсогсография. Географгиз, М., 1951.

Матвеев Л. Т. Основы общей метеорологии. Физика атмосферы. Гидрометеоздат, Л., 1965.

Мацков Ф. Ф. Фотопериодическая адаптация и географическое происхождение растений. Научн. зап., т. 8, вып. 5, Киев, 1949.

Мензел Д. Г. Наше солнце. Физматгиз, М., 1963.

- Молдау Х., Росс К., Тооминг Х., Ундла И. Географическое распределение фотосинтетически активной радиации (ФАР) на территории Европейской части СССР. Сб. «Фотосинтез и вопросы продуктивности растений». Изд-во «Наука», М., 1963.
- Морфогенез растений, т. I, II. Изд. МГУ, 1961.
- Мошков Б. С. Фотопериодизм растений. Сельхозгиз, М., 1961.
- Мошков Б. С. Выращивание растений при искусственном освещении. Сельхозгиз, Л., 1966.
- Мюхкюра В. И. К вопросу о вертикальном распределении аэрозольной составляющей показателя ослабления солнечного света в атмосфере. Тр. ГГО, вып. 105, 1960.
- Насыров Ю. С. Фотосинтез растений вертикальных поясов Таджикистана и пути повышения его продуктивности. Автореферат дисс., М., 1966.
- Ничипорович А. А. Продукты фотосинтеза и физиологическая роль фотосинтетического аппарата растений. Тр. ИФР, т. 8, в. 1, 1953.
- Нийлиск Х. И. Спектральный радиационный режим некоторых посевов сельскохозяйственных культур в фотосинтетически активной области спектра. Автореферат дисс., Тарту, 1964.
- Ничипорович А. А. Световое и углеродное питание растений. Изд. АН СССР, М., 1956.
- Ничипорович А. А. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. Тимирязевское чтение. Изд. АН СССР, М., 1956.
- Ничипорович А. А. Рабочее совещание по вопросам измерения оптического излучения для целей агрометеорологии, физиологии и экологии растений. Физиол. раст., т. 7, в. 6, 1960.
- Ничипорович А. А., Строганова Л. Е., Чмора С. Н., Власова М. П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. Изд. АН СССР, М., 1961.
- Ничипорович А. А. Задачи работ по изучению фотосинтетической деятельности растений как фактора продуктивности. Сб. «Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности». Изд. АН СССР, М., 1966.
- Осипова О. П. Взаимосвязь структуры и функции фотосинтетического аппарата. Сб. «Биохимия и биофизика фотосинтеза». Изд-во «Наука», М., 1965.
- Перрен де Бришамбо Ш. Солнечное излучение и радиационный обмен в атмосфере. Изд-во «Мир», М., 1966.
- Пивоварова З. И. Прямая солнечная радиация на территории СССР. Тр. ГГО, вып. 139, 1963.
- Плешкова Т. Т. Реальные и теоретические суммы тепла солнечной радиации. Природа, № 10, 1946.
- Плешкова Т. Т. Рассеивание солнечной радиации облаками различных форм. Тр. ГГО, вып. 5 (67), 1947.
- Полякова Е. А. Граница спектра солнца в ультрафиолетовой области. Ж. геофизики, № 2—3, 1937.
- Попов С. П. Прозрачность атмосферы в отдельных спектральных участках по измерениям в Алма-Ате. Изв. АН КазССР, сер. астрономии и физики, вып. 5, 1951.
- Попова Л. В. К вопросу об определении спектральных коэффициентов прозрачности реальной замутненной атмосферы в области спектра 0,4—1 мк. Сп. «Актинометрия и оптика атмосферы». Изд-во «Наука», М., 1964.
- Пылдмаа В. К. Интерпретация некоторых особенностей яркой картины сумеречного неба. Изв. АН СССР, сер. физики атмосферы и океана, т. 1, № 11, 1965.
- Пясковская-Фесенкова Е. В. Исследование рассеяния света в земной атмосфере. Изд. АН СССР, М., 1957.
- Рабинович Е. Фотосинтез. Изд-во иностр. лит., М., 1950—1959.
- Рабинович Ю. И., Гусева Л. Н. Экспериментальные исследования спектральной прозрачности атмосферы. Тр. ГГО, вып. 118, 1961.
- Разумов В. И. Среда и развитие растений. Сельхозгиз, М., 1961.
- Рвачев В. П., Гуменецкий С. Г., Шульгин И. А. О динамике поглощения ближнего инфракрасного излучения листьями растений. ДАН СССР, т. 167, № 6, 1966.
- Рвачев В. П. Биологическая фотометрия. Изд. Львовского гос. ун-та, 1966.
- Родионов С. Ф., Павлова Е. Н., Ступников Н. И. Измерение коротковолнового конца солнечного спектра методом счетчиков света. Тр. Эльбрусской экспедиции АН СССР и ВИЭМ, 1936.
- Розенберг Г. В. Сумеречные явления, их природа и использование для исследования атмосферы. УФН, 79, вып. 3, 1963.
- Розенберг Г. В. Сумерки. Физматгиз, М., 1964.
- Росс Ю. К. Роль солнечной радиации в фотосинтетической деятельности посевов. Сб. «Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности». Изд. АН СССР, М., 1966.
- Сакунов Г. Г., Янишевский Ю. Д. Отношение рассеянной и суммарной радиации к прямой солнечной для УФ и видимой части спектра. Научн. сообщ. Тр. конф. по актином., атмосфер. оптике и ядерной метеорологии. Ин-т геологии и геогр. АН Лит. ССР, т. 13, Вильнюс, 1962.
- Самыгин Г. А. Фотопериодизм растений. Тр. Ин-та физиол. раст., т. 3, в. 2, 1946.
- Селезнева Е. С. Атмосферные аэрозоли. Гидрометеоздат, Л., 1966.
- Сидорин М. И. О поглощении рассеянной солнечной радиации листьями сельскохозяйственных растений. Бот. ж., т. 37, № 6, 1952.
- Синнот Э. Морфогенез растений. Изд-во иностр. лит., М., 1963.
- Сирвидас А. П. К вопросу о температуре и теплообмене растений. Автореферат дисс., Вильнюс, 1961.
- Ситник Г. Ф. Итоговые результаты двух рядов абсолютных фотоэлектрических измерений спектра Солнца. Астроном. ж., т. XLII, № 1, 1965.
- Ситник Г. Ф. О наземных абсолютных измерениях энергии в солнечном спектре. Астроном. ж., т. XLII, № 5, 1965.
- Скрипчинский В. В. Естественное изменение длины дня в тропиках как фактор, регулирующий ритмы роста и развития местных растений. Бот. ж., 43, № 4, 1958.
- Скрипчинский В. В. Приспособительное значение фотопериодической реакции некоторых злаков и ее эволюционное возникновение. Вопросы ботаники, вып. 3, 1960.
- Справочник по геофизике. Изд-во «Наука», М., 1965.
- Справочник по климату СССР, вып. 7, 9, 11, 17, 19, 20. Гидрометеоздат, Л., 1966.

Таблицы для нахождения высот и азимутов солнца. Тр. I. Всес. конф. по естеств. освещению, Л., 1933.

Тагеева С. В., Брандт А. Б., Деревянко В. Г. Изменения оптических свойств листьев в течение вегетации. ДАН СССР, т. 135, 5, 1960.

Тагеева С. В., Брандт А. Б. Оптические параметры растительных объектов. Изд-во «Наука», М., 1967.

Тезисы докладов VI Межведомственного совещания по актинометрии и атмосферной оптике. Тарту, 1966.

Темников А. Н. С. Рассеянная радиация небесного свода в связи с формами облаков. Метеорол. и гидрол., № 5, 1941.

Тимирязев К. А. Собр. соч. в 10 т. Сельхозиздат, 1937—1940.

Тимирязев К. А. Избранные сочинения в 4 томах. Сельхозиздат, М., 1948.

Тихов Г. А. Спектральная освещенность горизонтальной поверхности. Сб. статей по аэрофотометрии, № 1, 1934.

Тооминг Х. Взаимосвязь режима солнечной радиации, фотосинтеза, роста растений и геометрической структуры листовой растительного покрова в географическом разрезе. Бот. ж., 8, 1966.

Труды IV Всесоюзного метеорологического совещания. Гидрометеоздат, Л., 1962.

Ундла И. Ю. О закономерностях изменчивости сумм солнечной радиации. В сб. «Актинометрия и атмосферная оптика». Изд-во «Наука», М., 1964.

Устенко Г. П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах — основа формирования высоких урожаев. Автореферат дисс., М., 1962.

Федоров А. К. Особенности развития зимующих растений. Изд. АН СССР, М., 1959.

Федорова М. П. Потоки рассеянной радиации от отдельных участков неба на наклонные поверхности. Сб. «Проблемы физики атмосферы», вып. 3. Изд. ЛГУ, 1965.

Фейгельсон Е. М. Радиационные процессы в слоистообразных облаках. Изд-во «Наука», М., 1964.

Фетт В. Атмосферная пыль. Пер. с нем. Изд-во иностр. лит., 1961.

Фотопериодизм растений. Библиографический указатель. Изд-во «Наука», М., 1965.

Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. Под ред. А. А. Ничипоровича. Изд. АН СССР, М., 1963.

Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. Под ред. А. А. Ничипоровича. Изд-во «Наука», М., 1966.

Чайлахян М. Х. Фотопериодизм и основные физиологические процессы растений. Ж. общей биол., 17, № 2, 1956.

Чайлахян М. Х. Факторы генеративного развития растений. 25-е Тимирязевское чтение. Изд-во «Наука», М., 1964.

Чмора С. Н. Световые кривые фотосинтеза в посевах кукурузы. Сб. «Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности». Изд-во «Наука», М., 1966.

Шарапов Н. И. Закономерности химизма растений. Изд. АН СССР, М.—Л., 1962.

Шарапов Н. И., Смирнов В. А. Климат и качество урожая. Гидрометеоздат, Л., 1966.

Шаронов В. В. Спектральный состав дневного неба. Природа, № 4, 1938.

Шаронов В. В. Таблицы для расчета природной освещенности и видимости. Изд. АН СССР, Л., 1945.

Шахов А. А., Станко С. А., Хазанов В. С., Дьяконов Ф. С. Оптические свойства растений. Бот. ж., т. 44, № 12, 1959.

Шахов А. А., Хазанов В. С., Станко С. А. О спектральной светопоглощающей способности листьев и древесной коры. Физиол. раст., т. 12, в. 1, 1965.

Шифрин К. С. Рассеяние света в мутной среде. Гостехиздат, М.—Л., 1951.

Штернберг М. Б. О возможном участии ростовых веществ и нуклеиновых кислот в механизме действия фитохрома. Сб. «Регуляторы роста растений и нуклеиновый обмен». Изд-во «Наука», М., 1965.

Шульгин И. А., Хазанов В. С. К вопросу о световом режиме в растительных ассоциациях. ДАН СССР, 141, 6, 1961.

Шульгин И. А. Лучистая энергия и методы ее измерения в светофизиологии растений. Изд. МГУ, 1962.

Шульгин И. А., Куперман Ф. М., Щербина И. П. О связи содержания хлорофилла с этапами органогенеза у кукурузы. Физиол. раст., т. 9, вып. 3, 1962.

Шульгин И. А. Морфофизиологические приспособления у растений к свету. Изд. МГУ, 1963.

Шульгин И. А., Ходоренко Л. А. Влияние спектрального состава света и интенсивности лучистой энергии на содержание хлорофилла в зависимости от длины фотопериода. ДАН СССР, т. 156, № 3, 1964.

Шульгин И. А. Влияние спектрального состава и интенсивности света на развитие растений при разных фотопериодах. Физиол. раст., т. 12, вып. 2, 1965.

Шульгин И. А., Молдау Х. А. К вопросу о спектральных коэффициентах яркости листьев растений в естественном и поляризованном свете. ДАН СССР, т. 162, № 6, 1965.

Хвостиков И. А. Некоторые вопросы оптики туманов. Изв. АН СССР, сер. геогр. и геофиз., № 3, 1942.

Хвостиков И. А. Высокие слои атмосферы. Гидрометеоздат, Л., 1964.

Эйгенсон М. С. Солнце, погода и климат. Гидрометеоздат, Л., 1963.

Экспериментальный морфогенез. Под ред. Ф. М. Куперман. Изд. МГУ, 1963.

Ямпольский Б. Я. Граница УФ части солнечного спектра в Воронежской области по наблюдениям 1933—1934 гг. Метеорол. и гидрол., № 1, 1938.

Янишевский Ю. Д. Вопросы методики измерений пиранометрами и рассеянная радиация в Павловске. Тр. ГГО, вып. 26(88), 1951.

Янишевский Ю. Д. Актинометрические приборы и методы наблюдений. Гидрометеоздат, Л., 1957.

Ярославцев И. Н. О спектральном составе прямой солнечной радиации по наблюдениям в Ташкенте. Изв. АН СССР, сер. геогр. и геофиз., № 2, 1945.

Ярославцев И. Н. Длинноволновая радиация Солнца (650—

- 3000 мжк) в Средней Азии. Изв. АН СССР, сер. геогр., геофиз., № 5—6, 1945.
- Ярославцев И. Н. Рассеянная радиация в Ташкенте. Метеорология и гидрология. Информ. сб., № 6, 1947.
- Ярославцев И. Н. Распределение яркости по небу. Изв. АН СССР, № 1, 1953.
- Arnulf A., Bricard I., Cure E., Veret C. Recherches sur la transmission de la lumière par la brume et par le brouillard. Revue d'Optique, 38, № 1, 1959.
- Borthwick H. A., Hendricks S. B. Effects of radiation on growth and development. Handbuch der Pflanzenphysiologie, 16. Springer-Verlag, Heidelberg, 1961.
- Cumming B. Evidence of an optimal ratio of the two phytochrome forms for floral initiation. Plant Physiol., 37 (Suppl), 1962.
- Dirmhirn I. Untersuchungen über die Himmelsstrahlung in den Ostalpen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Höhenabhängigkeit. Arch. f. Meteor., Geophys. und Bioklim., Ser. B, Bd 111, H. 4, 1951.
- Downs R. I. Photoreversibility of flower initiation. Plant Physiol., 31, no. 4, 1956.
- Downs R. I., Piringer A. A., Wiebe G. A. Effects of photoperiod and kind of supplemental light on growth and reproduction of several varieties of wheat and barley. Bot. Gaz., 120, no. 3, 1959.
- Engler A. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1909—1920.
- Evans L. T. Spectral dependence of flowering in longday plants. 4 Intern. Photobiol. Congress, Oxford, 1964.
- Esashi Y., Oda Y. Inhibitory effect of far-red light in the flowering of *Xanthium pensylvanicum*. Plant and Cell Physiol., 5, no. 4, 1964.
- Friend D. I. C. Control of chlorophyll content by daylength in leaves of Marquis wheat. Canad. J. Bot., 39, no. 1, 1961.
- Friend D. I. C. The promotion of floral initiation of wheat by far-red radiation. Physiol. Plantarum, 17, f. 4, 1964.
- Gates D. M., Keegan H. I., Schleter I. C., Weidner V. R. Spectral properties of plants. Applied Optics., v. 4, no. 1, 1965.
- Haupt W. Chloroplasten Bewegung. Handbuch für Pflanzenphysiologie, Bd. 17, Springer-Verlag, Heidelberg, 1959.
- Herrmann R. Integrierende Strahlungsmessungen mit Hilfe von Monochromatoren. Optik, Bd. 2, H. 5/6, 1947.
- Johnson F. S. The solar radiation. J. Meteorol., 11, 1954.
- Judd D. B., McAdam D. L., Wyszeccki G. Spectral Distribution of Typical Daylight as a Function of Correlated color temperature. J. Opt. Soc. Amer., 54, no. 8, 1964.
- Kleschnin A. E. Die Pflanze und das Licht. Berlin., 1960.
- Lang A. Physiology of flower initiation. Encyclop. Plant Physiol., v. 15, 1965.
- Lint P. I. An attempt to analysis of the effect of light on stem elongation and flowering in *Hyoscyamus niger*. Meded. Landbouw. Wageningen, 60, 1960.
- Lenz K. Über das Streuspektrum der Atmosphäre. Optik und Spectroscopia aller Wellenlängen, Akad. — verlag, Berlin, 1962.
- Mathon C. C., Stroun M. Lumière et floraison. Paris, 1960.
- Meijer G. The spectral dependence of flowering and elongation. Acta Bot. Neerl., 8, 1959, c. 189—246.
- Miller R. A., Zalik S. Effect of light quality, light intensity and temperature on pigment accumulation in barley seedlings. Plant Physiol., 40, no. 3, 1965.
- Mitrakos K. The participation of the red far-red reaction system in chlorophyll-metabolism. Physiol. Plantarum, 14, no. 3, 1961.
- Mohr H. Primary effect of light on growth. Ann. Rev. Plant Physiol., 13, 1962.
- Muschik M. Über das Zusammenwirken von sichtbarer und infraroten Strahlung auf die Induction der Ährenanlage von *Hordeum vulgare*. Planta, 55, Nr 3, 1960.
- Nuernbergk E. L. «Kunstlicht und Pflanzenkultur». BLV verlagsgesellschaft. München—Bonn—Wien, 1961.
- Olson R. A., Butler W. A., Jennings W. H. Evidence for the orientation of chlorophyll molecules in vivo. Plant Physiol., 37, 1962.
- Sastri V. D. P., Das S. R. Spectral Distribution and Color of North sky at Delhi. J. Opt. Soc. Amer., v. 56, no. 6, 1966.
- Sauberer F., Härtel O. Pflanze und Strahlung. Leipzig, 1959.
- Searle N. Z. UV Spectrale energy distribution of sunlight. J. Opt. Soc. Amer., v. 55, no. 11, 1965.
- Seybold A., Weissweiler A. Spectrophotometrische Messungen an grünen Pflanzen und Chlorophyll-Lösungen. Bot. Arch., 43, 3, 1942.
- Seybold A. Pflanzenpigmente und Lichtfeld als physiologisch-geographisches und landwirtschaftlich-forstliches Problem. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 60, 1943.
- Schulze R. Zur Abhängigkeit des Global-strahlenspektrums von der Sonnenhöhe. Ann. der Meteorol., Bd. 4, H. 1/6, 1951.
- Stair R. Ultraviolet spectral distribution of radiant energy from the sun. J. Res. Nat. Bur. Stand., v. 46, 1951.
- Virgin H. I. Action spectrum for the elimination of the lag-phase in chlorophyll formation in leaves of wheat. Physiol. Plantarum, 14, no. 2, 1961.
- Wassink E. C., Stolwijk I. A. I. Effects of light quality on plant growth. Ann. Rev. Plant Physiol., v. 7, 1956.
- Winch G. T., Boshoff M. C., Kok C. J. Toit du A. G. Spectroradiometric and Colorimetric characteristics of daylight in the Southern Hemisphere: Pretoria, South Africa. J. Opt. Soc. Amer., v. 56, no. 4, 1966.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
--------------------	---

Глава I. Лучистая энергия

§ 1. Лучистая энергия и оптические свойства листьев растений	8
1. Лучистая энергия	8
2. Оптические свойства растений	14
3. Лист как оптическая система	17
4. Поглощение солнечной радиации растениями в по- севе	20
§ 2. Растение и лучистая энергия	22
1. Формирование оптического аппарата растения	25
2. Фотосинтез и лучистая энергия	29
3. Развитие и рост растений	35
4. Суточная доза лучистой энергии	50
5. Лучистая энергия и формообразование растений	54

Глава II. Солнечная радиация

§ 1. Ослабление солнечной радиации в атмосфере Земли	66
1. Поглощение солнечной радиации в атмосфере	67
2. Рассеяние солнечной радиации в атмосфере	69
3. Общее ослабление солнечной радиации в атмосфере	70
4. Изменения прозрачности атмосферы	73
§ 2. Прямая солнечная радиация	74
1. Распределение энергии в спектре Солнца за пределами атмосферы	74
2. Распределение энергии в спектре Солнца в условиях реальной атмосферы	75
3. Радиация в ультрафиолетовой, видимой и инфракрасной областях спектра	79
4. Временная и пространственная изменчивость потоков прямой солнечной радиации	95
§ 3. Рассеянная радиация	99
1. Распределение энергии в спектре рассеянной радиации безоблачного неба	100

2. Поток рассеянной радиации при безоблачном небе и его изменения	105
3. Рассеянная радиация в период сумеречного освещения	107
4. Распределение энергии в спектре рассеянной радиации облачного неба	110
5. Изменения потоков рассеянной радиации при сплошной облачности	113
§ 4. Суммарная радиация	114
1. Распределение энергии в спектре суммарной радиации	114
2. Потоки суммарной радиации и закономерности их изменчивости	115

Глава III. Солнечная радиация и адаптация растений

§ 1. Длина дня и растение	122
§ 2. Интенсивность солнечной радиации и растение	127
§ 3. Спектральный состав солнечной радиации и растение	133
§ 4. Солнце и некоторые проблемы качества урожая	149
§ 5. О значении сопряженности факторов среды для жизни растений	153
Вместо заключения	159
Литература	166