

**МОСКОВСКАЯ ОРДЕНА ЛЕНИНА
И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ имени К. А. ТИМИРЯЗЕВА**

На правах рукописи

КУРЕЦ Владимир Константинович

УДК 581.1.036—131 : 631.524.84 : 57.082.14 : 681.5.017

**СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД К ИССЛЕДОВАНИЮ
СО₂-ГАЗООБМЕНА
И ТЕРМОРЕЗИСТЕНТНОСТИ РАСТЕНИЙ**

03.00.12 — физиология растений

**Диссертация
на соискание ученой степени
доктора биологических наук
в форме научного доклада**

МОСКВА 1990

139011к

Работа выполнена в лаборатории экологической физиологии растений Института биологии Карельского филиала АН СССР.

Официальные оппоненты — доктор биологических наук, ст. н. с. **Т. И. Трунова**; доктор биологических наук, профессор **А. П. Примак**; доктор биологических наук, ст. н. с. **О. Д. Быков**.

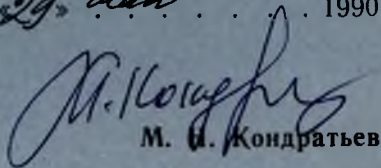
Ведущее учреждение — Агрофизический научно-исследовательский институт ВАСХНИЛ.

Защита состоится «2» мая 1990 г. в «14» час. ⁰⁰ на заседании специализированного совета Д 120.35.07 при Московской ордена Ленина и ордена Трудового Красного Знамени сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева.

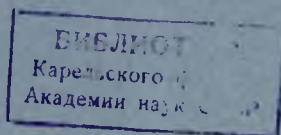
Адрес: 127550, Москва И-550, Тимирязевская ул., 49, ученый совет ТСХА.

Научный доклад разослан 29 мая 1990 г.

Ученый секретарь
специализированного совета —


М. Г. Кондратьев

139011к



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Дальнейшая интенсификация сельскохозяйственного производства обуславливается селекцией новых сортов, способных наиболее полно использовать природно-климатические и агротехнические ресурсы районов возделывания на формирование урожая, и улучшением среды обитания растений. Оба направления требуют постоянно возрастающих материальных и энергетических вложений, эффективность которых зависит от степени соответствия условий среды требованиям растений. Вновь создаваемые сорта должны сочетать желаемую комбинацию хозяйственно-полезных признаков с высокой адаптивностью к среде и, в первую очередь, к лимитирующим факторам.

В северных районах земледелия ограничивающим фактором естественных условий является температура; в вегетационных сооружениях в зимний период — свет. Эти факторы тесно взаимосвязаны. Температура определяет границы ареалов и зональную структуру растительного покрова (Пианка, 1981) и является весьма энергоемким фактором в защищенном грунте. Свет в сочетании с экстремальными температурами определяет качество урожая (Мошков, 1984; Федоров, 1988) и может вызвать разрушение пигментов растений.

По температурам границ жизнедеятельности принято подразделять растения на холодоустойчивые и теплолюбивые, причем значения летальных температур растений разных групп изменяются в онтогенезе и под влиянием условий среды (Генкель, Кушниренко, 1961). Помимо летальных границ некоторое исследователи (Лархер, 1978) выделяют зону оптимальных температур.

При изучении температурного фактора внимание исследователей было обращено преимущественно на изменения холодоустойчивости или теплоустойчивости растений под влиянием экстремальных условий среды, формирование повышенной холодоустойчивости зимующих растений (Максимов, 1952; Самыгин, 1974, Трунова, 1979; Levitt, 1980) или теплоустойчивости в связи с засухоустойчивостью (Альтергот,

1981). Устойчивости растений в состоянии активной вегетации должного внимания не уделялось, хотя получение стабильных урожаев зачастую ограничено не средними климатическими показателями, а резкими флуктуациями температуры в вегетационный период (Гольцберг, 1961). Последнее побудило нас организовать исследования в этом, весьма важном для земледелия Севера, направлении (79).

Одним из важнейших процессов жизнедеятельности растений, чутко реагирующих на изменение окружающих условий, является CO_2 -газообмен. Составляющие газообмена — фотосинтез и дыхание — являются не только основными звеньями продукционного процесса растений, но и непосредственными индикаторами метаболизма (Вознесенский, 1977).

Фотосинтез решающим образом определяет и лимитирует потенциальную и фактическую продуктивность растений (Ничипорович, 1956). При этом факторы среды неоднозначно влияют на фотосинтез и рост (Ничипорович, 1980), вследствие чего не всегда наблюдается соответствие между газообменом и продуктивностью растений (Лархер, 1978).

Отсутствие устойчивых корреляций между интенсивностью фотосинтеза листьев и урожаем растений является одним из обстоятельств, затрудняющих развитие общей комплексной теории высокой продуктивности растений. Тесное взаимодействие среды и составляющих метаболизма растений (Курсанов, 1976; Ничипорович, 1979; Мокронос, 1981) обуславливает значительные трудности изучения продукционного процесса и поэтому даже в контролируемых условиях не всегда удается установить прямую взаимосвязь CO_2 -газообмена и биологического урожая (Ниловская, 1976). В то же время имеются данные, показывающие прямую линейную зависимость урожая зерна различных сортов колосовых культур от интегральной и среднесуточной продуктивности фотосинтеза (Шевелуха, Довнар, 1976; Довнар, 1986).

Газообмен растения отражает взаимодействие внутренних и внешних факторов в многопараметрической системе растение — среда. Вследствие взаимодействия между факторами ширина интервала толерантности и зона оптимума по каждому фактору могут значительно изменяться (Федоров, Гильманов, 1980). Поэтому для оценки влияния каждого фактора и их сочетаний необходимы методы системного подхода. Слабая разработка теории исследований многофакторной системы растение — среда является одной из основных причин недостаточной изученности количественных закономерностей продукционного процесса.

Многофакторную характеристику взаимосвязи газообмена растения с факторами среды можно рассматривать как эколого-физиологическую характеристику вида (сорта) по этому

показателю, весьма необходимую для оценки селекционного материала, в интродукции и при разработке технологий возделывания культур.

Цель и задачи исследования. Целью работы было изучение влияния одного из лимитирующих в полевых условиях и наиболее энергоемкого в защищенном грунте фактора среды — температуры — на ведущие показатели эколого-физиологической характеристики, определяющие продуктивность растений — терморезистентность и CO_2 -газообмен при комплексном действии среды.

Для достижения указанной цели необходимо было решить следующие задачи:

— обосновать и разработать методику изучения терморезистентности активно-вегетирующих растений;

— разработать методику исследования взаимосвязи систем растения и среды для изучения влияния температуры на CO_2 -газообмен растений и моделирования их взаимосвязи;

— исследовать закономерности влияния температуры на терморезистентность растений;

— установить взаимосвязь CO_2 -газообмена с уровнем терморезистентности растений;

— на основании системного подхода и моделирования изучить закономерности влияния температуры, термопериода и температурного градиента на составляющие CO_2 -газообмена, видимый фотосинтез и темновое дыхание;

— выявить закономерности взаимосвязи CO_2 -газообмена с биологической и хозяйственной продуктивностью в зависимости от условий термо-фотопериода.

Научная новизна и практическая ценность работы. Впервые с позиций системного подхода исследованы и установлены закономерности взаимосвязи терморезистентности активно-вегетирующих растений с температурой среды. Показана тесная взаимосвязь одного из ведущих элементов продукционного процесса растений — CO_2 -газообмена — с терморезистентностью.

Разработана методика многофакторного исследования газообмена растений и моделирования взаимосвязи этого процесса с условиями среды, позволяющая количественно оценивать влияние условий термофотопериода на видимый фотосинтез и ночное дыхание.

Анализ полученных в результате проведения многофакторных экспериментов моделей системы растение — среда позволил выявить закономерности варьирования коэффициента эффективности преобразования ассимилированно углекислоты в сухое вещество растения в зависимости от термо-фотопериода.

Показано, что условия среды, действующие на ранних эта-

пах онтогенеза, влияют на формирование хозяйственно-полезного урожая и установлено, что если последний образуется за счет генеративных органов, температуры на ранних этапах онтогенеза должны соответствовать минимальным фоновым зонам терморезистентности.

Делается вывод о том, что температурная характеристика растения (45) является одним из основных показателей эколого-физиологической оценки вида (сорта, генотипа).

Показано, что посредством регрессионных моделей, полученных на основании активных многофакторных планируемых экспериментов, могут быть установлены количественные закономерности связей в системе растение — среда. Отсутствие указанных данных сдерживает развитие динамического моделирования, столь необходимого для управления продуктивностью агроценозов.

Практическая реализация исследований заключается в разработке методов и установок для исследования влияния низких температур и заморозков на активно-вегетирующие растения (2—5, 8—11, 14, 20, 26, 29), в разработке и реализации фитотрона СИФИБР (23), предназначенного для исследования формирования устойчивости и продуктивности растений в экстремальных условиях Восточной Сибири и позволяющего создавать с этой целью поливариантные условия среды, предшествующие действию экстремальной температуры; в разработке методики и технологии многофакторного планируемого активного эксперимента для исследования влияния условий среды на CO_2 -газообмен интактного растения (35, 36, 41, 44, 46, 47, 48, 49, 51, 53—55, 61, 62, 64, 74—76).

Методом многофакторного планируемого эксперимента были исследованы эколого-физиологические характеристики ряда видов и сортов, что позволило установить возможность применения метода для оценки селекционного или интродукционного материала с существенно меньшими затратами времени и средств по сравнению с традиционными методами.

Выход результатов исследований в народное хозяйство осуществлен путем выполнения заданий целевых комплексных программ ГКНТ СССР, МСХ СССР, хозяйственных работ с Совмином и в хозяйствах Карелии и разработки рекомендаций, информационных листков и брошюр серии «Наука—производству» (71, 80—84), а также путем совместных работ по договорам о сотрудничестве с научными, производственными и учебными организациями страны.

Три разработки по теме исследования признаны изобретениями (А. с. №№ 865211, 1981 г., 934999, 1982 г. 1332575, 1987 г.). Экспонировавшаяся на ВДНХ СССР аппаратура для исследования CO_2 -газообмена удостоена двух бронзовых медалей.

Координация исследований. Исследования проводились в соответствии с планами научно-исследовательских работ лаборатории физиологии и экологии растений Института биологии Карельского филиала АН СССР в 1959—63 гг., лаборатории физиологий устойчивости растений и экспериментального моделирования Сибирского института физиологии и биохимии растений СО АН СССР в 1963—72 гг., лабораторий физиологии и экологии растений, моделирования биологических процессов, экологической физиологии растений в 1972—88 гг. по темам: «Разработка возможных путей повышения коэффициента использования солнечной энергии в процессе формирования урожая в условиях закрытого грунта на Севере» (№ гос. регистрации 74061188), «Физиологические основы устойчивости растений к действию экстремальных температур» (№ гос. регистрации 7609074), «Влияние некоторых абиотических факторов на формирование терморезистентности и продуктивности высших растений» (№ гос. регистрации 91057490) и в настоящее время «Природа адаптивных реакций и закономерности варьирования терморезистентности и CO_2 -газообмена при действии экологических факторов». Руководителем тем исследований в 1972—88 гг. являлся автор работы. Им же в соответствии с постановлением президиума СО АН СССР выполнена разработка теоретических основ, технологических и конструктивных узлов, осуществлено авторское руководство строительством и монтажом, наладкой и организацией опытной работы Иркутского фитотрона (17, 23).

Исследования прикладного характера в 1980—85 гг. проводились по научно-техническому заданию МСХ СССР и ВАСХНИЛ О. сх. 57 и были завершены досрочно (см. постановление координационного совещания по заданию О. сх. 57 4—8 сентября 1984 г.). В настоящее время ведутся по заданию 04 научно-технической программы 0.51.01 ГКНТ СССР на 1986—90 гг.

Апробация работы. Результаты исследований, представленные в докладе, обсуждались на Симпозиуме по изучению влияния низких положительных температур и заморозков на растения в период их активной вегетации и о путях повышения их холодо- и заморозкоустойчивости в 1966 г. в г. Иркутске и в 1971 г. в Петрозаводске, на IV, VII, VIII, IX, XI Всесоюзных симпозиумах «Биологические проблемы Севера», на научной конференции биологов Карелии, посвященной 250-летию АН СССР в г. Петрозаводске, на Всесоюзном совещании «Физиолого-биохимические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды» в 1976 г. в Иркутске, на IV Всесоюзном совещании «Пути интенсификации сельского хозяйства крайнего Севера» в Магадане в

1980 г., на Всесоюзной конференции «Экологическая генетика растений и животных» в Кишиневе в 1981 г., на Всесоюзном совещании «Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений» в Иркутске в 1982 г., на заседании секции физиологии растений в БИНе в 1982 г., на VII делегатском съезде ВБО в Ленинграде в 1983 г., на I Всесоюзной конференции по применению физиологических методов в селекции растений в Жодино в 1983 г., на Всесоюзном совещании «Актуальные задачи физиологии и биохимии растений в ботанических садах СССР» в Пушкино в 1984 г., на Всесоюзной конференции «Устойчивость к неблагоприятным факторам среды и продуктивность растений» в Иркутске в 1984 г., на 2-й Всесоюзной конференции «Механизмы криоповреждения и криозащиты биологических объектов» в Харькове в 1984 г., на Всесоюзной конференции «Проблемы фотоэнергетики растений и повышение урожайности» во Львове в 1984 г., на Рабочих совещаниях комиссии по проблемам дыхания растений в Чернигове в 1985 г. и Сыктывкаре в 1987 г., на Всесоюзной школе «Математическое моделирование в биогеоценологии» в Петрозаводске в 1985 г., на Всесоюзной конференции «Применение ПОИИК в эколого-генетических исследованиях» в Кишиневе в 1986 г., на Рабочих совещаниях по заданиях О. сх. 57 и 0.51.01 в Ленинграде и Саратове в 1980—87 гг. на Рабочих совещаниях по проблеме разработки поточной линии массовых анализов устойчивости растений в ВИР и АФНИИ в Ленинграде в 1987 и 1988 гг., на Рабочем совещании «Фотосинтез растений и температурный фактор» в Пушкино в 1988 г., а также на Всесоюзных школах и других совещаниях.

Публикации. Материалы доклада опубликованы в 84 работах, в том числе 5 монографиях, описаниях к трем авторским свидетельствам на изобретения, в 5 рекомендациях и 3 отчетах по завершенным темам исследований.

МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ

Для исследования заморозкоустойчивости, а затем и общей терморезистентности растений нами был применен метод натурального моделирования с использованием специально разработанных установок искусственного климата (1—5, 10—12, 14, 18, 30, 67). Степень повреждения тканей растений определяли по выходу электролитов (30), устойчивость тканей — методом высечек в микрохолодильниках и термостатах (29).

Изучение терморезистентности показало, что весь действующий на растения диапазон температур подразделяется по их влиянию на терморезистентность на зоны: фоновую, закалывающие к холоду и теплу и повреждения холодом и теп-

лом (28). Была установлена необходимость учета взаимосвязи факторов среды в их влиянии на устойчивость растений (8, 9, 16, 79), что вызвало потребность разработки установок, имитирующих естественный ход не только температуры, но и влажности воздуха при проведении искусственных заморозков (14, 18, 26, 29), температуры почвы и разработки специализированной для исследования терморезистентности растений станции искусственного климата (23).

Поскольку традиционные в физиологии растений однофакторные методы позволяют познать только качественные зависимости разных сторон жизнедеятельности растений от условий среды, возникла необходимость разработки многофакторной методики исследований. Многофакторный подход связан с исследованием функции многих переменных, что обуславливает мультивариантность, а следовательно — и трудоемкость экспериментов, если в них опыты проводятся путем перебора всех возможных вариантов.

Прогрессивным путем решения проблемы организации многофакторных опытов является планирование, заключающееся в применении определенных схем варьирования условий, обеспечивающих получение статистически надежных данных при ограниченных объемах опытов. Результаты планируемых экспериментов могут быть представлены весьма компактно, в виде уравнений регрессии. Эти уравнения с эмпирическими коэффициентами, определенными в результате выполнения эксперимента, и являются математическими моделями изучаемых процессов.

Эмпирические модели получили в биологии наибольшее распространение, поскольку вследствие недостаточной изученности эколого-физиологических характеристик составляющих продукционного процесса растений теоретическое моделирование в ней возможно только в простейших случаях (Заленский, 1977), а широко распространенное в технике имитационное моделирование с помощью ЭВМ в биологических исследованиях основано на большом числе допущений (Розенберг, 1981) и поэтому применяется ограниченно.

Идеи планирования экспериментов получили распространение благодаря работам Фишера (1958) и его школы в Англии, Бокоа (1951) в США, В. Н. Максимова и В. В. Федорова (1969), В. В. Налимова (1971) в СССР. В настоящее время теория планирования экспериментов выделилась в отдельную область математики (Лисенков, 1979).

Нашим вкладом в развитие этого направления является разработка активного планируемого многофакторного эксперимента применительно к исследованию CO_2 -газообмена интактных растений (36) и методики пассивного эксперимента

в защищенном грунте (34). Активные эксперименты проводятся в регулируемых условиях среды. В них используют такие комбинации уровней экологических факторов, которые позволяют оценивать реакцию растений с наибольшей эффективностью. Однако, при большом числе факторов корректная постановка активного эксперимента, требующего предписываемой планом точности регулирования факторов и регистрации параметров, бывает затруднительна по чисто техническим причинам (Федоров, Гильманов, 1980).

Естественная экологическая обстановка предоставляет возможности варьирования условий, немислимые в современных фитотронах (Заленский, 1977). Данные регистрации уровней факторов среды и реакции растения в естественных условиях могут быть использованы в качестве исходных пассивного эксперимента (Вознесенский, 1977; Федоров, Гильманов, 1980). Оценка влияния факторов на организм в пассивном эксперименте несколько менее эффективна, нежели в активном, но выше, чем в однофакторном опыте с тем же числом точек наблюдений. Существенным недостатком пассивных экспериментов является возможное отклонение факторов среды за пределы, в которых наблюдаются определенные закономерности физиологических процессов (59), в то время как при проведении многофакторного эксперимента необходимо четко соблюдать границы интервалов исследований (Налимов, Чернова, 1965).

При проведении многофакторных экспериментов весьма важным вопросом является выбор показателя реакции растений. Наиболее объективна оценка по биологическому или хозяйственно-полезному урожаю, но она при кратких экспозициях либо исключается, либо не точна. Весьма удобным для дистанционного контроля показателем является CO_2 -газообмен. Несмотря на то, что условия, соответствующие оптимуму газообмена, не всегда наиболее благоприятны для продукционного процесса, этот показатель может быть принят в качестве критерия оптимизации на первом этапе исследований с целью сокращения затрат времени и средств, с последующей, по необходимости, проверкой по продуктивности (Ремесло и соавт., 1977).

Скорость газообмена определяется тесно взаимосвязанными внешними и внутренними факторами, причем при изменении первых изменяются и вторые, и эти изменения могут быть как кратковременными, так и стойкими (Хит, 1972). С этой точки зрения, кардинальные точки газообмена можно установить, если ограничиться изменением одного фактора, поскольку, в силу взаимодействия между факторами, положения этих точек зависят от уровней прочих действующих факторов. Нельзя назвать просто оптимальную интенсивность

света или, например, концентрацию CO_2 и распространять полученные однофакторным методом закономерности на другие уровни фона (Лиёпа, 1980).

В разработанном нами активном многофакторном эксперименте (35, 36, 41, 44) реализуется идея оптимального размещения точек в экологическом пространстве (Федоров, Гильманов, 1980) и используются такие комбинации сочетаний факторов, которые позволяют оценивать функцию отклика с наибольшей эффективностью.

Методика основана на использовании герметизированных вегетационных установок для исследования CO_2 -газообмена с широкими пределами регулирования факторов среды, оптико-акустических газоанализаторов, приборов дистанционного контроля, управления и регистрации.

Для выхода фотосинтеза или дыхания на новый стационарный уровень после смены условий необходимо около 6—8 минут (Вознесенский, 1977). Благодаря этому можно определить интенсивности газообмена для большого числа комбинаций условий среды за краткий период времени, на одной фазе роста и получить уравнение связи (модель) газообмена растений, адаптированных к условиям, предшествующим опыту.

Реализация активного многофакторного планируемого эксперимента. Принципиальные схемы эксперимента и установки для его реализации приведены на рис. 1.

Растения выращиваются в «стандартных» условиях, которые определяются для каждого вида (и сорта) по температурной характеристике (59) и литературным данным.

Выровненность материала достигается калибровкой семян, отбором наиболее выровненной средней фракции и тщательной набивкой вегетационных сосудов, которые с целью исключения влияния на опыт газообмена почвы набиваются песком с определенным размером частиц, чем обеспечивается постоянство водно-воздушного режима. Подбирается наиболее сбалансированный для данной культуры питательный раствор. В фазе роста, для которой определяется модель, растения переносятся в установку для исследования CO_2 -газообмена с широкими пределами регулирования условий среды (35, 36, 64). Количество растений в установке зависит от их размера: огурец в фазе 3—4 листьев — одно растение, капуста в той же фазе — три растения, кукуруза — 6 растений, пшеница — 10. Отбор растений для эксперимента из числа выращенных производится по их соответствию определенному стандарту (61).

Вегетационный сосуд с растениями (36) помещается в корневой термостат установки. Почвенный объем не отделен от воздушного, поскольку исследуется суммарный газообмен

интактного растения — показатель, наиболее близкий к биологической продуктивности, но в случае необходимости может быть герметизирован. Интенсивность света в установке регулируется в пределах от 0 до 100 клк. Спектральный состав — установкой ламп с соответствующими спектральными характеристиками. Длинноволновая часть излучения поглощается водяным экраном. Раздельно регулируются температуры воздуха и почвы, влажность воздуха. Полив — питательным раствором, капельный. Термо- и фотопериоды, временной ход температуры и освещенности задаются автоматически.

В экспериментах с повышенной концентрацией углекислоты в воздухе регулирование содержания CO_2 автоматическое и реакция растений определяется по скорости «выедания» углекислоты (Рождественский, 1968). В опытах с нормальным уровнем CO_2 (около 0,03%) — по разности концентраций на входе и выходе установки. Время перехода установки на новый уровень при смене режимов составляет от 30 до 60 минут.

Первым этапом многофакторного планируемого эксперимента является выбор вида модели — уравнения связи, отражающего взаимосвязь изучаемого показателя со средой.

В соответствии с выбранной моделью подбирается план эксперимента и в трех или двух повторностях проводятся опыты. По данным опытов производится вычисление параметров модели (61) и проверяется ее адекватность по критерию Кохерена, t — критерию и критерию Фишера (Налимов, Чернова, 1965).

Сравнительно нетрудно получать линейные модели вида:

$$y = v_0 + v_1x_1 + v_2x_2 + v_nx_n + v_{1,2}x_1x_2 + \dots + v_{1,2,3,n} \cdot x_1x_2x_3x_n, \quad (m1)$$

где y — отклик системы (растения),

x_{1-n} — переменные факторы среды,

v_{1-n} — численные коэффициенты.

Однако биологические процессы нелинейны, и использовать подобную модель для описания взаимосвязи системы растение — среда можно только для узких пределов варьирования факторов. Тем не менее, линейные модели полезны, так как позволяют определять кратчайшие пути к зоне оптимума при отсутствии априорной информации и рассчитывать режимы компенсации одних факторов другими (36).

Более качественное описание закономерностей «отклика» растения на комплексное действие факторов среды достигается путем применения нелинейных квадратичных моделей в пределах области оптимума (55, 58). Последнее существенно упрощает задачу, поскольку уравнения второй степени

могут быть получены в результате реализации трехуровневых планов, математический аппарат для которых хорошо разработан (Налимов, Голикова, 1976).

По литературным данным и результатам разведочных опытов определяются существенные для объекта исследования факторы среды и допустимые диапазоны их варьирования. На основании этого анализа выбирается вид модели и план эксперимента: Д — оптимальный, Бокса-Бенкина, Хартли или другие (61).

В соответствии с планом проводится эксперимент. Результаты опыта обрабатываются методом пошаговой регрессии с исключением незначимых по критерию Стьюдента параметров уравнения связи.

При обработке опытных данных возможна ситуация, когда гипотезе адекватности, например, по критерию Фишера, отвечают несколько моделей. В этом случае выбирается модель, имеющая минимум остаточной дисперсии, содержащая все существенные факторы среды и дающая расчетные режимы, совпадающие с полученными в других опытах с данным объектом или выявленными практикой.

Квадратичные уравнения связи позволяют описать поверхность «отклика» растения с большей или меньшей степенью приближения и определить оптимальные сочетания уровней напряженности факторов среды. Однако будучи построены для фоновой зоны, зачастую не отражают взаимодействия факторов. Можно предположить, что в оптимальных условиях фоновой зоны взаимодействие факторов проявляется в минимальной степени, о чем свидетельствует и плосковершинность кривых. Так, нелинейное уравнение связи видимого фотосинтеза с интенсивностью света E , концентрацией углекислоты C , температурой воздуха $Tв$ и почвы $Tп$ для огурца с. Алма-Атинский-1 в возрасте 22—24 дня от всходов (фаза 4-х листьев) при варьировании температуры воздуха в фоновой и частично закалывающей к теплу зонах (от 27 до 37° С) имеет вид:

$$\Phi = -5973,6 + 0,132E^2 - 32096C + 74678,5C^2 + 0,596Tв^2 + 890,6Tп + 20,44Tп^2 \quad (м2)$$

$$R = 0,833; \sigma = 191,4; \Phi_{\max} = 991,4 \text{ отн. ед. (1 отн. ед. = 0,027 мг} \cdot \text{дм}^{-2}\text{ч}^{-1}\text{)}.$$

Рассчитанный по модели (м2) оптимальный режим отличается от усредненных данных опыта, проведенного в области оптимума в 21 повторности не более, чем на 15% по отдельным показателям (табл.1).

При варьировании факторов среды в пределах трех зон (от 16 до 36°) возникла необходимость ввести в модель пока-

Таблица 1

Оптимальный по показателю видимого фотосинтеза режим выращивания огурца с. Алма-Атинский 1 в фазе четырех листьев (36)

Данные	Интенсивность видимого фотосинтеза мг · Дм ⁻² ч ⁻¹	Облучен- ность, Вт · м ⁻²	Концент- рация, СО ₂ , %	Температура	
				воздуха °С	почвы °С
Рассчитанные по модели (м2)	46,2	400	0,3	33,7	21,5
Опытные	40,0	448	0,26	33,2	23,7
Литературные (Вашен- ко, 1974)	28,0	170	0,3	25—30	21—23

затели взаимодействия освещенности и температуры воздуха:

$$\Phi = -0,667 + 2,3159C + 0,0697Tп + 0,00046ETв - \\ - 0,000155Tв^2 - 0,00117Tп^2 \quad (м3)$$

$$R = 0,888; \sigma = 0,114; D = 0,013;$$

$$\Phi_{\max} = 0,775 \text{ отн. ед. (1 ед. = 77 мг растение в час).}$$

Оптимальный по газообмену режим, рассчитанный по модели (м3), отличается от приведенного в таблице 1 не более, чем на 8%.

Варьирование температуры воздуха в пределах от зоны холодового повреждения до верхней границы теплового закаливания (от 5° до 40°С) во время дня и ночи, а также длительности действия ночной температуры, отличающейся от дневной, и интенсивности света от 4 до 24 клк при постоянном содержании СО₂ в воздухе и фоновой температуре почвы позволило получить модель, учитывающую действие и взаимодействие переменных факторов на видимый фотосинтез Φ :

$$\Phi = 2,041 - 10,511/Tд - 5,32/Tд - 0,000876C^2 - \\ - 0,000597Tн^2 - 0,000698Tд^2 + 0,0032ETд + 0,00134TнN \quad (м4)$$

где: Тд — температура дня, Тн — температура ночи, N — длительность действия Тн в часах. (Остальные обозначения см. м2).

$$R = 0,796; \sigma = 0,53; D = 0,286; \Phi_{\max} \text{ отн. ед.} = 1,2.$$

Оптимальный режим для растений в фазе четырех листьев, рассчитанный по модели (м4) для температуры почвы

21°C и концентрации углекислоты 0,05%, обеспечивающий среднюю ассимиляцию 74,91 мг на растение в час, соответствует облученности $470 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$, температуре воздуха днем 35° и ночью 20,5°C при действии ночной температуры 12 часов. Сравнение оптимальных режимов, приведенных в таблице 1 и вычисленных по моделям (м2), (м3), (м4), показывает, что они различаются не более, чем на 10—15%, причем оптимальные режимы по моделям (м2) и (м3), полученные в опытах с одним растением, отличаются незначительно от оптимального режима по модели (м4), полученной в опыте с 72 растениями.

Сопоставление моделей показало, что зональная гипотеза действия температуры является основополагающей при моделировании на основе многофакторных планируемых экспериментов. Если конечной целью моделирования является исследование условий, обеспечивающих оптимум газообмена, например, для оценки селекционного материала или с целью управления в защищенном грунте, необходимые исходные данные могут быть определены на основании квадратных моделей, описывающих связь газообмена с факторами внешней среды в пределах фоновой зоны. Для тех случаев, когда температура варьирует в широком диапазоне, включающем зоны повреждения, для получения моделей, имеющих малую остаточную дисперсию, следует строить модели для каждой зоны в отдельности или применять уравнения более высокого, нежели второго, порядка (Налимов, Чернова, 1965). Но этот подход не имеет достаточно хорошо разработанного математического обеспечения и поэтому нами пока не изучен.

Пассивный эксперимент. Разработанная нами (59) методика пассивного эксперимента предусматривает одновременную регистрацию уровней факторов среды и «отклика» растения или посева. Временной ход климатических факторов регистрируется посредством стандартных приборов — термографов, гигрографов, интеграторов и т. п., обеспечивающих достаточную точность при условии соблюдения правил эксплуатации (84). «Отклик» определяется по приросту урожая или по другому показателю, известным образом связанному с продуктивностью. К числу таких показателей можно отнести газообмен верхнего яруса листьев (Чмора, 1966; Быков и соавт., 1982) или градиент содержания углекислоты над посевом (Учиджима, 1972). Известные трудности представляет измерение газообмена листьев интактных растений, поскольку без принятия специальных мер лист в кювете во время экспозиции перегревается. Применение камер-клипс малого диаметра с отводом анализируемого воздуха от центра (36) позволяет производить отбор проб с минимальным перегревом листа.

Пассивный эксперимент имеет высокий уровень «шумов» — случайных воздействий, влияние которых не может быть определено. Факторы среды в естественных условиях тесно взаимосвязаны и могут выходить за пределы не только фоновой, но и закалывающих зон. Поэтому для получения достоверных моделей необходимо иметь большую выборку данных (59). В качестве примера приводим результаты пассивного эксперимента с огурцом с. Алма-Атинский 1, полученные в производственной теплице площадью 1000 м². В теплице регистрировались температура и влажность воздуха, солнечная радиация. Интенсивность видимого фотосинтеза определялась путем анализа проб, которые отбирались с помощью камер-клипс, в трех повторностях, 1 раз в неделю в 11 ч., на ИКГ. Урожай по срокам сбора учитывался по данным бухгалтерского учета.

По данным наблюдений в теплице была построена модель интенсивности видимого фотосинтеза огурца указанного сорта в зависимости от освещенности, температуры воздуха в концентрации углекислоты в воздухе, и модель нарастания урожая в зависимости от суточных сумм солнечной радиации, среднесуточной дневной и ночной температур воздуха и возраста растений. Температура почвы в уравнение не вошла, поскольку не имела «раскачки» — поддерживалась на постоянном уровне. (В этом заключается основной недостаток пассивного эксперимента — выпадение факторов, находящихся на постоянном уровне).

Анализ данных опыта и модели (Рис. 2) позволил установить, что оптимальный урожай, начиная со 112 суток вегетации и далее, наблюдается при переходе средней ночной температуры в пределы зоны холодового закалывания. При этом оптимальные условия формирования урожая наблюдается в том случае, когда температура дня соответствует интенсивности солнечной радиации, а температура ночи снижается с возрастом растений.

Объекты исследования. В наших опытах по изучению терморезистентности и СО₂-газообмена растений использовались растения в фазе трех-четырёх листьев, соответствующей взрослому прегенеративному состоянию (имматурное возрастное состояние):

- кукуруза (*Zea mais* L.);
- пшеница (*Triticum vulgare* L.);
- капуста белокочанная (*Brassica capitata* f. *alba*);
- капуста пекинская (*Br. pekinensis*);
- томат (*Lycopersicon esculentum* Mill.);
- огурец (*Cucumis sativus* L.);
- хлопчатник (*Gossypium hirsutum* L.);
- кислицник двупестичный (*Oxyria digyna*);

В качестве модельного растения при разработке многофакторной методики использовались кукуруза и огурец — растения, имеющие большой и быстро растущий ассимиляционный аппарат, высокую интенсивность ассимиляции и высокую положительную температуру холодового повреждения. (Известно, что наиболее трудным технологическим вопросом является поддержание низкой температуры при высоком свете и регулирование при этом влажности воздуха). Помимо этого, огурец является самой распространенной культурой защищенного грунта и изучение его эколого-физиологической характеристики способствует разработке методов управления климатом теплиц — процессом весьма энергоемким.

ТЕРМОРЕЗИСТЕНТНОСТЬ И ТЕМПЕРАТУРНАЯ СХЕМА РАСТЕНИЯ

Диапазон температур, действующих на растения в природе, достаточно широк и составляет около 125° — от -70 до 55°C . Отдельные виды способны выживать и при более низких и высоких температурах. Активная вегетация растений протекает в более узком диапазоне положительных температур, но и во время вегетации возможны колебания температур воздуха от -10 до 50°C . Однако их кратковременные воздействия не всегда губительны; устойчивость растений, как и другие свойства, формируется под влиянием системы факторов (Милторп, 1978; Урманцев, 1979), поэтому летальные температуры, неодинаковые для разных видов зависят от предшествующих и сопутствующих понижению температуры прочих условий (Руденко, 1950; Библь, 1965).

Значение отдельных факторов в формировании терморезистентности пока еще изучено слабо, но утверждается (Went, 1944), что наибольшее значение в жизни растений имеют изменения температуры. Роль этого фактора в формировании терморезистентности рассмотрена в ряде монографий (Максимов, 1952; Библь, 1965; Александров, 1975 и др.). Первые попытки определения зависимости длительности вегетации растений от температуры были сделаны еще Реомюром (цит. по: Баранникова, 1961), введшим понятие о сумме температур. Однако позже было принято во внимание, что существуют нижние и верхние температуры, за пределами которых процесс развития прекращается. Они были названы температурами физиологического нуля (Трифонов, Новиков, 1972); температуры ниже или выше физиологического нуля было предложено исключать при суммировании.

При агроклиматическом районировании широко применяется показатель суммы активных температур (Селянинов, 1930).

Наши исследования взаимосвязи терморезистентности активно вегетирующих растений и температуры среды проводились поэтапно. На первом этапе изучалась заморозкоустойчивость (1, 2, 6, 7). Исследования, выполненные преимущественно в искусственных условиях, показали, что в ходе заморозка растения могут быть как в переохлажденном состоянии, так и с льдообразованием в тканях. Гибель отдельных клеток и растений в ходе заморозка ввиду относительно малой его продолжительности возможна только при льдообразовании, однако и переохлаждение может сопровождаться повреждениями в последствии. Нами было экспериментально показано, что состояние переохлаждения особенно устойчиво при пониженной влажности воздуха и почвы (8, 9, 13). Степень повреждения заморозком в значительной степени определяется не величиной, а длительностью действия экстремальной температуры и скоростью ее понижения: при медленном охлаждении повреждающее действие заморозка меньше. Чем глубже переохлаждение тканей, предшествующее льдообразованию, тем выше степень их повреждения вследствие образования не только внеклеточного, но и внутриклеточного льда. Условия среды при подъеме температуры после заморозка имеют значение только при обратимых повреждениях. В этом случае степень повреждения выше при больших скоростях повышения температуры, интенсивности света и интенсивном движении воздуха (79).

Заморозки, даже не оставляющие внешних повреждений, оказывают значительное влияние на формирование урожая (15). У культур, хозяйственно-полезный урожай которых формируется за счет генеративных органов, не только средние, но и слабые заморозки в период цветения могут привести к полной его потере.

Исследование заморозкоустойчивости растений в зависимости от условий, предшествующих заморозку, показало их существенное влияние на этот показатель и позволило сделать следующие выводы:

— подразделить диапазон температур по влиянию на заморозкоустойчивость растений на три зоны (28): фоновую, закаливающую и повреждающую. Последствие фоновой зоны характеризуется стабильным уровнем заморозкоустойчивости растений. Последствие температур закаливающей зоны проявляется в повышении устойчивости — закаливании растений, эффект которого зависит от генотипа, интенсивности и продолжительности действия закаливающих температур в сочетании с другими факторами среды. Температуры повреждающей зоны приводят, в зависимости от продолжительности действия, к уменьшению устойчивости в последствии или непосредственному повреждению;

— при исследовании заморозкоустойчивости необходимо контролировать не только температуру, но и ряд прочих факторов среды, учитывать их взаимодействие и рассматривать систему растение — среда (19, 20, 21, 22, 78).

На втором этапе исследовалась устойчивость растений не только к низким, но и высоким температурам в соответствии с выдвинутой на основании результатов изучения заморозкоустойчивости и литературных данных зональной гипотезой действия температуры на активно вегетирующие растения (27, 31, 57, 59). Согласно гипотезе весь диапазон температур, действующих на растения, подразделяется по влиянию на терморезистентность на 5 зон: фоновую, закаливающие к холоду и теплу и повреждающие холодом и теплом (37, 42). Опыты показали, что зона фоновых температур характеризуется постоянным уровнем терморезистентности тканей. Действие более высоких или низких, нежели фоновые, температур инициирует закаливание, причем эффект закаливания возрастает по мере отклонения температур от фоновой зоны и достигает максимума при действии на предварительно закаленные растения температур, близких к повреждающим (59). При этом скорость снижения температуры не оказывает влияния на конечный эффект. При действии температур холодого закаливания в ряде случаев повышается и теплоустойчивость растений. Температуры теплового закаливания холодоустойчивости, как правило, не повышают (59).

Опыты показали разнокачественность действия температур разных зон на некоторые изученные нами физиологические показатели растений (Дроздов и соавт., 1984). Так, при действии температур зоны холодого закаливания повышается содержание водорастворимых белков, расширяется их изоэлектрическая зона, т. е. появляются белки с другими изоэлектрическими свойствами (шок-белки); рН тканей сдвигается в нейтральную сторону; снижается общее содержание воды и увеличивается количество наиболее прочно связанных водных фракций. Величина дыхательного коэффициента как в действии, так и в последствии близка к единице. Изменяются показатели CO_2 -газообмена.

Температуры зоны теплового закаливания приводят к увеличению содержания водорастворимых белков, границы их изоэлектрической зоны расширяются, но в меньшей степени, чем при холодого закаливания; рН тканей смещается в нейтральную сторону; незначительно изменяется общее содержание воды в тканях. Температуры этой зоны не вызывают изменения величины дыхательного коэффициента и разобщения процессов окисления и фосфорилирования.

Температуры зоны холодого повреждения снижают содержание водорастворимых белков и сужают их изоэлектри-

ческую зону; резко снижают оводненность тканей; рН тканей смещается в кислую сторону (но иногда остается на прежнем уровне); снижается величина дыхательного коэффициента. Наблюдается разобщение процессов окисления и фосфорилирования.

Температуры зоны теплового повреждения приводят к снижению содержания водорастворимых белков, уменьшению интенсивности газообмена и снижению дыхательного коэффициента, а также разобщению процессов окисления и фосфорилирования.

Влияние на терморезистентность растений света — фактора, наиболее тесно связанного в естественных условиях с температурой, зависит от зональной принадлежности сопутствующей ему температуры: усиливает отрицательное влияние повреждающих температур и в то же время повышает, до известных пределов, эффективность холодового закаливания (Балагурова, 1980). Дальнейшее повышение интенсивности света при холодной закалке сопровождается разрушением хлорофилла (Акимова и др., 1978).

Анализ многочисленных данных (Титов, 1978; Титов и соавт., 1980, 1981, 1982, 1983) позволяет считать, что главную роль в контроле над процессом адаптации растений принадлежит генетическому аппарату клетки и основные закономерности реакции организма на температуры зон закаливания могут быть описаны с позиций современных представлений о генетическом контроле внутриклеточного метаболизма растений. Молекулярно-генетический подход к исследованию формирования терморезистентности растений предполагает, что температурные градации разных зон могут варьировать в зависимости от видовой и сортовой принадлежности, фазы развития, предшествующих и сопутствующих условий. Последнее диктует необходимость использования методов системного анализа для исследования терморезистентности растений.

Определение температурных границ зон ряда видов и сортов растений позволило составить их температурные схемы (Рис. 3). На верхней шкале схемы наносятся температуры границ зон незакаленных растений, на нижней — предварительно закаленных. Как следует из рис. 3, практически все изученные виды и сорта поддаются, за редким исключением, холодовому и тепловому закаливанию.

ГРАНИЦЫ ТЕМПЕРАТУРНЫХ ЗОН И CO_2 -ГАЗООБМЕН РАСТЕНИЙ

Видимый фотосинтез. Результаты изучения температурной зависимости фотосинтеза нашли отражение в многочис-

ленных работах (Рабинович, 1959; Хит, 1972; Вегу, 1975; Заленский, 1977; Рубин, Гавриленко, 1977; Тарчевский, 1977; Bjorkman, 1981). Для большинства видов растений она описывается одновершинной кривой с максимумом в диапазоне 20—30°C. Уровень температуры, при которой наблюдается наивысшая скорость фотосинтеза, зависит от генотипа растения, фазы его развития, напряженности прочих факторов среды. Полное ингибирование этого процесса наблюдается, как правило, при температурах ниже 0° и выше 40—50°C. Следует различать прямое действие температуры на фотосинтез и ее последствие (Семихатова, 1960; Семихатова и др., 1962) (28).

Однако, несмотря на обилие работ по влиянию температуры на фотосинтез, до сих пор недостаточно ясна реакция этого показателя на температуры разных зон, так как в подавляющем большинстве случаев фотосинтез изучался без учета устойчивости растений. В опытах, проведенных с учетом температурной схемы растения (56) было показано, что последствие кратковременных отклонений температуры в пределы зоны закаливания выражается в усилении фотосинтеза относительно исходного, дозакалочного, уровня. Было установлено (56), что максимальная стимуляция видимого фотосинтеза наблюдается после 2—3-часового действия закаливающей температуры, а увеличение времени ее действия свыше 6 часов сопровождается снижением интенсивности видимого фотосинтеза относительно исходного уровня. При этом влияние длительности действия закаливающих к теплу температур проявляется в меньшей степени. При повреждающих температурах отмечается резкое ингибирование фотосинтеза в действии и последствии, причем степень подавления этого процесса в последствии определяется экспозицией повреждающей температуры (Рис. 4).

Формализация реакции газообмена на действие температур разных зон позволила получить переходные функции видимой ассимиляции углекислоты (Рис. 5): в фоновой зоне фотосинтез имеет устойчивый аperiodический характер, в закаливающих — устойчивый колебательный (что свидетельствует об активной перестройке метаболизма — см. Новосельцев, 1978), а в повреждающей — неустойчивый аperiodический.

Особенности динамики фотосинтеза в последствии температур разных зон позволили разработать методику определения температурных границ зон активно вегетирующих растений (56), основанную на определении относительного изменения видимого фотосинтеза в последствии ряда импульсов температуры в пределах от заведомо повреждающего нижнего до верхнего температурного уровней. Точки мини-

максов (Рис. 6) первой производной кривой последствия импульсов температуры на видимый фотосинтез соответствуют температурам границ фоновой зоны, а точки пересечения кривой с горизонталью, соответствующей исходному уровню фотосинтеза — границам зон повреждения.

Ночное дыхание. Исследованиями ряда авторов (Belehgedek, 1930; Джеймс, 1956; Семихатова, 1959, 1965, 1974; Рубин и др., 1967, 1974) показано, что зависимость дыхательного газообмена от температуры в общем сходна с установленной для фотосинтеза, но дыхание является более теплоустойчивым процессом (Семихатова, 1974). Литература о структурно-функциональных изменениях дыхательного аппарата при действии на растения экстремальных температур обширна (Jensen, 1960; Amin, 1969; Семихатова, 1974; Титова, 1977; Wilson, 1978), но ценность имеющихся данных снижается ввиду отсутствия возможности разграничения повреждающих и закаливающих эффектов температуры (59). Помимо этого, авторы не всегда дифференцируют действие и последствие указанного фактора, тогда как дыхательная реакция растений на закаливание и повреждающие температуры (Сычева и др., 1980а), равно как их реакция в период действия и в последствии (Семихатова, 1956; Сычева и др., 1980б) могут отличаться и качественно, и количественно.

Зависимость темнового поглощения кислорода от температуры может быть представлена в виде одновершинной кривой с максимумом в области температур теплового закаливания, причем последствие температур разных зон различно (66). В фоновой зоне дыхание пропорционально температуре (Рис. 7), последствие не проявляется и величина дыхательного коэффициента (ДК) остается близкой к 1. В последствии температур зоны холодого закаливания дыхательная активность резко возрастает и ДК длительное время, до 3—5 суток, превышает 1. В последствии температур, закаливающих к теплу, дыхание возвращается к исходному уровню на вторые-третьи сутки. Температуры холодого и теплового повреждения подавляют дыхательную активность и в действии, и в последствии (81).

Результаты наших исследований свидетельствуют о различном влиянии температур разных зон в пределах толерантного диапазона на темновое дыхание растений. В случае закалки происходит перестройка дыхательного процесса, направленная на повышение устойчивости. Обратный процесс также сопровождается трансформацией дыхания. Повреждающие, находящиеся за пределами толерантного диапазона, температуры вызывают нарушения дыхания, поддающиеся восстановлению только в случае кратковременности действия. Опыты подтвердили мнение о необходимости диффе-

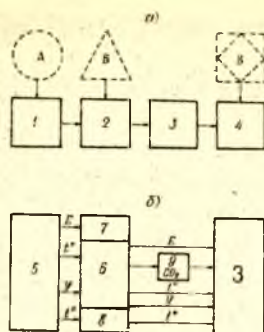


Рис.1. Схема активного многофакторного эксперимента - а и имитационного блока - б.

А- методика выращивания материала, Б- план эксперимента, В- пакет программы "Модель", 1- камера искусственного климата, 2- имитационный блок, 3- цифровой измерительный комплекс, 4- ЭВМ, 5- схема регулирования, 6- герметичный шкаф, 7- осветительное устройство, 8- корневой термостат, 9- газоанализатор. t, φ, E - регулируемые факторы.

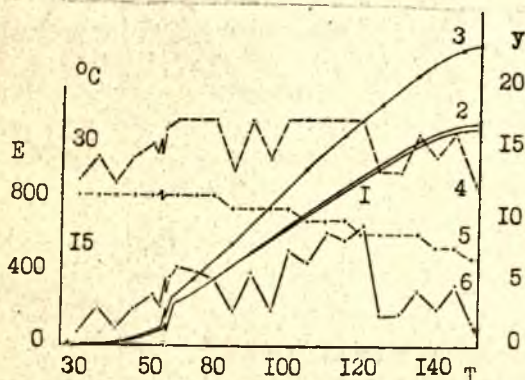
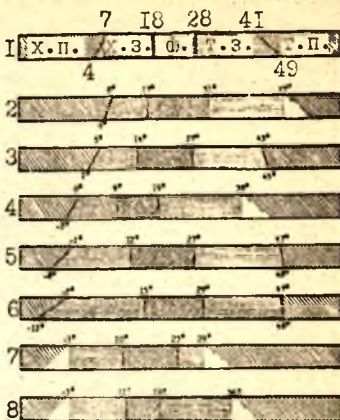


Рис.2. Интегральный урожай огурца (Y , кг/м²) в зависимости от возраста (T , сут). 1- фактический, 2- предсказанный по модели, 3- оптимальный по модели. 4- оптимальная температура днем, 5- то же ночью, 6- временной ход суточных сумм радиации (E , кал/сут).

Рис.3. Температурные схемы растений. 1- огурец, с.Алма-Атинский I; 2- кукуруза, гибрид Днестровский 185; 3- томат с.Московский осенний; 4- картофель, с. Берлихинген; 5- яровая пшеница, с.Якутянка; 6- озимая пшеница с.Мироновская 808; 7- капуста с.Белорусская 455; 8- овсяница луговая, с.Карельская. (59).



Зоны: ф.-фондовая, х.з.-холодового закалывания, х.п.-холодового повреждения, т.з.-теплового закалывания и т.п.-теплового повреждения. Верхний ряд- незакаленные растения, нижний- закаленные.

Рис.4. Последствие фоновой и закалывающих к холоду (х.з.) и теплу (т.з.) температур на видимый фотосинтез (Ф, отн. ед.) огурца с.Алма-Атинский I в зависимости от длительности их действия (ч).

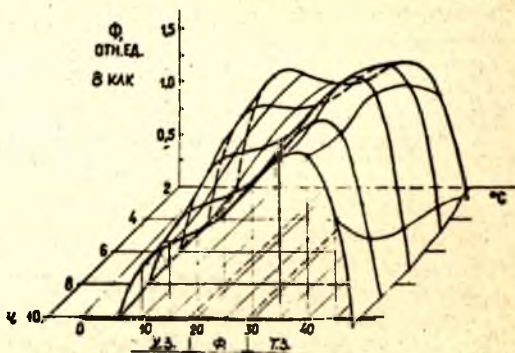


Рис.5. Переходные функции видимой ассимиляции углекислоты огурцом с. Алма-Атинский I (ПФ, отн.ед.) в зависимости от температуры воздействия ($^{\circ}\text{C}$). А- длительность воздействия, ч; В- период последствия.

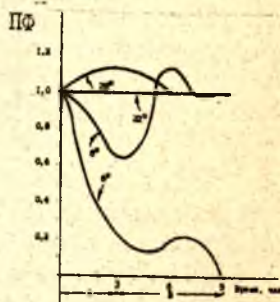


Рис. 6. Последействие 2-часовых импульсов температуры ($^{\circ}\text{C}$) на видимый фотосинтез (Φ) огурца с. Алма-Атинский I и капусты Пекинской (А и Б соответственно). Точки минимумов а-а' - границы фонового зон; точки б-б' - границы зон закалывания.

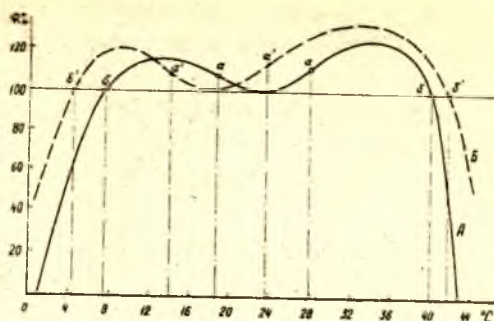


Рис. 7. Действие и последействие температур разных зон ($^{\circ}\text{C}$) на интенсивность темнового дыхания (Д, % относительно 22°C) огурца с. Алма-Атинский I. ч - время.

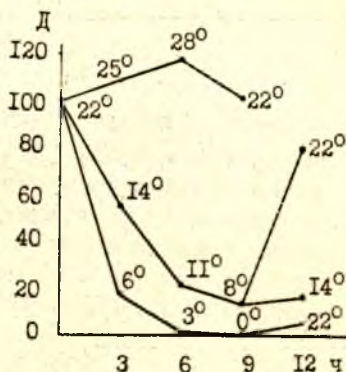


Рис. 8. Кривые видимого фотосинтеза (Φ , отн. ед.) огурца с. Алма-Атинский I в зависимости от температуры дня и освещенности (клк): 1 - полностью адаптированного к температуре дня, 2 - адаптированных к температурам ночи 15 и 30°C , 3 - частично адаптированного к температуре дня растения. Тс - температура оптимальная для всего растения. Тс - температура оптимальная для внутренней структуры.

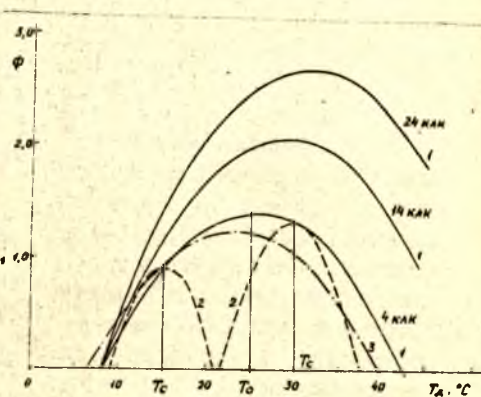


Рис.9. Влияние температуры дня ($T_d, ^\circ\text{C}$) на видимый фотосинтез (Φ , отн.ед.) огурца с.Алма-Атинский I в последствии температур ночи ($T_n, ^\circ\text{C}$).

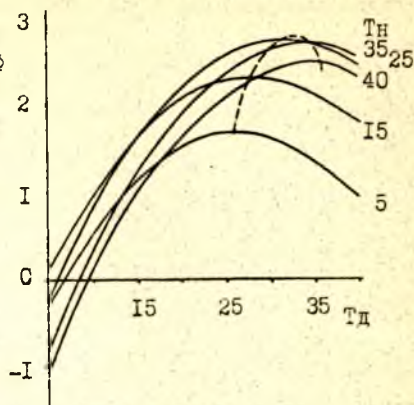


Рис.10. Величина и знак температурного градиента ($TT, ^\circ\text{C}$) день-ночь максимума видимого фотосинтеза огурца с.Алма-Атинский I в зависимости от температуры ночи ($T_n, ^\circ\text{C}$) и освещенности 24(1), 14(2) и 4(3) клк.

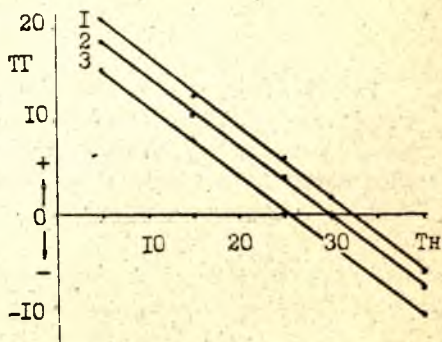


Рис.11. Влияние температуры ночи ($^\circ\text{C}$) на интенсивность видимого фотосинтеза (A , отн.ед.)-1, ночное дыхание (D , отн.ед.)-2 и суточный баланс углекислоты -3 при температуре дня 25°C огурца с.Алма-Атинский I. а- максимум фотосинтеза, б- суточного баланса углекислоты.

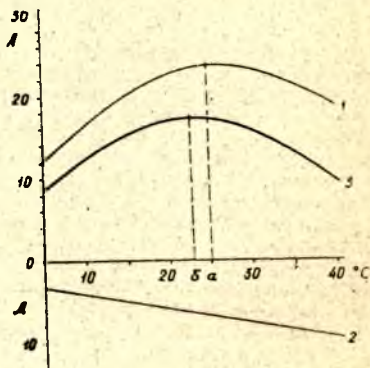


Рис. 12. Построенные по модели кривые дневного хода фотосинтеза в последствии разных температур ночи при изменении температуры дня (T_d) в пределах 15-35-15°C и освещенности- 4-14-24-14-4 клк.

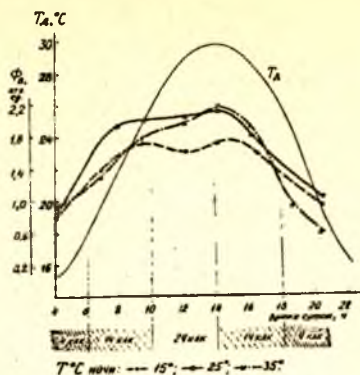


Рис. 13. Температуры дня (T_d) и ночи (T_n) максимумов и областей оптимумов фотосинтеза при термопериодах 8(c, c'), 12(d, d') и 16(e, e') ч интактных растений огурца с. Алма-Атинский I. А, Б, В-режимы, рекомендуемые практикой овощеводства.

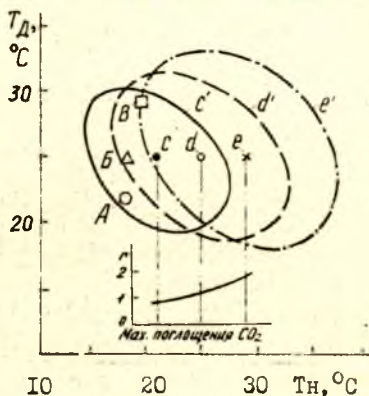


Рис. 14. Температуры максимумов и областей оптимумов ночного дыхания интактного растения огурца с. Алма-Атинский I. Обозначения- см. рис. 13.

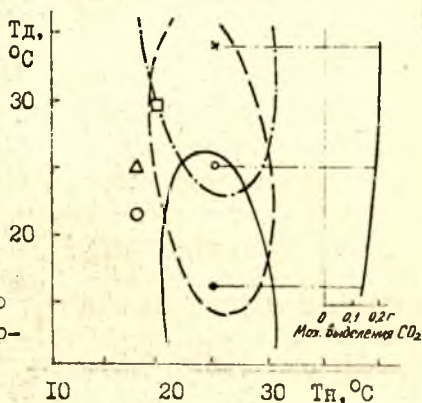


Рис.15. Температуры максимумов баланса CO_2 -газообмена интактного растения огурца с.Алма-Атинский I. Обозначения - см. рис.13 и в тексте.

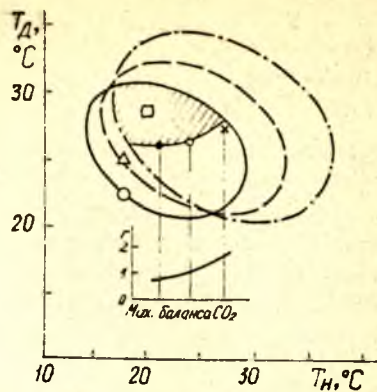


Рис.16. Температуры максимумов и областей оптимумов накопления биомассы интактным растением огурца с.Алма-Атинский I. Обозначения- см.рис.13.

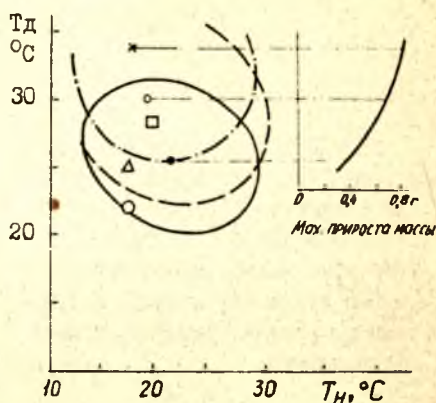


Рис.17. Численные значения экстремумов коэффициентов преобразования ассимилированной углекислоты в сухое вещество растения (Кэ) при фотопериодах: 1- 12, 2- 8 и 3- 16 ч. Для 12 ч приведены изоплеты и значения максимума (М) и минимума (Н) Кэ. Остальные обозначения- см.рис.13.

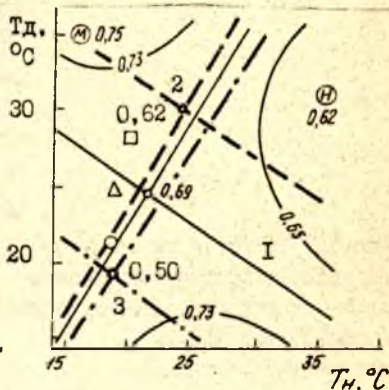


Рис.18. Взаимосвязь расходов на регулирование (X_1) и прироста продуктивности (X_2). K_1, K_2 — коэффициенты перевода показателей в сопоставимые единицы. I — точка оптимального регулирования. П — точка максимума продуктивности. Остальные пояснения в тексте.

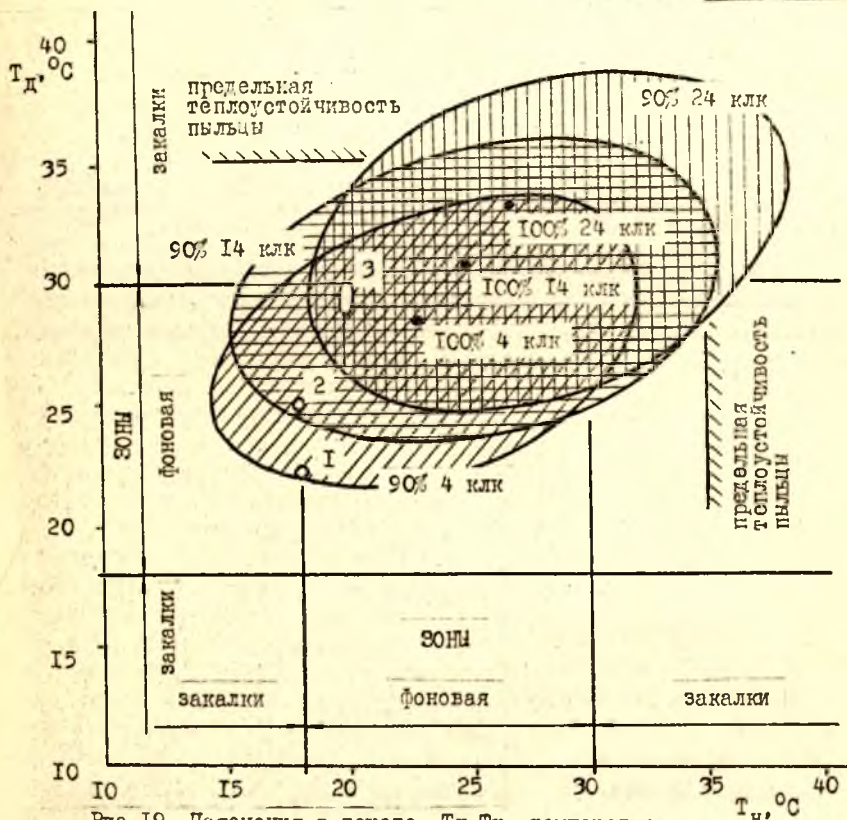
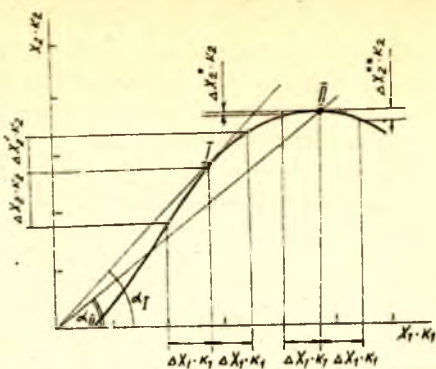


Рис.19. Пояснения в тексте. T_d, T_n — температуры дня и ночи. Температура почвы 21°C .

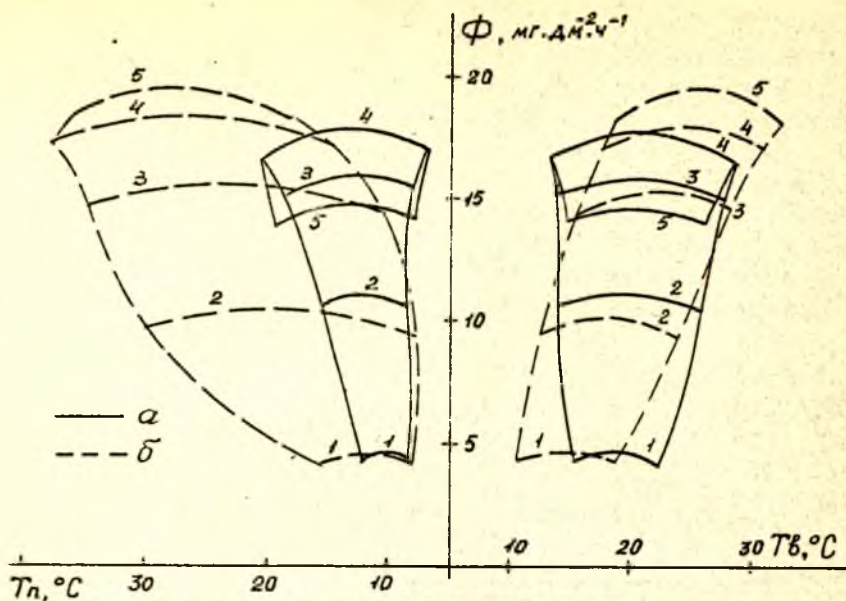
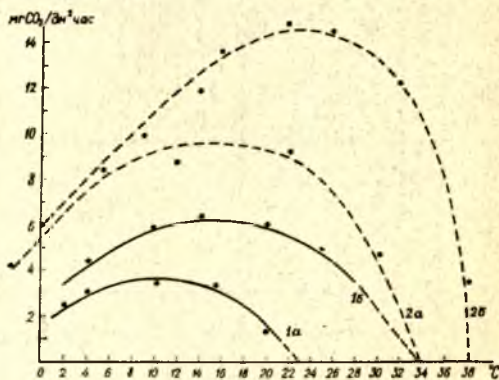


Рис.20. Температуры воздуха (T_b) и почвы (T_n) и интенсивность видимого фотосинтеза (Φ) 90% области оптимума рассады капусты белокочанной с.Номер первый (а) и Слава грибовская (б) при освещенности, клк: 1- 5, 2- 15, 3- 25, 4- 35 и 5- 45.

Рис.21. Температурные кривые видимого фотосинтеза кисличника при 10(а) и 30(б) клк. 1- интактные растения; 2- отделенные листья.



ренцировки действия и последствия температуры (Семихатова, 1956), поскольку характер дыхательной реакции в действии и последствии качественно различен.

Условия термо-фотопериода и CO_2 -газообмен. Исследования влияния суточного хода освещенности и температуры на газообмен проводилось на модельном растении — огурце с. Алма-Атинский 1. На первом этапе исследовалась взаимосвязь видимого фотосинтеза и температуры в условиях освещенностей от минимально-достаточной для роста (4 клк) до насыщающей (24 клк) в температурном диапазоне всех пяти зон от 5 до 40°C (38). Опыты показали, что у адаптированных к условиям выращивания растений (освещенность 12 клк, температура 25—27°C) с увеличением освещенности температура, соответствующая максимуму фотосинтеза (фоновая зона), повышается с 22,5° при 4 клк до 32,5° при 24 клк (Рис. 8).

На втором этапе определялась интенсивность видимого фотосинтеза в зависимости от уровня освещенности и температур дня и ночи при постоянном фотопериоде 12 ч. Опыты показали, что по мере повышения температуры дня максимум видимого фотосинтеза смещается в сторону повышения ночных температур (Рис. 9). Повышение интенсивности света имело следствием не только увеличение уровня видимого фотосинтеза, но и расширение диапазона температур, обеспечивающих положительный баланс газообмена. Интенсивность видимого фотосинтеза в зависимости от температуры дня описывается одновершинной кривой, высота и положение максимума которой на температурной шкале зависит от температурного градиента день — ночь. Последствие ночных повреждающих температур по сравнению с температурами фоновой зоны проявляется в резком снижении уровня фотосинтеза. Компенсационный пункт в области низких температур смещается в сторону повышения температуры и значительно снижается в диапазоне ее высоких значений, что приводит к сужению температурного диапазона положительного газообмена. Максимум видимого фотосинтеза достигается при превышении дневных температур относительно ночных. Эта тенденция наблюдается и в последствии низких закаливающих температур, но с той разницей, что нижний компенсационный пункт опускается до минимального значения, а видимый фотосинтез имеет более высокий уровень. В последствии ночных температур фоновой зоны отмечается повышение уровня газообмена и самый широкий (по температурам дня) положительный диапазон. В последствии температуры ночи, соответствующей началу зоны теплового закаливания, отмечается абсолютный максимум видимого фотосинтеза, но в условиях пониженной освещенности для его достижения уже необходим отрицательный градиент температур

день — ночь. Дальнейшее повышение температур ночи сопровождается снижением видимого фотосинтеза.

Таким образом, величина и знак температурного градиента, соответствующего максимуму видимого фотосинтеза, зависят от температуры ночи и температуры и освещенности днем (рис. 10). При этом последствие ночных температур проявляется при их действии перед рассветом не более 3-х часов (38). Последнее обстоятельство подчеркивает решающее влияние предрассветных понижений температуры, особенно в континентальных районах, на дневной ход ассимиляции углекислоты и в связи с тенденцией сокращения энергозатрат учитывается в практическом овощеводстве (Challa, 1976).

Интенсивность ночного дыхания в изученном диапазоне близка к прямо пропорциональной температуре ночи (рис. 11). Поскольку суточный баланс газообмена определяется суммой ассимиляции и диссимиляции углекислоты, т. е. суммой одновершинной кривой и прямой линии с обратным знаком, помноженных на соответствующее время, их сложение вызывает сдвиг максимума баланса CO_2 в сторону понижения температуры дня (в наших опытах при фотопериоде 12 ч на 3°C).

Последствием ночных температур можно объяснить, не исключая и других причин, «двухвершинность» и «одновершинность» дневного хода фотосинтеза интактных растений. Построенные на основании данных опыта (59) кривые видимого фотосинтеза для условно-естественного хода температуры и освещенности в зависимости от сочетаний факторов дня и ночи могут быть и одно- и двухвершинными (рис. 12). Аналогичные кривые были получены при экспериментальной проверке в фитотроне.

ТЕРМОРЕЗИСТЕНТНОСТЬ, CO₂-ГАЗООБМЕН И ПРОДУКТИВНОСТЬ

В естественных условиях и защищенном грунте дневные температуры могут подниматься до уровня закаливающих к теплу, а ночные опускаться до закаливающих к холоду. Исследование влияния условий термо-фотопериода с температурами дня и ночи от закаливающих к холоду — 15° до закаливающих к теплу — 35° проводилось при постоянном уровне освещенности 20 клк. Фотопериод в опытах варьировался в пределах 8—16 ч. Опыты проводили по трехуровневому плану Хартли, содержащему 11 ступеней (66).

Видимый фотосинтез. Анализ модели, полученной на основании обработки результатов опыта показал, что с увеличением фотопериода (соответственно — и дозы облучения) наблюдается смещение максимума в сторону повышения температуры ночи с 21° до 28° при 16 ч и прогрессирующий рост

его абсолютного значения при одинаковой для всех термопериодов температуре дня 25°C. Аналогично сдвигается и несколько расширяется область 90% оптимума (Лархер, 1978), не выходя фактически за пределы фоновой зоны по температурам дня и смещаясь в закаливающую к теплу зону по температурам ночи (рис. 13). Результаты опыта подтвердили установленную ранее закономерность (38) взаимосвязи температур дня, ночи и освещенности по их влиянию на фотосинтез.

Ночное дыхание. Исследование влияния условий термофотопериода на ночное выделение CO₂ интактными растениями (рис. 14) показало, что суммарное количество выделенной углекислоты на ночь примерно одинаково в последствии фотопериодов от 12 до 16 ч и только при фотопериоде 8 ч несколько ниже. Точка максимума выделения углекислоты соответствует температуре ночи 25°C и смещается от 16 до 34° по температурам предшествующего дня при увеличении фотопериода от 8 до 16 ч. 90% область располагается в пределах фоновой зоны по температурам ночи и выходит за ее пределы по температурам дня. Опыты подтвердили установленную ранее (Мурей, 1976) тесную взаимосвязь видимого фотосинтеза и ночного дыхания, проявляющуюся в том, что увеличение фотопериода при ненасыщающем уровне освещенности и суммарного поглощения углекислоты не сопровождается увеличением ночного выделения CO₂.

Суточный баланс CO₂ и прирост биомассы. Ночное выделение углекислоты (рис. 14) почти на порядок ниже дневного поглощения, поэтому его влияние проявляется в незначительном, на 1—3°C, в условиях опыта, смещении точек максимума и границ областей 90% оптимумов для разных фотопериодов относительно таковых для поглощения (рис. 15). Максимальные значения баланса прогрессивно возрастают с увеличением фотопериода.

Иную, нежели баланс CO₂, зависимость от условий среды имеет прирост массы (без разделения на структурные и запасные вещества) (рис. 16). Если при фотопериоде 8 ч границы областей оптимумов и температуры точек максимумов этих показателей совпадают, то с увеличением фотопериода максимум прироста массы смещается в сторону повышения температуры дня до закаливающего уровня (30° при фотопериоде 12 ч и 34°C при 16 ч) и снижения температуры ночи с 21° до 18°C. Соответственно сдвигаются и границы областей оптимумов, однако их нижние температуры не выходят за пределы фоновой зоны по температурам дня, а верхние — по температурам ночи.

Совместное рассмотрение областей оптимумов баланса газообмена и прироста массы позволяет выделить диапазон

температур, равно благоприятный для этих процессов при всех термопериодах (заштрихованный участок на рис. 15). Это температуры дня в пределах 26—30° и ночи от 16 до 27°C, относящиеся к фоновой зоне.

Границы температурных зон и эффективность преобразования ассимилированной углекислоты в сухое вещество. Если предположить, что конечным продуктом фотосинтеза и источником выделяющейся при дыхании углекислоты является углевод, то коэффициент эффективности перехода поглощенной углекислоты в биомассу ($K_э$) будет равен 0,64. Однако жизнедеятельность растений обеспечивается синтезом и более энергоемких, нежели углеводы, веществ. При этом и газообмен, и обменные, и ростовые процессы зависят от условий среды и меняются в онтогенезе, из чего следует, что $K_э$ не может быть величиной постоянной. Поскольку температуры разных зон существенно влияют на интенсивность и направленность метаболизма растений (59), а изучение фотосинтеза и дыхания позволило сделать выводы о существенном зональном влиянии температуры на эти процессы, мы пришли к необходимости исследования закономерностей взаимосвязи накопления сухого вещества с количеством ассимилированной углекислоты в зональном аспекте.

Реализация многофакторного эксперимента, в котором варьировались температуры дня и ночи на уровнях средних значений зон холодого и теплого закаливания и фоновой (15, 25 и 35°C) и фотопериод, с растением огурца (66), позволила оценить зависимость $K_э$ от условий термо-фотопериода. Опыты показали, что $K_э$ определяется соотношением продолжительности действия температур дня и ночи и это обстоятельство, по нашему мнению, является одной из причин разброса значений $K_э$, приводимых в литературе (Боковая, 1971; Коржева, 1975, 1984; Гуляев и др., 1982; Hansen, Jensen, 1977; McGree, Kresovich, 1978 и др.).

Поверхность значений $K_э$ в координатах температур дня и ночи имеет седловидную форму. От точки экстремума (рис. 17), положение которой в температурных координатах определяется фотопериодом, $K_э$ повышается при повышении и понижении температур дня до закалывающих уровней и понижается в направлении повышения и понижения температур ночи до закалывающих уровней. При варьировании фотопериода в пределах от 8 до 16 ч экстремум $K_э$ не выходит за пределы температур фоновой зоны, имеет максимальное значение при фотопериоде 12 ч — 0,69 и минимальное — при фотопериоде 16 ч — 0,50. Точкам максимумов накопления биомассы при фотопериодах 8, 12 и 16 ч соответствует $K_э = 0,62, 0,70$ и $0,61$. Эти данные согласуются с результатами исследований указанных выше авторов и, вместе с тем, иллюстри-

руют необходимость учета комплекса условий среды при определении Кэ.

Баланс CO_2 -газообмена и продуктивность. Близкий к максимальному уровень суточного баланса ассимиляции углекислоты может быть достигнут в широком диапазоне варьирования температур дня и ночи (39, 40, 43, 48, 49, 50), однако максимум накопления биомассы наблюдается при нескольких иных условиях (рис. 15 и 16). Поскольку температурный режим влияет не только на формирование биологической продуктивности, но и на морфогенез и генезис растений (Росс, 1975; Тооминг, 1977; Заленский, 1980), следует ожидать, что для формирования урожая необходимы несколько иные, нежели для накопления биомассы, температурные условия.

Изучение влияния различных термопериодов и температурных градиентов день — ночь в пределах области оптимума газообмена (53, 65, 69) позволило установить существенное влияние температуры на качество рассады (табл. 2) и урожай (табл. 3). Опыты показали, что определенные исследователями-овощеводами температурные режимы обеспечивают наиболее благоприятное соотношение между биологической и хозяйственной продуктивностью (Ващенко, 1974). Эти температуры находятся в пределах 90% области оптимума CO_2 -газообмена и относятся к низкотемпературной ее части (рис. 16). Последнее позволяет надеяться, что моделирование интенсивности CO_2 -газообмена с целью оптимизации позволит вести поиск наиболее экономичных условий выращивания урожая с существенно меньшими, нежели при традиционных исследованиях, затратами.

СТАТИСТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ CO_2 -ГАЗООБМЕНА И ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕНОТИПА

Регрессионные модели интенсивности газообмена растений являются результатом целенаправленной обработки опытных данных. Они не содержат непосредственной информации о внутренних процессах, определяющих реакцию организма на конкретные условия. Опираясь на подобными моделями, мы представляем растение как «черный ящик», определенным образом реагирующий за счет происходящих в нем неизвестных нам событий на сумму воздействий факторов среды. Поэтому регрессионные уравнения связи можно рассматривать как модели взаимосвязи организма и среды, как эколого-физиологические характеристики, не рассматривающие причины формирования «отклика» организма в тех или иных условиях, но весьма удобные для изучения реакции растения на комплексное действие среды и позволяющие оп-

Таблица 2

Влияние температуры на рост рассады огурца
с. Алма-Атинский I до фазы 2—3 настоящих листьев.
Фотопериод 12 ч, освещенность 6 клк

Температура выращива- ния, день/ночь, °С	Продолжи- тельность опыта, сутки	Сухая масса, г		Отношение надземной к подземн.	Площадь настоящих листьев, см ²
		над- земная	под- земная		
15/21	23	0,139	0,037	3,7	60,8
22/18+	17	0,183	0,030	6,1	101,9
25/25	14	0,157	0,011	14,0	120,9
35/30	9	0,028	0,004	7,0	5,3

+ — рекомендуемый руководствами (Ващенко, 1974) режим.

Таблица 3

Влияние температуры выращивания в рассадный период на урожай огурца
с. Алма-Атинский I в пленочной необогреваемой теплице

Температура выращива- ния рассады, день/ночь, °С	Сумма температур, °С		Урожай		Период пло- доношения до конца опыта, сут.
	до цве- тения	до пло- доношения	кг/сутки	кг/м ²	
15/21	938	1044	0,115	5,3	46
22/18	837	1111	0,133	5,3	40
25/25	856	1185	0,196	6,86	35
35/30	1046	1261	0,137	5,6	41

ределить оптимальные условия по желаемому показателю. Мы применили статистическое моделирование для количественной оценки оптимума, выяснения роли термопериода и температурного градиента в жизни растений, для оценки условий экологической ниши растений дикой флоры.

Количественная характеристика оптимума. В литературе нет однозначного критерия границ оптимума продуктивности растений как по совокупности, так и по отдельным экологическим факторам. В физиологии растений принято характеризовать действие отдельных факторов с помощью так называемых кардинальных точек. Однако в реальных условиях их положение в системе координат по любому фактору зависит от уровня прочих факторов. Поэтому можно указать комбинацию сочетаний уровней напряженностей факторов среды, обеспечивающую наибольшую скорость какого-либо процесса, но просто оптимальную интенсивность света или температуру назвать нельзя (Хит, 1972).

В качестве классического примера кривой с кардинальными точками можно привести температурную кривую фотосинтеза.

Поскольку в естественных (да и экспериментальных) условиях происходят непрерывные колебания условий среды, уровни, соответствующие кардинальной точке оптимума этого процесса, наблюдаются в отдельные непредсказуемые моменты времени. Поэтому Лархер с соавт. (1969, 1978) предложили считать оптимальной область температур, при которых нетто-фотосинтез достигает более 90% максимальной величины, но отметили при этом, что 90% область уже, чем оптимальный интервал температур для активности фотосинтетически важных ферментов вследствие усиления дыхания при повышении температуры.

Известно, что физиологический, экологический и фитонотический оптимумы не совпадают (Kreeb, 1974; Федоров, Гильманов, 1980), но аналитические исследования оптимума, основанные на балансовых расчетах, представляют определенные трудности, поскольку предполагают наличие полной информации об основных звеньях, ингибирующих фотосинтез и количественную оценку их влияния. Поэтому нами была предпринята попытка определения оптимальности условий среды в защищенном грунте с оценкой затрат и продуктивности растений посредством единого эквивалента — в единицах стоимости (32, 33). Взаимосвязь фотосинтеза растений с условиями среды при этом определялась в многофакторном планируемом эксперименте и соответствующие зависимости были получены в результате анализа регрессионной модели.

Опыты и расчеты показали, что по мере приближения к максимуму продуктивности прирост энергозатрат на регулирование не компенсируется приростом урожая и наиболее экономичным является режим выращивания, при котором энергозатраты на выращивание относятся к приросту продукции (в эквивалентных единицах) как 1:1 (рис. 18). Это условие соблюдается при уровне продуктивности 65—80% от максимально возможной. Снижение общих энергозатрат на производство единицы продукта на оптимальном уровне достигает 40—60%. Принцип оптимального соотношения энергозатрат и продуктивности подтверждается расчетами (Чмора, 1985) и в естественных условиях конкуренции находит отражение в смещении экологического оптимума относительного физиологического.

Определенная по энергозатратам характеристика оптимума трудно применима в практике исследований вследствие сложности перевода затрат и продуктивности, особенно в естественных условиях, в эквивалентные единицы. Исходя из

этого, мы приняли в своих работах предложенный Лархером 90% критерий оптимальности.

Сопоставление границ 90% области оптимума с фоновой зоной показало их совпадение у ряда видов (47, 48, 51, 52, 54, 68, 72, 73). Последнее позволяет перейти от условных границ области оптимума к обоснованному с позиций терморезистентности показателю: диапазон температур оптимума ассимиляции углекислоты соответствует фоновой зоне, определенной по признаку терморезистентности растений.

В качестве примера приводим температурную характеристику области 90% оптимума CO_2 -баланса огурца с. Алма-Атинский 1 (рис. 19). При освещенности около 10 клк от 18 до 28° для этого сорта являются фоновыми, от 7 до 17 — закаливающими к холоду, от 28 до 47°C — закаливающими к теплу, ниже 7° и выше 47°C — повреждающими (59). При выращивании огурца в зимних теплицах с досвечиванием (Ващенко, 1974) рекомендуется поддерживать температуру днем 22°, ночью — 18°. Этот режим соответствует фоновой зоне по показателю терморезистентности и наиболее низкотемпературной части 90% области оптимума газообмена (38) для низкого уровня освещенности. В весенний период условия освещенности улучшаются. Практические руководства рекомендуют с началом плодоношения поднимать дневную температуру до 25°C, что также соответствует наиболее «холодной» части области оптимума, но уже для более высокого уровня освещенности. При массовом плодоношении и максимальном свете в летний период — до 28—30° и 20° — ночью. Пример иллюстрирует не только взаимосвязь показателя терморезистентности с оптимумом CO_2 -газообмена, но и важное значение этих показателей для экологической характеристики не только вида, но и сорта (74, 75).

Термопериод. Вент (Went, 1944) одним из первых уделил большое внимание действию переменного суточного температурного режима на растения. Он обнаружил, что переменные температуры более эффективны для роста, чем постоянные, а оптимальные условия наблюдаются при температурах дня, превышающих температуры ночи. Однако ряд исследователей привел противоречащие выводам Вента результаты (Dale, 1964; Longuenesse, 1978), а Вассинк (по: Wellensik, 1957) вообще высказал мнение о бесполезности понятия «термопериод». Но по мнению Френда (Friend, 1976), эти разногласия связаны с произвольным выбором температурных режимов. Растения существуют в термопериодической (за редкими исключениями) среде, и действие термопериодизма несомненно сказывается на их жизнедеятельности.

Мы исследовали влияние фототермопериода многофакторным методом по плану второго порядка B_4 , близкому к Д-

оптимальному (Голикова и др., 1974) (38) в пределах температур всех пяти зон и освещенностей от минимально-достаточной до насыщающей. Для четырех факторов этот план содержит 24 ступени — варианта опытов. При трехкратной повторности было проведено 72 опыта длительностью 1 сут каждый. Реакция растений учитывалась по среднему уровню интенсивности видимого фотосинтеза после его выхода на стационарный уровень после начала фотопериода и по среднему уровню дыхания во время действия температуры почв.

Результаты анализа модели приведены выше, на стр. 21. Здесь же мы подчеркиваем, что анализ регрессионной модели позволил установить закономерности влияния температуры среды на показатели газообмена и биологической продуктивности (66). В опытах ряда авторов оптимальность термопериода определялась не по газообмену, а по биометрическим показателям, известным образом связанным с биологической продуктивностью (Ulrich, 1952; Hissey, 1965; Friend, Nelson, 1976). Мы полагаем, что к числу подобных показателей экологической характеристики растения можно отнести и результаты оптимизации многофакторных регрессионных моделей (75, 77) CO_2 -газообмена.

Вертикальный температурный градиент воздух — почва.

В литературе нет единого мнения о значении температурного градиента воздух — почва для жизнедеятельности растений (Радченко, 1966). Даже для такой распространенной культуры, как рассада капусты белокочанной, приводятся противоречивые данные (Радченко, 1966; Михайлова, 1954; Лубнин, 1973 и др.).

Исследуя температурные характеристики сортов капусты белокочанной, районированной в Карелии (42), мы установили, что температуры от 9—11 до 22—23°C являются фоновыми, ниже указанных и до -3° — закаливающими к холоду, выше указанных до 28—32° — закаливающими к теплу. В многофакторном эксперименте, который проводился по трехуровневому плану Бокса-Бенкина, варьировались три фактора: температуры воздуха и почвы и освещенность.

В результате обработки опытных данных были получены модели и построены графики температурных границ областей оптимума фотосинтеза капусты белокочанной (53).

Модели показали существенные различия рассады сортов, районированных в одной зоне, по реакции на температурный градиент (рис. 20). У с. Номер первый область оптимума расширяется по мере повышения освещенности до насыщающего уровня — 35 клк — как в сторону повышения, так и понижения температуры воздуха с незначительным отклонением по температуре почвы. Дальнейшее повышение освещенности сопровождается снижением уровня видимого

фотосинтеза, являющимся следствием комплексного действия факторов и не наблюдаемым в однофакторных экспериментах. Оптимальными для этого сорта являются температуры воздуха в пределах от 12,5 до 27,5°C и почвы — от 7,0 до 21,5°. Сорт Слава грибовская при низком уровне освещенности оказался более холодоустойчивым, нежели с. Номер первый, но по мере повышения освещенности у него происходило быстрое смещение максимума фотосинтеза в сторону повышения температуры, особенно — почвы, и расширение области оптимума. При освещенности 25 клк эта область охватывает диапазон от 13,5 до 28,5° по температуре воздуха и от 9 до 36° — по температуре почвы. Дальнейшее повышение освещенности сопровождается незначительным сужением области оптимума (рис. 20), но световое насыщение при максимальной освещенности 45 клк не наблюдалось. Таким образом, оба сорта очень близки по реакции видимого фотосинтеза на температуру воздуха, но значительно различаются по требованиям к освещенности и температуре почвы.

Своеобразной оказалась температурная характеристика капусты с. Белорусская. Наивысший уровень фотосинтеза у этого сорта во всем диапазоне освещенностей опыта наблюдался при температурах почвы, соответствующих крайним фоновой зоны: от 6 до 16 и от 24 до 33°. Температуры, соответствующие средней части фоновой зоны, оказались менее благоприятными. Вегетационные опыты с регулированием температуры почвы (42) показали, что с повышением температуры высота и масса рассады возрастает, но наибольшее соотношение сухой массы к сырой соответствует температуре почвы 10—15°, несколько ниже при 5—10° и существенно ниже при температурах почвы выше 15°. Урожай и средний вес кочана были наибольшими при выращивании рассады на грунте с температурой 10—15°C. Не исключается, что эти сортовые и биологические особенности капусты белокочанной и явились причиной противоречивости результатов исследований указанных авторов.

Аналогичные опыты с яровой пшеницей экстенсивного и интенсивного сортов (77) позволили определить их требования к температурам воздуха и почвы. Опыты не выявили преимуществ интенсивного сорта в фазе трех листьев по показателю видимого фотосинтеза, чем и подтвердили полученные ранее данные (Кумаков, 1985), но позволили установить, что он имеет максимум видимого фотосинтеза при более низких температурах почвы.

Опыты с хлопчатником (73) показали, что высокопродуктивный сорт — радиационный мутант АН 402 — отличается от промышленного сорта Ташкент 1 расширенной в сторону понижения температуры областью оптимума CO₂-газообмена,

особенно по температуре почвы. Температурный режим в полевых условиях на начальных этапах вегетации (Муминов, 1970) более благоприятен для мутанта АН 402, нежели для сорта Ташкент 1. Соответствие температурной характеристики мутанта полевым температурам обеспечивает его более высокую продуктивность.

Оптимальные условия фотосинтеза отделенного листа и интактного растения. Концепция максимальной продуктивности (Тооминг, 1977) включает понятие адаптации, согласно которому газообмен вида должен стремиться к максимально возможному уровню в конкретных условиях среды. Наибольший интерес в этом плане представляют растения крайнего Севера. Существует мнение (Ледяйкина, Герасименко, 1983), что низкие температуры тундрового пояса сильно ограничивают фотосинтез растений, поскольку оптимум последнего составляет 15—25°C. Однако фотосинтез является одной из частных функций растительного организма и можно ожидать, что по более интегральному показателю, CO₂-газообмену интактного растения, жизнедеятельность вида осуществляется в большем соответствии с условиями среды обитания.

Сравнительное исследование температурной зависимости CO₂-газообмена отделенного листа и интактного растения достаточно хорошо изученного и широко распространенного в тундровом поясе Хибин кисличника двухпестичного (48, 63, 65) показало, что максимальное значение газообмена листа выше, чем целого растения, что связано с большим вкладом дыхательной компоненты на уровне целого растения (Billings et al., 1977). Оптимум газообмена отделенного листа наблюдается, в зависимости от освещенности, в пределах температур 16—23°C. Температурный максимум интактного растения (рис. 21) резко смещен от такового для листьев в сторону понижения температуры, и в тех же условиях освещенности он наблюдается при 11—15°, а области оптимума соответствует диапазон температур от 6 до 24°. Сопоставление этого интервала температур с климатической характеристикой периода активной вегетации растений в Хибинах (Медведев, 1955) свидетельствует о том, что кисличник в течение всей вегетации находится в оптимальных для ассимиляционной деятельности условиях.

Регрессионные уравнения связи как эколого-физиологические характеристики сорта (вида). Моделирование на основании активных многофакторных планируемых экспериментов позволяет устанавливать количественные связи в системе растение — среда для выяснения роли отдельных факторов в жизнедеятельности растений (25, 34, 71), оптимизации условий среды в защищенном грунте (24), определения требования генотипа к условиям среды по мере смены фаз

роста (69, 70). Статистические модели справедливы только для возрастного состояния организма и варьирования переменных факторов в пределах опыта. Этим они отличаются от более совершенных, динамических моделей, описывающих реакцию растений в функции времени, ее изменения по мере роста — фактически весь жизненный цикл организма, но их большим преимуществом является возможность построения непосредственно по опытным данным, тогда как динамические модели основаны на сведениях о внутренних процессах организма.

Некоторые ограничения нашей методики моделирования накладывает описание процессов квадратичными зависимостями, но при варьировании факторов в пределах фоновой зоны ошибки вследствие применения упрощенных закономерностей невелики (59,76). Отдельные участки «поверхности отклика» растения могут быть исследованы посредством многофакторных линейных моделей, полученных непосредственно по данным эксперимента (36).

Поскольку статистические регрессионные модели позволяют оценивать реакцию растения на среду, мы считаем возможным рассматривать их как эколого-физиологические характеристики сорта (вида, генотипа).

Заключение

Изучение терморезистентности растений позволило установить разнокачественность действия температур толерантного диапазона и сформулировать зональную гипотезу действия температуры, подразделяющую действующие на растение температуры на пять зон: фоновую, в пределах которой все физиологические процессы сбалансированы и наблюдаются прямые зависимости изменения температуры и реакции растения, закаливающие к холоду и теплу и повреждающие — холодом и теплом. При действии закаливающих температур происходят определенные сдвиги физиологических показателей, свидетельствующие о повышении терморезистентности.

В частности, температуры холодной закалки снижают интенсивность газообмена, а последствие зависит от экспозиции и при подъеме температуры после закалки до фонового уровня видимый фотосинтез может превзойти исходный, дозакалочный уровень, а дыхание — достичь исходного уровня. Температуры тепловой закалки повышают интенсивность показателей газообмена в последствии, причем длительность их экспозиции влияет в меньшей степени, нежели при холодом закаливании. В последствии повреждающих температур интенсивность газообмена восстанавливается до исходного уровня лишь в тех случаях, когда их действие

было кратковременным. Таким образом, ведущий показатель продуктивности растений — CO_2 -газообмен — определяется зональной принадлежностью температуры.

Поскольку температура тесно взаимосвязана с прочими факторами среды, объективная оценка ее действия на газообмен возможна только при многофакторном подходе. Поэтому для исследования газообмена нами был разработан метод активного многофакторного планируемого эксперимента с представлением результатов в виде статистических регрессионных моделей.

Наиболее наглядное графическое представление результатов многофакторных опытов при числе переменных более трех практически исключается, но применяя элиминирование модели, можно построить графики по каждому исследованному фактору для любого уровня напряженности прочих и, тем самым, повысить информативность моделей для широкого круга биологов.

Исследование статистических моделей, полученных на основании многофакторных опытов, позволило установить закономерности влияния условий термофотопериода на видимый фотосинтез, дыхание, баланс газообмена, накопление сухого вещества и эффективность преобразования ассимилированной углекислоты в сухое вещество растения, то есть — на основные показатели эколого-физиологической характеристики растений, необходимые для оценки селекционного материала, в интродукции и для оптимизации условий среды растений.

Выводы

1. Весь диапазон температур, действующих на активно вегетирующие растения, подразделяется по их влиянию на терморезистентность на пять зон: фоновую, температуры которой не влияют на терморезистентность тканей, закаливающие к холоду и теплу и повреждающие теплом и холодом. В фоновой зоне влияние фактора времени проявляется в минимальной степени. Эффект закаливания зависит не только от температуры, но и времени ее действия. Степень повреждения низкими и высокими повреждающими температурами пропорциональна длительности их действия.

2. Ведущие показатели CO_2 -газообмена — видимый фотосинтез и темновое дыхание — зависят от зональной принадлежности действующей и предшествующей температур. В пределах фоновой зоны интенсивность составляющих газообмена пропорциональна температуре, последствие незначительно. Температуры зоны холодовой закалки ингибируют газообмен в действии, но в последствии, в зависимости от

экспозиции закалывающей температуры, могут и стимулировать этот процесс. Наибольшая стимуляция видимого фотосинтеза наблюдается после 2—3-часового действия закалывающих температур. Температуры зоны теплового закалывания стимулируют газообмен в действии и последствии. Степень подавления газообмена повреждающими температурами зависит от их экспозиции.

2. Максимум баланса CO_2 -газообмена находится в диапазоне температур фоновой зоны. Область температур 90% оптимума этого показателя располагается в пределах фоновой и, частично, закалывающей к теплу зон.

4. Величина и знак температурного градиента день — ночь, соответствующего максимуму видимого фотосинтеза, зависят от температуры и освещенности днем и ночной температуры. При закалывающих к холоду ночных температурах он должен быть положительным (день теплее) и возрастает с увеличением уровня освещенности, при закалывающих к теплу — отрицательным и приближается к нулевому при повышении освещенности.

5. Последствие ночных температур на видимый фотосинтез проявляется в полной мере уже при действии их перед началом фотопериода в течение трех часов. Увеличение экспозиции не усиливает их влияния.

6. С увеличением фотопериода максимум видимого фотосинтеза наблюдается в последствии более высоких температур ночи. Аналогично смещается и несколько расширяется область 90% оптимума этого показателя. Суммарное количество выделенной за ночь углекислоты фактически не зависит от длительности ночи. При увеличении фотопериода максимум выделения CO_2 наблюдается в последствии более высоких температур фотопериода.

7. Суммарный суточный баланс CO_2 прогрессивно возрастает с увеличением фотопериода. Его максимум смещается в сторону повышения предшествующих ночных температур до верхней границы фоновой зоны. При этом прирост биомассы (без разделения на структурные и запасные вещества) имеет максимум, смещающийся при увеличении фотопериода в сторону повышения дневных температур до закалывающего к теплу уровня в последствии несколько снижающихся (до нижней границы фоновой зоны) температур ночи.

8. Совместное рассмотрение температур оптимумов баланса газообмена и накопления биомассы интактным растением позволяет выделить термопериод, равно благоприятный для этих процессов при любом фотопериоде. Это наиболее высокие температуры фоновой зоны днем и фоновые температуры ночью.

9. Сопоставление условий оптимума накопления биомассы и образования урожая за счет генеративных органов (плодов) для огурца показало, что благоприятные для плодоношения температуры соответствуют минимальным оптимума накопления биомассы.

10. Коэффициент эффективности преобразования ассимилированной углекислоты в сухое вещество растений определяется соотношением длительности действия температур дня и ночи. Его абсолютные значения снижаются с увеличением фотопериода. Этот показатель уменьшается при снижении и повышении ночных температур относительно фоновой и повышается при аналогичном смещении дневных температур.

11. Тесная взаимосвязь процессов газообмена и формирования урожая с температурной характеристикой растений позволяет отнести этот показатель к числу основных эколого-физиологической характеристики.

12. Многофакторное исследование газообмена растений позволило установить существенные сортовые различия по требованиям к условиям среды, закономерности влияния термо-фотопериода на формирование продуктивности и соответствие требований условиям обитания, что дает основания рассматривать статистические модели (регрессионные уравнения связи) CO_2 -газообмена интактных растений как эколого-физиологические характеристики сорта (вида, генотипа).

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДОКЛАДА

1. Дроздов С. Н., Новицкая Ю. Е., Комулайнен А. А., Курец В. К. Влияние заморозков на урожай и некоторые физиологические процессы у яровой пшеницы // Вопросы физиологии и экологии растений в условиях Севера: Тр. Карельск. филиала АН СССР, 1960. Вып. XXVIII. С. 86—94.

2. Коровин А. И., Дроздов С. Н., Новицкая Ю. Е., Комулайнен А. А., Курец В. К. Влияние заморозков на урожай и некоторые физиологические процессы у яровой пшеницы // Доклады АН СССР, 1960. Т. 136, № 4. С. 979—981.

3. Коровин А. И., Воробьев В. А., Курец В. К. Термовегетационные камеры с регулированием температуры почвы и воздуха для опытов с растениями // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Серия биол.-мед. наук, 1964. № 12. Вып. 3. С. 141—144.

4. Курец В. К., Коровин А. И., Петров А. М., Зельберг Г. Л. и др. Переоборудование торговой холодильной камеры НКР-1 в камеру искусственных заморозков // Агрохимия, 1966. № 5. С. 131—134.

5. Курец В. К., Дроздов С. Н. Вегетационная камера с внешним освещением // С.-х. биология, 1966. Т. I, № 6. С. 920—923.

6. Курец В. К., Винтер А. К. Проницаемость протоплазмы. состояние воды и белков при действии заморозков // Инф. бюлл. коорд. совета по физиол. и биохим. растений в зоне Сибирь—Д. Восток, 1968. Вып. 2. С. 33—34.

7. Родченко О. П., Романова Э. Д., Курец В. К. Влияние пониженных температур на скорость роста клеток корня кукурузы (сообщение II) // там же, 1968. Вып. 3. С. 46—47.
8. Курец В. К., Винтер А. К. и др. Роль относительной влажности воздуха в повреждении растений искусственным заморозком // там же, 1968. Вып. 3. С. 51—52.
9. Курец В. К. Образование льда в листьях кукурузы при естественных и искусственных заморозках // там же, 1969. Вып. 4. С. 44—45.
10. Курец В. К., Зельберг Г. Л., Хабардин М. И. и др. Полевая камера заморозков // там же, 1969. Вып. 4. С. 108—109.
11. Курец В. К. Фитотрон для Народной Республики Болгарии // там же, 1970. Вып. 6. С. 162—163.
12. Курец В. К. Полевой фитотрон Института экспериментальной метеорологии // там же, 1970. Вып. 6. С. 163—164.
13. Курец В. К. О переохлаждении воды в тканях листа растений кукурузы при искусственных заморозках // там же, 1970. Вып. 7. С. 65—66.
14. Курец В. К. Установки искусственного климата для опытов с растениями. М.: Наука, 1969. 134 с.
15. Коровин А. И., Попов С. Р., Винтер А. К., Курец В. К. О последствии заморозков на конечную продуктивность сельскохозяйственных растений // Метеорология и гидрология, 1968. № 9. С. 75—85.
16. Коровин А. И., Черных З. П., Буренков И. А., Курец В. К. О температуре различных органов и частей растений в период ночных похолоданий и заморозков // Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения. М.: Наука, 1969. С. 121—127.
17. Курец В. К., Коровин А. И. Станция искусственного климата (фитотрон) Сибирского института физиологии и биохимии растений // там же. С. 222—236.
18. Курец В. К., Зельберг Г. Л. и др. Моделирование заморозков в опытах с растениями // там же. С. 237—241.
19. Винтер А. К., Метлякова А. Д., Курец В. К. О некоторых причинах, нарушающих водообмен в растениях после повреждающего заморозка // Рост, развитие и устойчивость растений. Иркутск: изд. СИФИБР, 1969. С. 183—187.
20. Курец В. К. Значение отдельных факторов внешней среды при воспроизведении заморозков в искусственных условиях // Тез. докл. II Всесоюз. симп. «Физиологические основы уст. раст. к заморозкам и пониж. темп. Петрозаводск, 1971. С. 86—87.
21. Родченко О. П., Бакуменко Н. И., Юдин А. Е., Курец В. К. Использование Сибирского фитотрона в селекции яровой пшеницы // Инф. бюлл. Сиб. ин-та физиол. и биохим. растений, 1972. Вып. 10. С. 100—101.
22. Альтергот В. Ф., Мордкович С. С., Курец В. К. Тепловое повреждение зачаточного колоса влагообеспеченной пшеницы // там же. 1974. Вып. 12. С. 72—74.
23. Курец В. К. Иркутский фитотрон. Опыт проектирования и надладки. Новосибирск: Наука, 1974. 96 с.
24. Попов Э. Г., Курец В. К., Обшатко Л. А., Борисов Г. А. К вопросу об управлении ростом растений в условиях защищенного грунта на Севере // Тез. докл. VI Всес. симп. «Биологические проблемы Севера». Якутск, 1974. С. 118—120.
25. Курец В. К., Борисов Г. А. и др. К вопросу об управлении растениями в камере искусственного климата // Применение мат. методов в научных исследованиях. Петрозаводск: изд. Кар. фил. АН СССР, 1974. С. 25—27.
26. Курец В. К. Воспроизведение заморозков в искусственных усло-

- виях // *Заморозки и урожай*. Тр. ин-та эксперим. метеорологии. М.: Гидрометеониздат, 1975. Вып. 4 (48). С. 10—26.
27. Дроздов С. Н., Курец В. К., Титов А. Ф. Эколого-генетическая гипотеза устойчивости растений к экстремальным температурам // Тез. докл. научн. конф. биологов Карелии, посв. 250-летию АН СССР. Петрозаводск, 1974. С. 72—74.
28. Дроздов С. Н., Сычева З. Ф., Будькина Н. П., Курец В. К. Эколого-физиологические аспекты устойчивости растений к заморозкам. Л.: Наука, 1977. 288 с.
29. Дроздов С. Н., Курец В. К., Будькина Н. П., Балгурова Н. И. Определение устойчивости растений к заморозкам // Методы оценки устойчивости растений к заморозкам. Л.: Колос, 1976. С. 222—228.
30. Янькова Л. С., Курец В. К., Винтер А. К. Электролитический метод определения степени повреждения растений заморозком в полевых условиях // С.-х. биология, 1977. Т. XII, № 3. С. 453—457.
31. Дроздов С. Н., Курец В. К., Дмитриева Т. В., Попов Э. Г. К вопросу о влиянии температурного фактора на заморозкоустойчивость листьев огурца // Физиолого-биохимические и экологические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды (Тр. Всес. совещ. 20—26 сент. 1976 г.). Иркутск: Изд. СИФИБР, 1977. С. 76—79.
32. Попов Э. Г., Борисов Г. А., Курец В. К. О методах управления факторами внешней среды растения // Применение математических методов в биологических исследованиях. Петрозаводск: Изд. Карел. фил. АН СССР, 1978. С. 3—26.
33. Курец В. К., Попов Э. Г. и др. Количественный анализ регулируемых условий получения продукции в зимних теплицах // Экологические проблемы сельского хозяйства. М.: Наука, 1978.
34. Курец В. К. Влияние факторов внешней среды на продуктивность растений защищенного грунта // Эколого-физиологические механизмы устойчивости растений к действию экстремальных температур. Петрозаводск: Изд. Карел. фил. АН СССР, 1978. С. 29—37.
35. Дроздов С. Н., Курец В. К., Попов Э. Г. Многофакторный метод моделирования продуктивности растений // Физиол. и биохим. культурных растений, 1979. Т. 11, № 2. С. 164—168.
36. Курец В. К., Попов Э. Г. Моделирование продуктивности и холодоустойчивости растений. Л.: Наука, 1979. 160 с.
37. Дроздов С. Н., Титов А. Ф., Курец В. К. и др. К вопросу об эколого-физиологической характеристике генотипа (сорта) // Физиологические аспекты формирования терморезистентности и продуктивности с.-х. растений. Петрозаводск: Изд. Карел. фил. АН СССР, 1980. С. 3—9.
38. Курец В. К., Попов Э. Г. и др. Зависимость нетто-фотосинтеза и темнового дыхания растений огурца от суточного хода температуры // там же. С. 92—100.
39. Попов Э. Г., Курец В. К. и др. Влияние суточного хода температуры на газообмен рассады огурца // Тез. докл. IX симпозиума «Биологические проблемы Севера», Сыктывкар, 1981. С. 243.
40. Дроздов С. Н., Курец В. К. Влияние температуры и освещенности на интенсивность видимого фотосинтеза // Тез. докл. Всесоюз. совещания «Эколого-физиол. исслед. фотосинтеза и водного режима растений», Иркутск, 1982. С. 54—55.
41. Курец В. К. Моделирование — один из эффективных методов интенсификации эколого-физиологических исследований // Влияние факторов внешней среды и физиологически-активных веществ на терморезистентность и продуктивность растений. Петрозаводск: Изд. Карел. фил. АН СССР, 1982. С. 6—13.

42. Обшатко Л. А., Романовская Л. В., Курец В. К. Влияние температур разных зон на заморозкоустойчивость и продуктивность капусты // там же. С. 37—42.

43. Курец В. К., Дроздов С. Н. и др. Влияние суточного термoperиода на CO_2 -газообмен растений огурца // Доклады ВАСХНИЛ, 1982. № 6. С. 25—26.

44. Курец В. К., Марковская Е. Ф. и др. Многофакторное исследование CO_2 -газообмена *Oxuria digyna* // Тез. Всес. совещания «Эколого-физиол. исслед. фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях», Иркутск, 1982. С. 49—50.

45. Курец В. К., Обшатко Л. А. Температурная карта сорта как основа оптимизации растений под пленкой с техническим обогревом // Овощеводство в пленочных теплицах Восточной Сибири (биологические основы). Иркутск: Изд. СИФИБР, 1982. С. 20—31.

46. Курец В. К., Дроздов С. Н., Попов Э. Г. К методике определения требований растений к условиям внешней среды // Тез. докл. VII делегатского съезда ВБО. Ленинград, 1983. С. 352—353.

47. Курец В. К., Попов Э. Г. Оценка селекционного материала на ранних этапах онтогенеза на основе математической модели // Применение физиологических методов при оценке селекционного материала и моделировании новых сортов сельскохозяйственных культур. М.: Колос, 1983. С. 233—235.

48. Курец В. К., Марковская Е. Ф. и др. Моделирование газообмена дикорастущих растений // Эколого-физиол. исслед. фотосинтеза и водн. реж. растений в полев. усл. Иркутск: Изд. СИФИБР, 1983. С. 154—159.

49. Курец В. К., Марковская Е. Ф. и др. Определение оптимального температурного режима CO_2 -газообмена огурца с использованием многофакторного метода // С.-х. биология, 1984. № 7. С. 47—51.

50. Таланов А. В., Марковская Е. Ф., Попов Э. Г., Курец В. К. Световые и температурные зависимости CO_2 -газообмена интактного растения огурца // Терморезистентность и продуктивность сельскохозяйственных растений. Петрозаводск: Изд. Карел. фил. АН СССР, 1984. С. 98—104.

51. Курец В. К., Кособрюхов А. А., Марковская Е. Ф. и др. Методические подходы к характеристике температурного оптимума продуктивности сорта // там же. С. 104—113.

52. Курец В. К., Акимова Т. В., Таланова В. В. и др. Влияние температуры воздуха и почвы на интенсивность видимого фотосинтеза томата // там же. С. 93—97.

53. Курец В. К., Попов Э. Г., Дроздов С. Н. Определение условий среды, обеспечивающих оптимум видимого фотосинтеза растений // Доклады ВАСХНИЛ, 1984. № 3. С. 22—23.

54. Дроздов С. Н., Курец В. К. К методике определения эколого-физиологической характеристики генотипа // Тез. Всесоюз. совещания «Актуальные задачи физиологии и биохимии растений в ботанических садах СССР», Пушкино, 1984. С. 59.

55. Курец В. К., Марковская Е. Ф., Попов Э. Г. Методические подходы к исследованию эколого-физиологической характеристики вида // Охрана и рациональное использование природных ресурсов. Петрозаводск: Изд. Петрозав. госуниверситета, 1984. С. 12—18.

56. Курец В. К., Попов Э. Г., Марковская Е. Ф., Таланов А. В. Последствие температуры на CO_2 -газообмен интактного растения огурца // Условия среды и продуктивность растений. Иркутск: Изд. СИФИБР, 1985. С. 27—33.

57. Дроздов С. Н., Курец В. К., Титов А. Ф. О зональной гипотезе влияния температуры на биологические объекты // Тез. докл.

II Всесоюз. конф. «Механизмы криповреждения и криозащиты биологических объектов», т. 2, Харьков, 1984. С. 88.

58. Курец В. К., Марковская Е. Ф. и др. Зависимость CO_2 -газообмена интактного растения огурца от света и температуры воздуха на ранних этапах развития // Тез. Всесоюз. конф. «Проблемы фотосинтеза и повышения урожайности», Львов, 1984. С. 98.

59. Дроздов С. Н., Курец В. К., Титов А. Ф. Терморезистентность активно вегетирующих растений. Л.: Наука, 1984. 168 с.

60. Марковская Е. Ф., Курец В. К. Методические подходы к исследованию эколого-физиологической характеристики вида // Тез. Всесоюз. школы «Математическое моделирование в биогеоэкологии», Петрозаводск, 1985, С. 117—118.

61. Многофакторный планируемый эксперимент в эколого-физиологических исследованиях. Методические указания. Разработчики: Курец В. К. (руководитель), Таланов А. В., Обшатко Л. А., Попов Э. Г. Составитель Попов Э. Г. Петрозаводск: Изд. Карел. фил. АН СССР, 1986. 36 с.

62. Курец В. К. Исследование экологических характеристик растений с использованием регрессионных моделей // Тез. докл. республ. научно-практич. конф. «Применение вычислительной техники в научных исследованиях». Петрозаводск, 1986. С. 15—16.

63. Марковская Е. Ф., Курец В. К. Термоадаптация на уровне целого организма к условиям Севера // Тез. докл. XI Всесоюз. симп. «Биол. проблемы Севера». Ботаника, физиология и биохим. растений и кормопроизводство. Якутск, 1986. С. 122.

64. Курец В. К., Марковская Е. Ф. Применение ПОИИК с целью моделирования экологической характеристики растений // Тез. Всесоюз. научной конф. «Применение ПОИИК в эколого-генетических исследованиях», Кишинев, 1986.

65. Марковская Е. Ф., Курец В. К. Сопоставление температурного оптимума CO_2 -газообмена листа и интактного растения // Термоадаптация и продуктивность растения. Петрозаводск: Изд. Карел. фил. АН СССР, 1986. С. 98—101.

66. Курец В. К., Таланов А. В. Зависимость накопления биомассы растением огурца от баланса CO_2 при различных термо- и фото-периодах // там же. С. 90—98.

67. Курец В. К. Установки искусственного климата для исследования терморезистентности растений // там же. С. 147—153.

68. Акимова Т. В., Курец В. К., Дроздов С. Н., Попов Э. Г. Температурные и световые условия среды, обеспечивающие оптимум видимого фотосинтеза растений томата // Доклады ВАСХНИЛ, 1986. № 3. С. 26—27.

69. Марковская Е. Ф., Курец В. К. Зависимость CO_2 -газообмена огурца от факторов среды на ранних этапах онтогенеза // Физиология и биохимия культурных растений, 1986. Т. 18. № 2. С. 186—192.

70. Марковская Е. Ф., Курец В. К., Зайцева Н. В. и др. Онтогенетические аспекты становления связей растение-среда. Препринт доклада. Петрозаводск: Изд. Карел. фил. АН СССР, 1985. 45 с.

71. Курец В. К., Обшатко Л. А. Оптимизация выращивания овощей в пленочных теплицах Карелии (практические рекомендации). Петрозаводск: Изд. Карел. фил. АН СССР, 1987. 30 с.

72. Акимова Т. В., Дроздов С. Н., Умаров Х. У., Курец В. К. Влияние температуры на формирование холодо- и теплоустойчивости хлопчатника // Доклады АН УзССР, 1985. № 4. С. 53—54.

73. Дроздов С. Н., Курец В. К., Акимова Т. В. и др. Определение условий среды, обеспечивающих оптимум суточного баланса CO_2 -

газообмена у хлопчатника // Узбекский биологический журнал, 1985. № 5. С. 18—20.

74. Попов Э. Г., Курец В. К., Обшатко Л. А. и др. Системный подход в исследованиях эколого-физиологической характеристики сорта // Системы интенсивного культивирования растений. Сб. научных трудов АФНИИ. Л.: Агрпромиздат, 1987. С. 162—175.

75. Курец В. К., Марковская Е. Ф., Попов Э. Г. Количественная оценка экологической характеристики вида (сорта) // там же. С. 175—185.

76. Курец В. К., Марковская Е. Ф., Попов Э. Г. и др. Использование многофакторного моделирования для оценки экологической характеристики сорта // Селекция и семеноводство, 1988. № 3. С. 6—10.

77. Курец В. К., Попов Э. Г., Таланов А. В. и др. Температурные характеристики экстенсивного и интенсивного сортов пшеницы // Доклады ВАСХНИЛ, 1988. № 6. С. 2—3.

78. Коняев Н. Ф., Курец В. К., Коняева М. А. Фотопериодическая реакция томата вид обыкновенный подвида культурный // Сибирский вестник с.-х. науки, 1974. № 2. С. 55—60.

79. Курец В. К. Факторы внешней среды, определяющие заморозкоустойчивость растений, и их экспериментальное моделирование. Автореферат дисс... кандидата биологических наук. Иркутск: ИГУ, 1971. 26 с.

80. Курец В. К. Электрообогрев почвы в пленочных рассадных теплицах. Инф. листок № 221-74 Карельского ЦНТИ. 1974. 4 с.

81. Курец В. К., Хилков Н. И. Оптимизация выращивания томатов под пленкой в северной зоне овощеводства. Инф. листок № 136-80 Карельского ЦНТИ. 1980. 4 с.

82. Будыкина Н. П., Курец В. К., Озерная Л. М. Оптимизация сроков и густоты посадки растений томата в зимних теплицах. Инф. листок № 84-82 Карельского ЦНТИ. 1982. 4 с.

83. Попов Э. Г., Курец В. К. Оптимизация биологической и хозяйственной продуктивности огурца. Инф. листок № 110-82 Карельского ЦНТИ. 1982. 4 с.

84. Курец В. К. Инструкция по применению метеорологических приборов в экологических исследованиях. Петрозаводск: Изд. Карельского филиала АН СССР, 1984. 38 с.

Л 40233 4.04.90 г. Объем 2,5 п. л. Заказ 925. Тираж 100

Типография Московской с.-х. академии им. К. А. Тимирязева
127550, Москва И-550, Тимирязевская ул., 44