

ИНФОРМАЦИОННО-РЕГУЛЯТОРНАЯ РОЛЬ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ В ПЕРИОДЫ СУМЕРЕК В РАЗВИТИИ И ПРОДУКТИВНОСТИ ЯРОВЫХ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР

*И.А. Шульгин^{1,2}, Р.М. Вильфанд¹, А.И. Страшная¹,
О.В. Береза¹, К.И. Павлова¹*

*¹Гидрометеорологический научно-исследовательский центр
Российской Федерации;*

*²Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
ufarin@yandex.ru ais@mecom.ru*

Среди фундаментальных естественных дисциплин как научно-го, так и особенно научно прикладного характера, интенсивно развивающихся в плане познания новых закономерностей функционирования растений в непрерывно изменяющихся в основной сфере их существования – атмосфере, особое место занимает фитометеоклиматология (ФМК) и физиология растений.

Их теоретическая, фундаментальная значимость обусловлена, с одной стороны, изучением удивительно многообразной морфофизиологической и функциональной адаптационной способностью растений существовать в чрезвычайно сложной динамичной среде с сотнями ее абиотических параметров, влияющих на жизнедеятельность.

С другой стороны, исследования в области ФМК интересны и важны в том отношении, что растения являются чутким индикатором не только прошлых условий среды (изучением этого занимаются такие науки, как палеобиология, историческая физиология растений, палеогеография), но и действий факторов современных условий [19]. В последнем случае, растения и их реакции обратят внимание агрометеорологов на слабые, порой почти незаметные

по интенсивности факторы, которым они не уделяли достаточного внимания в своих исследованиях.

Это касается, в частности, многих физических воздействий на растения (например, физико-биологических циркадных ритмов, биомагнетизма и природы геомагнетизма и т. д.) [4].

ФМК и ее более узкий раздел – агро-фито-метео-климатология (АМК) – интересны и важны в связи с особой жизненно важной ролью культивирования растений для жизнедеятельности человека, обеспечения его продуктами питания. Кроме того, выявление качественных и количественных параметров действующих абиотических факторов на развитие растений важно для непрерывного совершенствования физико-математического моделирования средних и долгосрочных прогнозов – как самих условий среды обитания, так и применительно к конечной продуктивности посевов [3, 5, 14].

В ФМК давно и достаточно полно разработана проблема гидротермического взаимодействия воздуха и почвы с растениями.

Как мы уже неоднократно отмечали в своих публикациях, среди огромного числа важнейших абиотических факторов, понимание сложности которых еще далеко не изучено, меньше всего внимания уделялось и уделяется многогранной по воздействиям солнечной радиации (СР), хотя она единственный энергетический источник всех жизненных процессов, особенно фотосинтетической деятельности, в ходе которой из простейших неорганических продуктов в ходе фотобиосинтеза формируется вся многогранная по своей сложности и красоте природа [20, 22].

Солнечная радиация – не только энергетический и физический фактор, определяющий радиационный и гидротермический глобальный и региональные режимы Земли, но и существование жизни во всем ее многообразии. В силу очень большой изменчивости, СР является основным регулятором и информационным фактором хода протекания разнообразных физико-химических процессов и в мире растений [1, 7, 21].

В последнее время, в середине XX века, работы по изучению роли радиационного режима вполне заслужено привлекают все большее внимания физиологов и гидрометеорологов, физиков и математиков.

Достаточно давно и хорошо исследованы высокоэнергетические аспекты роли СР в процессах роста, газообмена, фотодыхания и фото-транспирации, теплового и водного баланса тканей и органов растений. За вторую половину XX века было выявлено также значительное количество фотофизиологических процессов, способных протекать как при высоких, так и при низких интенсивностях физиологически активной радиации солнца (ФиАР, 380–750 нм). Эти низкоэнергетические, или информационно-регуляторные процессы, были объединены в одну группу – процессы фотоморфогенеза, в ходе которых меняется структура организмов, органелл и органов, их форма, скорость развития и т. д. Были выявлены фоторегуляторные системы, отвечающие за запуск этих реакций и их направленность [1, 7, 19].

Между тем очень мало внимания уделялось их адаптационной роли, их исторической обусловленности климатическими факторами, хотя в общем понятно, что любые фотобиологические процессы могут быть так или иначе вызваны к жизни и функционированию исключительно одним из параметров солнечной радиации, причем фактором с низкой энергетической плотностью, при которой и может осуществляться регуляция малоэнергоемких процессов.

Огромное количество работ экспериментального и теоретического характера были посвящены одной, но очень важной фотозависимости ростовых процессов от продолжительности дня и ночи (фотопериодизм), которая определяет возможность перехода от роста вегетативных органов к формированию органов репродуктивных [13, 21]. Эти работы позволили выявить многообразие типов прежде всего фотопериодической реакции зацветания (ФРЗ), среди которых наиболее хорошо стали известны так называемые растения нейтральные, длиннодневные, короткодневные, длинно-короткодневные, коротко-длиннодневные, стенофотопериодические (промежуточные) и амфифотопериодические, способные развиваться как на коротком так и на длинном дне.

Фактически с открытием в начале XX века Гарнером и Аллардом ФРЗ, зависящей от длины дня, был открыт «новый мир» разнообразия растений по отношению к длине дня. Она явилась основным и по существу единственным датчиком (указателем)

настоящих и, главным образом, последующих гидротермических условий роста, позволяющих или не позволяющих переходить к формированию генеративных органов.

Под понятием «длина дня» всегда имелась ввиду астрономическая длина дня – от восхода солнца до его захода. На светлые периоды суток вне этого периода (т. е. на сумерки) внимание не обращалось.

Ныне хорошо известна климатическая обусловленность ФРЗ реакций, позволяющих растениям заранее готовиться к последующим неблагоприятным условиям засух и холодов и т. д. и успевать созреть до этих экстремальных условий.

Наряду с изучением ФРЗ, ее зависимости от длины фотопериода у различных видов растений, произрастающих в естественных условиях, такие же работы стали проводиться в вегетационных домиках, теплицах и оранжереях. В ходе этих работ преследовались научные и научно-практические цели физиологического, селекционного, генетического характера, познание соотношений между скоростью роста и продуктивностью на фоне разных гидротермических условий [6, 8].

Для этого в опытах растениям создавали различные по интенсивности солнечной радиации режимы в течение дня, ослабляя радиацию в те или иные часы. Особенно широкое развитие получили исследования по ФРЗ в теплицах, которые можно использовать в течение всего осенне-зимнего периода. К тому же в них стали применять и искусственное освещение, усиливающее общую интенсивность радиации над растениями.

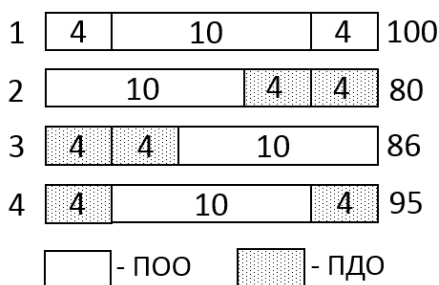
Было установлено, что для относительно эффективного роста вегетативных органов необходим был как минимум основной период с интенсивным освещением (ПОО). Как правило, такой период должен был быть, независимо от типа растений, не менее 8–10 часов. Однако растениям длинного и короткого дня для ускорения развития первых и задержки развития вторых ПОО был короток, нужно было удлинять фотопериод хотя бы до 16–18 часов.

Именно с развитием электросветокультуры растений закрытого грунта (в теплицах) и на основании большого количества исследований по оптимизации светового режима проявился научно-практический интерес к дополнительной досветке растений (как

в период основного освещения, так и после него) и было установлено, что в целях регуляции скорости ФРЗ можно и экономично осуществлять как высокими, так и низкими интенсивностями физиологически активной радиации (ФиАР) (20–30 Вт/м²), прежде всего от ламп накаливания, чтобы при этом не было перегрева растений инфракрасными лучами, которых в излучении ламп содержалось до 90 %. Было принято, что этот период дополнительного освещения (ПДО) не требует использования высоких интенсивностей [6]. Как правило, период дополнительного освещения давался после основного и лишь в очень редких случаях после основного. В ряде опытов было выявлено, что при такой последовательности освещения утренняя досветка была не менее эффективна, чем вечерняя, а порой и эффект был от нее даже больше.

Нами был поставлен вопрос о том, все ли равно растениям, если удлиняющую день досветку давать в разное время дня – до периода ПОО, после ПОО, сохраняя тот же фотопериод. Опыты (варианты 1–4 на рис. 1) в фитотроне с яровой пшеницей показали, что наибольшая скорость развития, повышающая текущую конечную продуктивность, была отмечена в вариантах «слабый свет – ПОО – слабый свет», что аналогично суточному ходу интенсивностей в естественных условиях (вар. 1).

Продуктивность растений
(в % к вар.1)



Цифры – количество часов освещения

Рис. 1. Влияние последовательности периода основного освещения (ПОО) и дополнительного (ПДО) на продуктивность колоса яровой пшеницы. Интенсивность ФАР в ПОО 250 Вт/м², в ПДО 40 Вт/м².

Такая последовательность наводила на мысль о некотором сходстве хода радиационного режима, даваемого в опыте с примерным ходом СР в течение светового дня и в этом случае именно слабый свет ПДО (начала и конца физиологического дня) мог играть весьма значимую роль, причем роль малозначимую в отношении формирования одной и той же величины биомассы.

Были повторены опыты сходного характера в камерах фитотрона ИФР им. К.А. Тимирязева. Растения той же яровой пшеницы выращивали при трех различных режимах – при постоянной интенсивности фотосинтетически активной радиации (ФАР, 380–710 нм) в течение 16 и 18-часового фотопериода; при изменении интенсивности ФАР в течение дня по кривой, в принципе сходной с дневным ходом радиации в естественных условиях; по аномальной кривой, противоположной типичному ходу прихода радиации в природе (рис. 2). Важным было то, что и длина фотопериода (18 часов), и суточная доза ФАР во всех трех вариантах была одинаковой. Максимальная интенсивность ФАР составляла примерно 300 Вт/м², а минимальная 30 Вт/м².

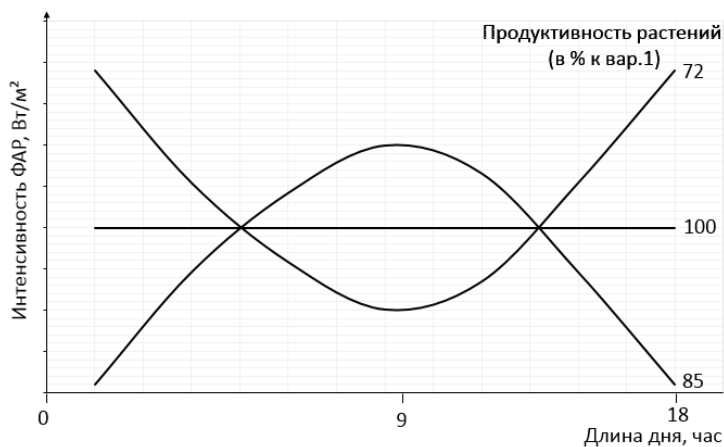


Рис. 2. Схема хода интенсивности ФАР в течение фотопериода при выращивании яровой пшеницы в камерах фитотрона. Опыты с 5 по 20-й день от всходов, далее рост при постоянной интенсивности (вар. 1).

Результаты оказались несколько неожиданными и нестандартными: более быстрое развитие, большее накопление биомассы растениями, включая массу зерен в колосе, имело место во втором варианте, в котором приход ФиАР и ФАР подобен таковому в естественных условиях при безоблачной атмосфере. Таким образом, именно последовательность низких и высоких интенсивностей влияла на особенности продукционного процесса.

На адаптивный характер специфичности реакции растений в течение фотопериода указывают, в частности, известные экспериментальные данные об изменчивости световых кривых как истинного фотосинтеза, так и газообмена листьев: в течение светового дня даже при постоянной интенсивности освещения меняется угол наклона кривых, время выхода на плато насыщения, высота самого плато, причем наибольшая изменчивость имеет место при наиболее низких интенсивностях падающей и поглощенной ФАР, при которых массообмен по CO_2 слишком мал, чтобы играть регуляторную роль в высокоэнергетических процессах.

Если ход интенсивности ФАР имеет значимость для характера протекания ряда процессов, а сами процессы имеют, как известно, адаптивную природу, то эта адаптивность выработана как реакция на радиационно обусловленную климатическую изменчивость, проявляемую в ходе онтогенеза.

Возникал вопрос: о каком периоде суток можно говорить, как о закономерном, важном для растения интервале времени, в течение которого растения постоянно (ежесуточно, ежемесячно) «сталкиваются» со значимой для них низкой интенсивностью радиации, достаточной тем не менее для физиологически активной ее роли.

Таким периодом, о котором вообще до наших работ не упомянули исследователи, являются утренние и вечерние сумерки, в течение которых совершается переход от ночи к дню и от дня к ночи [11, 12].

Дадим очень краткую физическую характеристику этому радиационному периоду, о котором подробно говорится в [12]. Как известно, после захода Солнца за горизонт ночь («полная темнота»), если она и наступает в данное летнее время года, возникает не мгновенно: существует переходный период от света к темноте

вечером или от темноты к началу астрономического дня утром. Сумеречные явления обусловлены тем, что до восхода солнца и его захода прямые лучи не достигают поверхности Земли в данном месте, но освещают небо, и чем ниже опускается солнце под горизонт, тем более высокие слои атмосферы посылают на Землю рассеянную радиацию.

Сумерки принято делить на три периода: 1) гражданские (период между восходом или заходом солнца и моментом, когда глубина погружения солнца равна 6° ; в этот период можно читать, видеть цифры часов и т. д.); 2) навигационные (глубина погружения солнца от 6 до 12°); 3) астрономические (солнце от 12 до 18° ниже горизонта, в этот период уже хорошо видны звезды, после него наступает ночь).

Как и следовало ожидать, в первый период, т. е. в гражданские сумерки, поток рассеянной солнечной радиации в области ФАР может быть вполне достаточным для осуществления низкоэнергетических фотобиологических процессов в растениях. Так, согласно данным измерений, приводимым в [17, 18] и измерениям, проводимым в Московском регионе, радиация изменяется для ясного безоблачного неба примерно так, как показано в табл. 1.

Таблица 1

Освещенность и интенсивность радиации в период гражданских сумерек (приближенные значения)

Глубина погружения Солнца, град	Освещенность, лк		Интенсивность ФАР для ясного неба, Вт/м ²
	без облаков	низкая облачность	
0,0	650–1000	245–300	~ 4–6
1,0	395–700	75–110	3–5
2,0	200–500	30–60	2–4
3,0	100–200	10–30	1–2
4,0	30–50	5–15	0,2–0,5

Такие интенсивности являются физиологически активными для многих видов растений, индуцирующими или ингибирующими

ФРЗ. Так, для многих короткодневных видов растений весьма значимыми являются интенсивности порядка 0,01–0,1 Вт/м². Изменение подобных интенсивностей в периоды дополнительного освещения (как в начале, так и в конце фотопериодов) может оказывать заметное физиологическое действие, что позволяет говорить о том, что гражданские сумерки (о которых мы и будем говорить далее) или их часть являются несомненным компонентом физиологически активного фотопериода, который можно и необходимо учитывать.

Такой единый фотопериод, включающий в себя гражданские сумерки, назван нами физиологически активной длиной дня (ФАДД), заведомо большей чем длина астрономического дня. Новое понятие стало признанным – оно вошло в современные учебники по физиологии растений, сельскохозяйственной метеорологии и климатологии.

В качестве подтверждений представлений о гражданских сумерках как части физиологической длины дня, независимо от наших исследований, могут рассматриваться также более ранние классические исследования американских ученых о спектрах действия явно не фотосинтетических процессов (проращивание семян, формирование проростков, превращение протохлорофилида в хлорофиллы, разворачивание листьев и т. д.), по участию в них очень чувствительных к свету ранее неизвестных фоторецепторных систем – фитохромов с их обратимыми формами [1, 7, 19].

Возникла новая область физиологии растений – фитофизиологический морфогенез, т. е., по существу, область изучения действия не фотосинтетических низкоэнергетических реакций и процессов, а область информационно-регуляторного действия слабых потоков лучистой энергии, имеющих место именно в сумерки.

Можно говорить так же о значимости спектральной специфики приходящей в сумерки радиации, являющейся несомненно важной для растений.

В данной статье мы не обсуждаем вопрос о спектральной чувствительности реакций фотоморфогенеза как адаптивных к особенностям радиационного режима в сумерки, но некоторые соображения все же выскажем.

Действительно, лишь при сплошной облачности спектральная яркость неба в сумерки, как и днем, практически одинакова в разных его альмукуантаратах (малый круг небесной сферы). Однако при ясном небе солнце еще до его захода не только «теряет» яркость, но и начинает «менять» свой цвет – в спектре приходящей радиации практически полностью исчезает коротковолновая часть. К моменту захода солнца, становящегося темно-красным, вдоль солнечного горизонта вытягивается полоса зари, тогда как противоположная сторона горизонта освещена слабо и достаточно тускло [10, 11].

Наиболее важное в спектральном и энергетическом отношении изменение происходит в околосолнечной стороне неба – окраска его меняется. У горизонта небо густо краснеет и над горизонтом возникает расплывающееся розовое пятно, дающее так называемый пурпурный свет, достигающий максимального развития при уходе солнца на $4\text{--}5^\circ$ ниже горизонта. К концу гражданских сумерек заря (закономерная смена цветов неба) затухает.

Из области заревого сегмента интенсивность приходящего сумеречного света весьма существенна ($8\text{--}10 \text{ Вт/м}^2$) и в нем преобладают оранжево-красные лучи, что, по-видимому, не безразлично для деятельности низкоэнергетических информационно-регуляторных систем растений, особенно фитохромов. К тому же если учесть разнообразную ориентацию листьев у растений, то понятно, что к части из них придут из этого сектора именно красные (red-far-red) с постоянно изменяющимся их соотношением.

Важно учесть и то, что гражданские сумерки, особенно с зарей, явление достаточно продолжительное, зависящее от времени года и географической широты [2]. Приведем очень краткую информацию, которую можно получить из табл. 2 и 3.

Из таблиц видно, что если летом в самые длинные астрономические дни в южных широтах сумерки коротки (25–30 минут), то в умеренных широтах, где длина дня вполне оптимальна для ФРЗ длиннодневных растений (в том числе яровых зерновых культур), гражданские сумерки достигают часа и более, а в более северных районах даже длятся всю ночь.

Утренние сумерки столь же значимы, как и вечерние, хотя зоры более скромные из-за несколько иного, более «чистого» и более холодного состояния атмосферы после ночного периода, но спектральный радиационный режим их не слишком отличается от такового вечером, хотя выражен слабее.

Таблица 2

Продолжительность гражданских сумерек на широтах от 50 до 60°

Дата	Широта, град					
	50	52	54	56	58	60
1 V	38	40	43	46	50	56
15 V	4	43	47	51	57	65
1 VI	42	47	52	59	69	85
15 VI	45	50	56	63	76	95
1 VII	45	49	54	62	75	90
15 VII	43	46	51	57	65	80
1 VIII	40	42	45	49	55	61
15 VIII	37	39	41	44	48	52
1 IX	35	36	38	40	43	45
15 IX	33	35	36	39	41	43

Таблица 3

Физиологическая длина дня (продолжительность освещения, час, мин) для широт от 40 до 60° (на 15-е число каждого месяца)

Широта, град	Месяц											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
40	10 41	11 39	12 49	14 13	15 27	16 08	15 51	14 47	13 26	12 06	11 00	10 26
50	9 49	11 16	12 57	14 55	16 45	17 50	17 24	15 46	13 46	11 57	10 19	9 26
60	8 32	10 42	13 08	16 07	19 16	22 19	20 46	17 37	14 23	11 41	9 26	7 54

Очень вероятно, что основная, наиболее чувствительная информационно-регуляторная низкоэнергетическая фоторецепторная пигментная система фитохромов, состоящая из двух обратимых форм и воспринимающая главным образом светло-красный (red,

got, 650–660 нм) и темно-красный (дальний) свет (far-red, dunkelrot, 730–740 нм) и в меньшей мере синий (440–460 нм), возникла и действует как адаптивная система именно в сумерки при наличии зари, при восходе и заходе солнца, когда красный, пурпурный, темно-красный свет может являться доминирующим и поглощаемым растениями для осуществления процессов фоторегуляции своей жизнедеятельности.

Каковы способы влияния радиационного режима в сумерки на растения, в частности, на скорость развития (т. е. на наступление ФРЗ), и в итоге на конечную продуктивность?

1. Изменение длины периода сумерек как фактор влияния радиации на фотопериодическую реакцию перехода растений к репродуктивной фазе

Один из вопросов роли радиационного режима в сумерки касался значимости изменения общей длины длинного дня (с сумерками) на скорость развития растений при условии, что астрономическая длина дня вполне достаточна для осуществления ФРЗ у длиннодневных растений.

В литературе по фотопериодизму растений вполне обоснованно принято считать, что для ФРЗ типичных длиннодневных растений достаточно 16–18 часов фотопериода, и его дальнейшее увеличение (до 20–24 часов) практически не влияет на увеличение скорости развития [6, 8, 13]. Это положение справедливо, если период основного освещения (в разных вариантах опытов) одинаков, а в период дополнительного освещения разной длины интенсивность света мала и на положительной газообмен не влияет. Однако, если растения выращиваются при одной и той же, причем высокой интенсивности ФиАР, то скорость развития на 20–24-часовом дне выше, чем на 16–18-часовом дне, что обусловлено более интенсивными ростовыми и органообразовательными процессами.

Казалось бы, то, что выяснено в экспериментальных условиях фитотронов, камерах искусственного климата, должно иметь место и в естественных условиях.

Рассмотрим некоторые эксперименты, проведенные в естественных условиях Московского региона при выращивании яровой пшеницы «Московская 35» (всходы появились 10 мая). Растения, находящиеся в вегетативном состоянии (III этап органогенеза) и практически готовые перейти через 6–8 дней к IV этапу (формированию зачаточных колосковых бугорков в конусе нарастания), в первом опытном варианте накрывали светонепроницаемой камерой в самом конце гражданских сумерек на ночь и открывали к моменту начала гражданских сумерек следующего дня. Во втором и третьем вариантах растения закрывали при высоте солнца $-3 \dots -4^\circ$ соответственно, а утром открывали также при этих высотах. Такое воздействие длилось всего 5 дней, после чего растения росли при естественной, физиологически активной длине дня. Результаты опытов схематически представлены на рис. 3, где цифрами (-6, 0, 0, -6) указана высота солнца над горизонтом (в град.).

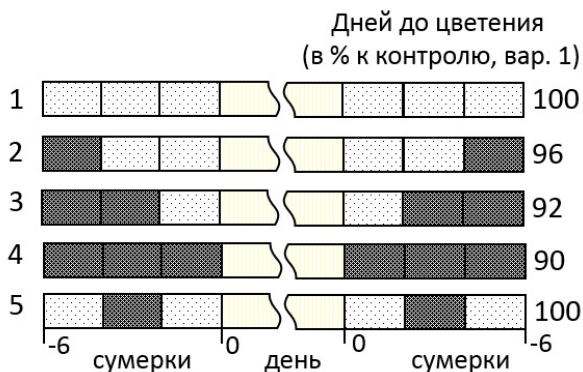


Рис. 3. Зависимость скорости развития яровой пшеницы от периодов затемнения растений. Длина астрономического дня 17 ч 30 мин – 17 ч 40 мин.

На рисунке видно, что именно самые первые минуты начала гражданских сумерек и самые последние «укорачивают» физиологически активную длину дня, причем несмотря на то, что в эти начально-конечные периоды растения получают наименьшую интенсивность радиации. Будет ли это укорочение большим (вар. 3) или меньшим (вар. 2) не играет особой роли. Интересно отметить,

что результаты вар. 4 подтверждают существенную значимость наиболее низких интенсивностей, имеющих место в начале и конце сумерек.

Из этих опытов и ряда других [23] следует, что длиннодневные растения способны «запускать» фотопериодические процессы при очень низких интенсивностях радиации, которыми отмечается реальная физиологически активная длина внутрисуточного периода.

Однозначны ли эти результаты по отношению реакции растений на укорочение ФАДД у длиннодневных растений? К тому же есть ли основания задавать самим себе подобный вопрос. Оказывается, основания есть.

Дело в том, что ФРЗ растений во многом зависит не только от радиационных условий, но и от гидротермического режима, характерного тому или иному сезону или его части. Можно полагать, что в оптимальных гидротермических условиях задержка в скорости развития может не оказать существенного негативного влияния на длительность всего периода роста, на продуктивность или оказать незначительное влияние. Собственно, так оно и есть, судя по данным опытов (рис. 4, А–Г).

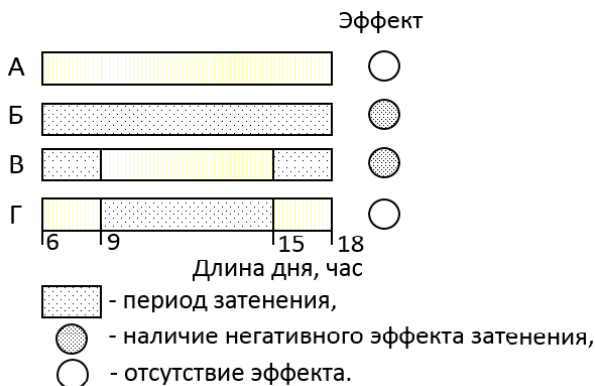


Рис. 4. Влияние длительности затенения (в течение дня) нижних листьев яровой пшеницы после всходов на последующую продуктивность колоса.

Однако и из чисто теоретических, и экспериментальных соображений следует, что смысл фотопериодической реакции, как адаптивной реакции, заключается в том, чтобы растения по длине дня и тенденции ее изменения «предвидели» сроки наступления неблагоприятных условий и могли до них успеть сформировать полноценные генеративные органы и дать потомство, способное переживать состояние покоя (т. е. холода или засухи). В этом случае растения, учитывающие опять же специфику изменения ФАДД, в ответ на нее должны ускорять свое развитие, «теряя» при этом некоторые продукционные возможности (например, у злаков массу колоса, количество зерновок и т. д.).

Для подтверждения высказанных соображений были поставлены, как это представлено на рис. 5, опыты в естественных условиях с тем же сортом яровой пшеницы. Разница заключалась в том, что сев был произведен в конце мая, а всходы появились 3–4 июня. Затенение начато спустя 10 дней, т. е. с 15 по 20 июня.

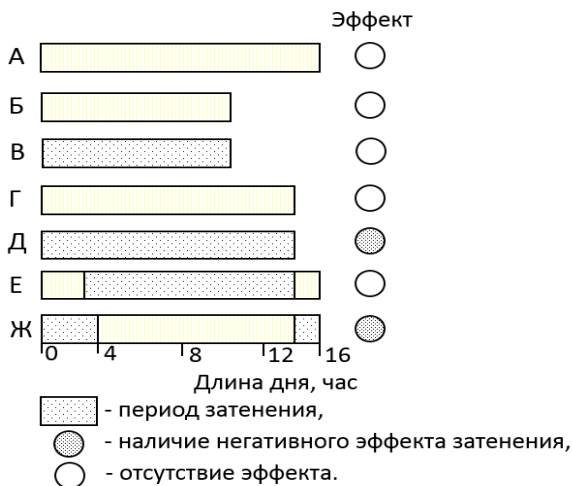


Рис. 5. Влияние длительности затенения (в течение дня) нижних листьев яровой пшеницы после всходов на последующую продуктивность колоса.

Результаты оказались ожидаемыми. Сокращение периода сумерек (т. е. сокращение ФАДД) за счет наиболее низких интенсивностей ФИАР оказало на длиннодневные растения пшеницы индуцирующий эффект на фоне и так длинного фотопериода, причем чем короче были периоды сумерек, тем быстрее развивались растения. Они в данном случае восприняли, по-видимому, укорочение дня как сигнал скорого наступления более коротких дней и более ранних понижений температуры воздуха.

Тенденция сокращения длины дня содержала информацию для регуляции скорости ростовых процессов, и именно радиация в периоды сумерек была информационно-регуляторным фактором процессов органогенеза. Можно отметить, что поскольку такие яровые злаки, как пшеница, ячмень и др. и их озимые сорта, являются генетически длиннодневными по фотопериодической реакции перехода от роста вегетативных органов к формированию зачаточных генеративных органов будущего колоса, постольку укорочение ФАДД в той или иной мере тормозит в принципе этот переход. Поэтому для озимых форм в средней полосе России (например, пшеница), уже в сентябре попадающих на короткий день (13 часов и менее), на фоне осеннего понижения температуры воздуха именно длина дня ингибирует процесс генеративного развития растений и усиливает их кушение.

Напротив, продвижение кукурузы как зерновой культуры, по природе короткодневной, в средние широты России сложно, и в условиях длинного дня кукуруза выращивается главным образом на силос: неблагоприятный длинный фотопериод тормозит или подавляет формирование репродуктивных органов (початков).

2. Влияние изменения интенсивности радиации в периоды сумерек на скорость ФРЗ и конечную продуктивность колоса

В природной обстановке растения сталкиваются со значительными вариациями прихода ФАР: за счет облачности в одно и то же время она может ослабляться в 6–8 раз. Возникает вопрос: происходит ли влияние разной интенсивности не через фотосинтетическую деятельность, а через работу регуляторно-информационных

систем с участием ФиАР, особенно при низких ее интенсивностях, как, например, в сумерки.

Рассмотрим опыты с яровой пшеницей, всходы которой не затеняли, а затеняли на 70–75 % в течение 5 суток и влияние затенения на последующий рост.

На рис. 4 (вар. Б) показано, что затенение в течение всего дня, включающее и периоды сумерек, вызывало негативную реакцию (задержку развития и снижение продуктивности колоса). Такова же реакция на затенение растений утром и вечером (вар. В), но растения не реагируют на ослабление ФиАР в середине дня (вар. Г).

В другой серии опытов затенение проводилось при разной длине дня. Так, 5-дневное затенение всходов как на длинном, так и на коротком дне не сказалось на растениях, что говорит о том, что и очень низких интенсивностей ФиАР было достаточно для развития (рис. 5, А–Г).

Влияние затенения начинает проявляться уже на 14-часовом фотопериоде (вар. Д) и особенно на 16-часовом, где оно именно утром и вечером (вар. Е) оказывает такое же негативное действие, как если бы оно действовало в течение всего 16-часового фотопериода (вар. Д).

Из этих опытов следует, что у яровой пшеницы снижение прихода ФиАР проявляется исключительно при длинном фотопериоде и оно имеет место в наиболее ранние и поздние часы физиологически активного дня.

Итак, интенсивность рассеянной радиации солнца, поступающей из небосвода в гражданские сумерки, является физиологически-активной для восприятия растениями и участвует в информационно-регуляторной деятельности, в том числе в процессах развития.

Возникает вопрос: является ли влияние интенсивности ФиАР в сумерки непосредственным в соответствии с особенностями световых кривых фотобиологических процессов, или оно опосредовано через какие-то другие механизмы. Этот вопрос не случаен – фоторецепторная пигмент-белковая система участвует в регуляции не по принципу кнопочного «включателя-выключателя» того или

инного процесса, а имеет, как уже отмечено, световые зависимости с лабильными свойствами световых кривых, со своими порогами чувствительности, со своими уровнями насыщения и т. д. и т. п.

В этом случае у пшеницы как типичного длиннодневного растения длина ФАДД играет, вне сомнения, важную роль, в которой участвуют и сумерки. В таком случае снижение прихода ФиАР в сумерки «автоматически» (чисто физически) укорачивает общую длину фотопериода с интенсивностью радиации выше физиологического порога чувствительности растений. На такое понимание нас наводят результаты опытов, в которых короткий день (без сумерек) так же мог оказывать негативное влияние на скорость развития. Установить, так ли это на самом деле, дело ближайших экспериментальных исследований.

Наконец, теоретически существует возможность объяснить действие укорочения сумерек, снижения облученности растения в сумерки и с иных позиций.

Снижение прихода ФиАР в течение ФАДД, затрагивающее утренние и вечерние сумерки и наступающее после «нормальных» радиационных дней и негативно влияющее на растения, можно рассматривать как результат «скачка» в интенсивности радиации в течение фотопериода – будь это в основной период освещения или в дополнительный, т. е. в сумерки.

Неожиданное, резкое изменение режимов можно рассматривать как аномальное изменение, на которое растение не отвечает столь же быстрым изменением сложившегося до этого комплекса физиологических процессов и их скоростей. Для растения «скачок» может служить не только информацией об изменившихся условиях, но и регулятором процессов последующей минимизации структурно-функциональных параметров, чтобы так или иначе, с меньшими или большими потерями, завершить свой цикл развития [9].

Нам представляется, что такое функциональное понятие – «эффект скачка условий» (в данном случае радиационных в периоды гражданских сумерек) отражает достаточно широкие биологические свойства. Достаточно, вероятно, указать на 2–3 ситуации, в которых «скачок» условий может быть крайне «вредным» для растений.

Так, например, весной или в начале лета высокая скорость снижения положительной температуры воздуха перед ночью, указывающая на возможность наступления раннего утреннего заморозка, ведет к более негативному состоянию растений, чем если бы этот процесс шел замедленно.

Хорошо известно, что постепенное понижение температуры воздуха осенью ведет к так называемой «закалке» растений (при постепенном образовании в них сахаров и флавиновых соединений), что способствует их устойчивости к неблагоприятным условиям зимнего периода, тогда как неожиданное похолодание с околонулевой температурой воздуха может вести к повреждению еще очень активных тканей узла кушения [15, 16].

Также хорошо известно и то, что внезапный летний суховец с высокой температурой воздуха может привести к существенному повреждению растений за счет перегрева тканей листьев при разбалансе подачи воды из почвы и интенсивной транспирации в дневные часы.

Следует при этом подчеркнуть, что каким бы ни был в продукционном процессе по величине «эффект скачка», его учет будет полезным при разработке детальных физико-математических прогностических агрометеорологических моделей разной заблаговременности, так как их совершенствование помогает детальнее познавать динамическую сложность процессов в самой атмосфере.

Есть основания надеяться и на то, что само растение – очень чуткий к изменениям среды организм, который при всех своих способах саморегуляции и адаптации к среде – может в той или иной мере выступать индикатором не только изменившейся, но и изменяющейся среды и ее компонентов. Это расширит наши знания о взаимодействиях в системе «почва – растение – атмосфера».

Выводы

На основе экспериментальных исследований и теоретических представлений обсуждается физиологическая значимость рассеянной солнечной радиации небосводом в периоды гражданских сумерек для регуляторно-информационных процессов растений.

Подчеркивается, что под понятием физиологически активная длина дня в отношении растений (как и человека с его зрением) целесообразно понимать период от начала утренних и до конца вечерних сумерек, включающий и астрономическую длину дня.

Отмечается целесообразность учета радиационного режима в сумерки при анализе скорости развития яровых зерновых культур и их конечной продуктивности.

Список использованных источников

1. *Алехина Н.Д. и др.* Физиология растений. – М.: Академия, 2005. – 633 с.
2. Астрономический календарь. Постоянная часть. – 5-е изд. – М.: Физматгиз, 1962. – 771 с.
3. *Береза О.В., Страшная А.И., Луян Е.А.* О возможности прогнозирования урожайности озимой пшеницы в Среднем Поволжье на основе комплексирования наземных и спутниковых данных // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2015. – Т. 12, № 1. – С. 18–30.
4. *Бюннинг Е.* Ритмы физиологических процессов. – М.: ИЛ, 1961. – 184 с.
5. *Вильфанд Р.М., Страшная А.И.* Климат, прогнозы погоды и агрометеорологическое обеспечение сельского хозяйства в условиях изменения климата // Адаптация сельского хозяйства России к меняющимся погодно-климатическим условиям. – М.: РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 2011. – С. 23–28.
6. *Клеинин А.Ф.* Растения и свет. – М.: АН СССР, 1954. – 456 с.
7. *Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А.* Физиология растений. – М.: Высшая школа, 2006. – 742 с.
8. *Мошков Б.С.* Выращивание растений при искусственном освещении. – Л.: Сельхозгиз, 1966. – 287 с.
9. *Полуэктов Р.А., Топаж А.Г.* Принцип оптимальности в математических моделях органогенеза // Матем. моделирование. – 2005. – Т. 17, № 7. – С. 59–73.
10. *Пылдмаа В.К.* Интерпретация некоторых особенностей яркостной картины сумеречного неба // Изв. АН СССР. ФАО. – 1965. – Т. 1, № 11. – 110 с.
11. *Розенберг Г.В.* Сумеречные явления, их природа и использование для исследования атмосферы // УФН. – 1963. – Т. 79, № 3. – С. 441–522.
12. *Розенберг Г.В.* Сумерки. – М.: Физматгиз, 1964. – 380 с.

13. *Скрипчинский В.В.* Естественное изменение длины дня в тропиках как фактор, регулирующий ритмы роста и развития местных растений // Ботанический журнал. – 1958. – Т. 43, № 4. – С. 491–503.

14. *Страшная А.И., Максименкова Т.А., Чуб О.В.* Агрометеорологические особенности засухи 2010 года в России по сравнению с засухами прошлых лет // Труды Гидрометцентра России. – 2011. – Вып. 345. – С. 194–214.

15. *Трунова Т.Н.* Световой и температурный режимы при закаливании озимой пшеницы и значение олигосахаров для морозостойкости // Физиология растений. – 1965. – Т. 12, № 1. – С. 85–93.

16. *Туманов И.И.* Физиология закаливания и морозостойкость растений. – М.: Наука, 1979. – 352 с.

17. *Шаронов В.В.* Спектральный состав дневного неба // Природа. – 1938. – № 4. – С. 18–24.

18. *Шаронов В.В.* Таблицы для расчетов природной освещенности и видимости. – Л.: АН СССР, 1945. – 200 с.

19. *Шульгин И.А.* Солнечная радиация и растения. – Л.: Гидрометеоиздат, 1967. – 179 с.

20. *Шульгин И.А.* Лучистая энергия и энергетический баланс растений. – М.: Альтекс, 2004. – 141 с.

21. *Шульгин И.А.* Солнечные лучи в зеленом растении. – М.: Альтекс, 2009. – 214 с.

22. *Шульгин И.А., Вильфанд Р.М., Страшная А.И., Береза О.В.* Энергобалансовая оценка урожайности яровых культур // Изв. ТСХА. – 2015. – № 5. – С. 61–80.

23. *Tarakanov I.G.* Light control of growth and development in vegetable plants with various life strategies // Acta Horticulturae. – 2006. – Vol. 711. – P. 315–321.

Поступила в редакцию 07.07.2016 г.