

Х. МОЛДАУ, С. КЕРЕС

## НЕЛИНЕЙНЫЕ ОПТИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В ЛИСТЬЯХ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ

Оптические свойства листьев растений уже в течение нескольких десятков лет привлекают внимание многих исследователей, прежде всего светофизиологов. В результате их работ получена довольно полная картина общих закономерностей поглощения лучистой энергии листьями растений. Однако по вопросу о зависимости спектральных оптических свойств листьев от плотности и спектрального состава падающего излучения до сих пор еще не сложилось единого мнения. Тем не менее эта проблема всегда встает перед исследователями, когда появляется необходимость обобщить результаты лабораторных опытов для их применения в полевых условиях. Одни исследователи в результате своих экспериментов пришли к выводу, что такая зависимость существует [1-5], другие, наоборот, утверждают, что лист растения ведет себя подобно любой другой физической среде, подчиняющейся законам линейной оптики [6]. В то же время известны явления (фототаксис) и нелинейные процессы (фотосинтез), которые благодаря своей связи с поглощением лучистой энергии заставляют думать, что принципиально нелинейные оптические эффекты в листьях все же существуют. Вопрос может быть только в том, какого порядка эти эффекты, могут ли они быть обнаружены при данной постановке опыта и какова их роль в протекании того или иного процесса.

В настоящей работе сделана попытка количественно оценить порядок этих нелинейностей на основе исследования спектральных коэффициентов яркости листьев в некоторых конкретных условиях облучения.

### Методика измерений

Общий принцип измерения заключается в следующем. Если узкий пучок лучей от источника со спектральным составом  $I(\lambda)$  после прохождения нескольких фильтров, имеющих пропускание  $P_1(\lambda), \dots, P_n(\lambda)$ , падает на приемник, имеющий спектральную чувствительность  $c(\lambda)$ , то сигнал, выработанный приемником, пропорционален интегралу  $\int I(\lambda) \prod_{i=1}^n P_i(\lambda) c(\lambda) d\lambda$ . Если набор фильтров состоит исключительно из фильтров, спектральное пропускание которых не зависит от интенсивности и спектрального состава падающей радиации, то перестановка фильтров на протяжении оптического пути луча не вызывает изменения сигнала приемника. Но если спектральное пропускание, например,  $k$ -го фильтра зависит от интенсивности или спектрального состава падающей радиации, то перестановка его на место с порядковым номером  $k \geq i$  сопровождается изменением сигнала приемника.



Указанный принцип был применен в настоящей работе для обнаружения нелинейностей в оптических свойствах листьев растений. Опыты заключались в перестановке различных стеклянных и интерференционных фильтров и их комбинаций из облучающего пучка в измеряемый пучок лучей. Таким образом, сохранение всех фильтров на пути лучей позволяет менять интенсивность и спектральный состав падающего на лист излучения и в то же время обеспечивает измерение одной и той же оптической характеристики листа, что очень трудно соблюдать в опытах с изменением напряжения источника излучения или с удалением фильтров с оптического пути. Кроме того, это позволяет исключить ошибки, связанные с переключением диапазонов чувствительности приемной системы.

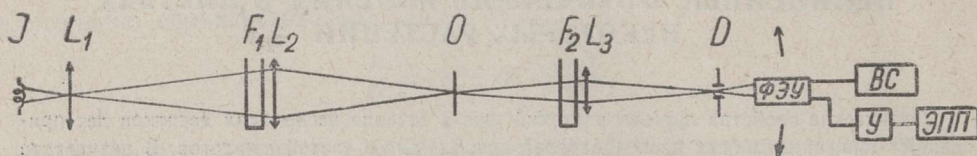


Рис. 1. Принципиальная схема прибора.

Измерения велись на спектрогониографе [7], у которого осветительная часть заменена более светосильной. Принципиальная схема прибора показана на рис. 1. Источником излучения  $I$  служит 1-киловаттная лампа накаливания в кожухе проточного водяного охлаждения. Конденсорная линза  $L_1$ , вмонтированная в кожух охлаждения, направляет пучок лучей на осветительную линзу  $L_2$ , которая дает на объекте  $O$  уменьшенное изображение линзы  $L_1$ . Между линзами расположены кювета с раствором медного купороса и держатели для стеклянных и интерференционных фильтров  $F_1$ . Приемная часть состоит из линзы  $L_3$ , дающей изображение объекта в плоскости диафрагмы  $D$ , за которой располагается катод ФЭУ-27. Фильтры из  $F_1$  могут переставляться в держатели  $F_2$  перед линзой  $L_3$ . Апертура облучающего пучка составляет  $7^\circ$ , измеряемого —  $1^\circ 30'$ , диаметр светового пятна на объекте — 25 мм. В остальных деталях прибор соответствует описанному ранее [7].

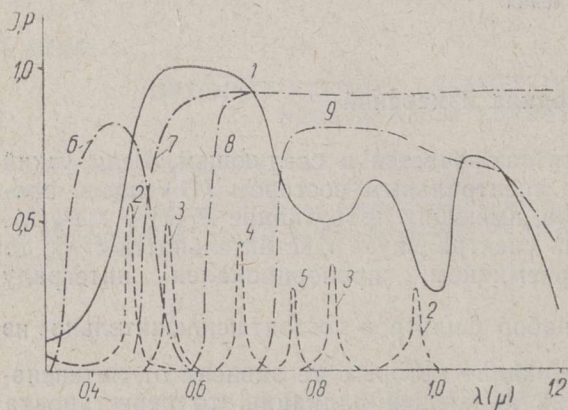


Рис. 2. Основные спектральные характеристики прибора: 1 — спектральный состав радиации после прохождения  $\text{CuSO}_4$ -фильтра; 2, 3, 4, 5 — полосы пропускания интерференционных фильтров; 6 — то же фильтра СЗС-18; 7 — ЖС 18; 8 — КС 13; 9 — КС 18 + СЗС 12.

Концентрацию раствора  $\text{CuSO}_4$  старались выбирать так, чтобы спектральный состав радиации после прохождения фильтра примерно соответствовал спектральному составу прямой радиации Солнца (половина энергии в инфракрасной области спектра). Принятое в измерениях распределение энергии за 0,3-процентным фильтром при толщине филь-



тра 40 мм представлено на рис. 2. Там же даны характеристики основных использованных интерференционных и стеклянных фильтров. При определении этих характеристик применяли зеркальный монохроматор ЗМР-3, вакуумный термоэлемент Кортума (ГДР) с кварцевым окном и микровольтметр Ф-18. Для определения облученности листа термоэлемент калибровали в абсолютных единицах относительно калиброванного термостолбика актиометра. Облученности ( $E$ ) на объекте представлены в табл. 1.

Таблица 1

Облученность листа при различных фильтрах

Комбинация фильтров	$E$ , кал/см <sup>2</sup> мин
0,3% CuSO <sub>4</sub>	1.25*
+ИФ 490	0.024**
+ИФ 552	0.034**
+ИФ 673	0.023
+ИФ 761+КС 18+СЗС 12	0.0021
+КС 18+СЗС 12	0.34
+СЗС 18	0.15
+СЗС 18+НС 6	0.081
+СЗС 18+НС 8	0.020
+СЗС 18+НС 6+НС 8	0.0053
+СЗС 18+НС 9	0.0014
+СЗС 18+НС 6+НС 9	0.00084
+СЗС 18+НС 8+НС 9	0.0002
+СЗС 18+НС 6+НС 8+НС 9	0.0001
+КС 13	0.66
+ЖС 18	0.92

\* 1 кал/см<sup>2</sup> мин =  $6.98 \cdot 10^6$  эрг/см<sup>2</sup> сек

\*\* Часть энергии принадлежит ко вторичной полосе пропускания.

Срезанные листья закреплялись в держателе рядом с эталоном сравнения (бархатная бумага с известным коэффициентом яркости). Так как продолжительность некоторых опытов составляла несколько часов, во избежание увядания один конец листа помещали в сосуд с водой. Пробы облучали в направлении нормали, коэффициент яркости ( $r_\lambda$ ) определяли в направлении прямого пропускания.

### Результаты

На рис. 3 представлено изменение спектрального коэффициента яркости листа кукурузы при перестановке различных интерференционных фильтров из облучающего пучка в измеряемый пучок лучей. Таким образом, в течение первых 30 мин лист облучался слабым монохроматическим, в течение последующего часа — интегральным излучением. Для сравнения отдельных кривых коэффициент яркости в момент первой перестановки фильтра принят за единицу. Из рисунка видно, что сразу после перестановки фильтра за лист коэффициенты яркости в полосах поглощения начинают сильно увеличиваться. Постепенно скорость увеличения уменьшается и через несколько десятков минут коэффициент яркости стабилизируется на новом уровне. В зеленой области относительное увеличение меньше, а в инфракрасной области коэффициент яркости практически не меняется. С целью проверки обратимости явления цикл повторяли еще раз. Как видно из рисунка, во втором цикле коэффициенты яркости снова приобретают прежние значения.



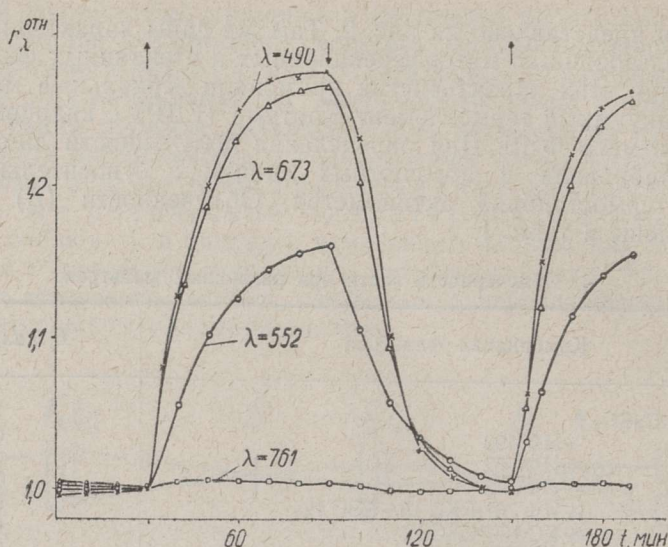


Рис. 3. Изменение спектральных коэффициентов яркости листа кукурузы при переходе к облучению интегральным излучением. Стрелками обозначены моменты перестановки фильтров.

Приведенные на рис. 3 данные не позволяют ответить на вопрос, какая именно область спектра вызывает увеличение спектральных коэффициентов яркости. Для выяснения этого были поставлены следующие опыты. Во-первых, лист облучали через интерференционный фильтр с  $\lambda_{\text{макс}} = 490$  мкм, затем перестановкой фильтра лист экспонировали интегральному излучению, пока коэффициент яркости стабилизировался. Затем лист оставляли в темноте в течение часа, после чего его опять подвергали облучению через фильтр  $\lambda_{\text{макс}} = 490$  мкм, а затем интегральным излучением. Опыт продолжали, но вместо темноты лист облучали через фильтры КС 18+СЗС 12, КС 13 и ЖС 18. Результаты этих опытов

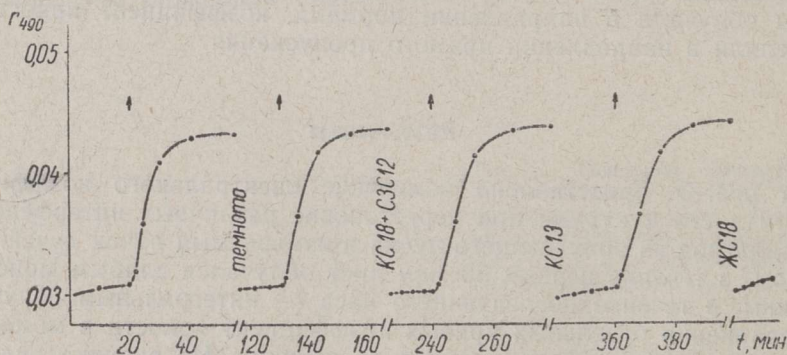


Рис. 4. Изменение спектрального коэффициента яркости при облучении листа красного клевера излучением различного спектрального состава.

представлены на рис. 4. Как видно, несмотря на постепенное возрастание облученности вследствие последовательного включения более коротковолновой области спектра, коэффициент яркости после часа облучения оказывается примерно на том же уровне, как и после пребывания в темноте. Это говорит о том, что радиация с плотностью примерно до



1 кал/см<sup>2</sup>мин, в составе которой отсутствуют синие лучи, не вызывает увеличения коэффициента яркости.

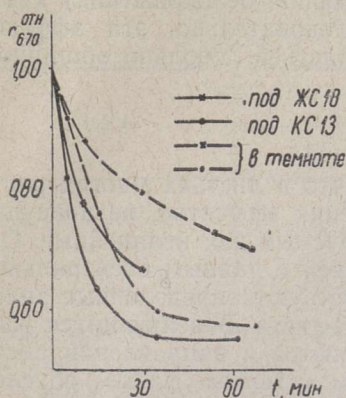


Рис. 5. Сравнение уменьшения спектрального коэффициента яркости листа красного клевера в темноте и под фильтрами КС 13 и ЖС 18.

ляли в темноте. Через каждые 5—10 мин включали на 3—5 сек облучение через интерференционный фильтр с  $\lambda_{\text{макс}} = 671$  мкм и измеряли коэффициент яркости. Стабилизировав снова коэффициент яркости, лист подвергали облучению через КС 13 (или ЖС 18) и следили за изменением коэффициента яркости. Как видно из рис. 5, в обоих случаях коэффициент яркости уменьшался медленнее в темноте. (Скорости убывания под КС- и ЖС-фильтрами не сравнимы из-за индивидуальных различий двух листьев.)

Дальнейшие опыты были направлены на выяснение диапазона изменения коэффициента яркости. Для этого листья облучали через фильтр СЗС 18. Облученность меняли при помощи нейтральных фильтров типа НС. На рис. 6 представлена зависимость коэффициента яркости при  $\lambda = 490$  мкм от облученности. Максимальный коэффициент яркости наблюдается при облученности

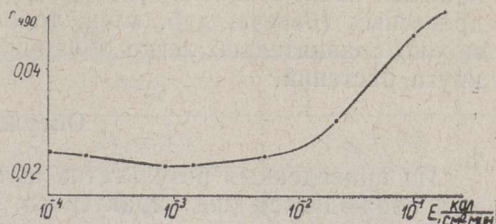


Рис. 6. Спектральный коэффициент яркости листа красного клевера при различных облученностях.

С целью уточнения влияния этих лучей на коэффициент яркости сравнивали скорости убывания коэффициента яркости в темноте и под фильтрами КС 13 и ЖС 18. Для этого интегральным излучением довели коэффициент яркости до стабильного уровня, а затем лист остав-

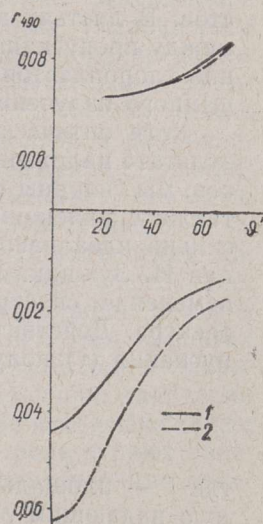


Рис. 7. Спектральная индикатриса листа красного клевера в монохроматических (1) и интегральных (2) лучах.

свыше 0.1 кал/см<sup>2</sup>мин, минимальный — около  $E = 10^{-3}$  кал/см<sup>2</sup>мин. При еще меньшем  $E$  коэффициент яркости снова возрастает.

Приведенные выше данные характеризуют изменение коэффициента яркости в направлении прямого пропускания. Характер влияния облученности на коэффициент яркости в других направлениях представлен на рис. 7, где даны индикатрисы  $r_{490}$  при облучении листа монохроматическим и интегральным излучением в направлении нормали. Как видно из рисунка, индикатриса отражения остается практически без изменений, в пропущенных лучах коэффициенты яркости при облучении интегральным излучением возрастают во всех направлениях, одновременно индикатриса вытягивается в направлении прямого пропускания.



Аналогичные приведенным выше нелинейные оптические эффекты наблюдались в листьях всех исследованных нами растений (кукуруза, красный клевер, конские бобы, горох, одуванчик, белокопытник) кроме древесных (береза, дуб, клен, тополь). Следовательно, эти эффекты можно сравнительно легко обнаружить у листьев довольно обширного круга растений.

### Обсуждение

Из приведенных результатов вытекает, что в листьях многих растений наблюдается ряд характерных оптических эффектов, не присущих обычным физическим средам и квалифицируемых как нелинейные. Они заключаются в том, что облучению радиацией с данным спектральным составом и данной интенсивностью соответствуют определенные значения спектральных оптических характеристик листа. В меняющихся условиях облучения эти характеристики изменяются в направлении достижения этих значений, однако, с некоторым «сдвигом фазы», обусловленным инерционностью процессов, регулирующих эти значения.

Эффекты указанного характера наблюдались уже давно. В 1880 г. Э. Шталь [1] обнаружил, что заранее экспонированные в сильных лучах листья пропускают больше фотосинтетически активной радиации, чем неэкспонированные. Аналогичные данные были затем получены Э. Детлефсеном [8], Х. Шандерлом и В. Кэмпфертом [9], Л. Бабушкиным [3], Р. Библом [10] и А. Зейбольдом [4]. Наиболее обстоятельные исследования проведены И. Зужицким [5], сопровождавшим спектрофотометрические измерения одновременным наблюдением за движением хлоропластов. В листьях водных растений им получена отчетливая корреляция между пропусканием листа и положением хлоропластов в листе: движение хлоропластов на боковые стенки вызывает увеличение доли пропущенного излучения.

Хотя оптические свойства наземных растений складываются в результате наложения и взаимодействия очень многих факторов и процессов, мы склонны связывать полученные в работе результаты в основном также с явлением фототаксиса в листьях. Во-первых, уже простая, сильно идеализированная модель движения хлоропластов, предложенная И. Зужицким [2], качественно объясняет представленное на рис. 3 изменение спектральных коэффициентов яркости в разных областях спектра. Действительно, по модели Зужицкого для коэффициента пропускания ( $\tau$ ) получим формулу

$$\tau = 1 - \frac{f}{f_0} + \frac{f}{f_0} e^{-kc \frac{a}{f}},$$

где  $f$  — площадь проекции хлоропласта на плоскость, перпендикулярную падающим лучам;  $f_0$  — то же, максимальная;  $a$  — объем хлоропласта;  $c$  — концентрация поглощающих пигментов в нем;  $k$  — оптическая плотность пигментов.

В табл. 2 приведено рассчитанное на основе этой формулы изменение коэффициента пропускания в зависимости от  $k$  для некоторых расположений хлоропластов; нелинейность характеризуется отношением

$$\frac{\Delta\tau}{\tau} = \frac{\tau|_{f=f_0} - \tau|_{f=f_0}}{\tau|_{f=f_0}}.$$

Как видно из таблицы, с увеличением поглощения нелинейность коэффициента пропускания заметно возрастает, что вполне согласуется с результатом, представленным на рис. 3. Отсутствие нелинейности в



Таблица 2

Нелинейность коэффициента пропускания в зависимости от поглощающей способности хлоропласта

$$(f_0 = 10^{-6} \text{ см}^2, a = 10^{-10} \text{ см}^3, c = 6 \cdot 10^{-2})$$

log k	$\Delta\tau/\tau$		
	$f/f_0 = 0.8$	$f/f_0 = 0.5$	$f/f_0 = 0.2$
4.0	0	0.001	0.006
4.5	0.006	0.019	0.061
5.0	0.053	0.184	0.475
5.5	0.792	2.42	4.35

инфракрасной области является признаком того, что это излучение в хлоропластах не поглощается ( $k = 0$ ). Результаты, изображенные на рис. 4 и 5, показывают, что лучи с  $\lambda > 500$  мкм не вызывают фототаксических движений, однако способны вызывать движения типа фотокинетических, что также согласуется с результатами Зужицкого, определяющего спектры действия фототаксиса и фотокинезиса [11]. Зависимость спектрального коэффициента яркости от облученности, представленную на рис. 6, также можно объяснить, опираясь на явление фототаксиса: при очень слабых облученностях (порядка  $10^{-4}$  кал/см<sup>2</sup>мин) хлоропласты в клетках располагаются равномерно по всему объему; при  $E \approx 10^{-3}$  кал/см<sup>2</sup>мин они подставляют излучению свои наибольшие сечения, обеспечивая тем самым максимальное поглощение энергии. Дальнейшее увеличение облученности сопровождается постепенным уменьшением сечения хлоропластов в направлении падающих лучей, пока не достигается возможно минимальное сечение. Что касается вытягивания индикатрисы пропускания в интегральных лучах (см. рис. 7), то естественно, что движение хлоропластов влияет сильнее всего на лучи в направлении прямого пропускания. Несущественное влияние движения хлоропластов на индикатрису отражения в свою очередь показывает, что лучи, падающие на хлоропласты, практически не отражаются от них.

Приведенное схематическое объяснение нелинейных оптических эффектов, основанное только на механическом повороте хлоропластов, следует рассматривать лишь как первое приближение, нуждающееся в дальнейшем уточнении. Возможно, что некоторую роль в этих эффектах играет и явление сжатия хлоропластов. В толстых листьях может проявляться определенная слоистость, выражающаяся в различной адаптации хлоропластов различных ярусов к излучению, и т. п. Не исключена также возможность, что в нелинейных эффектах некоторую роль играют определенные обратимые фотохимические реакции, обуславливающие изменение оптической плотности листа.

Приближенное интегрирование индикатрис яркости показало, что изменение поглощающей способности листа вследствие нелинейных эффектов не превышает 0,7—1,0% в полосах поглощения. Однако утверждать, что это изменение несущественно, нельзя, пока не выяснена биологическая значимость явления. Если окажется, например, что этим регулируется энергия, идущая непосредственно на фотосинтез, на который, по современным данным, расходуется не более 5—10% всей поглощенной энергии, то изменение составляет уже 10—20%. Кстати, замеченное И. Зужицким [12] влияние движения хлоропластов на фотосинтез (больше, чем этого можно было бы ожидать по изменению доли поглощенной энергии) может оказаться намеком на правдивость именно этого предположения.



Дальнейшие опыты в этой области желательно направить на выяснение спектров действия нелинейных эффектов при различных облученностях, а также на исследование этих эффектов в условиях одновременного и последовательного влияния радиации с различным спектральным составом. Пристального внимания заслуживает связь этих эффектов с синтезом органического вещества в листьях.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Stahl E., Bot. Ztg., 38, 297 (1880).
2. Zurzycki J., Acta Soc. Bot. Pol., 22, Nr. 2, 299 (1953).
3. Бабушкин Л. Н., ДАН СССР, 103, 333 (1955).
4. Seybold A., Naturwiss., 43, 90 (1956).
5. Zurzycki J., Acta Soc. Bot. Pol., 30, Nr. 3—4, 503 (1961).
6. Тагеева С. В., Брандт А. Б., Коршунова В. С., Биофизика, 7, вып. 2, 240 (1962).
7. Молдау Х., Исслед. по физике атмосферы, № 6, 92 (1962).
8. Detlefsen E., Arb. Bot. Inst. Würzburg, 3, 534 (1888).
9. Schanderl H., Kaempert W., Planta, 18, 700 (1933).
10. Biebl R., Flora, 141, 163 (1954); 142, 290 (1955).
11. Zurzycki J., Acta Soc. Bot. Pol., 31, Nr. 3, 489 (1962).
12. Zurzycki J., Acta Soc. Bot. Pol., 24, Nr. 1, 27 (1955).

Институт физики и астрономии  
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию  
2/III 1966

H. MOLDAU, S. KERES

## EBALINEAARSED OPTILISED EFEKTID MÕNINGATE TAIMEDE LEHTEDES

Töös käsitletakse mitmesuguse intensiivsuse ja spektraalse koostisega kiirguse mõju taimelehtede spektraalsetele heleduskoeffitsientidele. Mõõtmiseks kasutati spektrogoniograafi [7], mis oli varustatud tugevajõulise valgustiga. Süsteemi spektraalsed karakteristikud esitatakse joonisel 2, intensiivsused tabelis 1. Mõõtmised näitasid, et sinine kiirgus intensiivsusega  $10^{-3} \div 10^{-1}$  cal/cm<sup>2</sup>·min suurendab märgatavalt läbinud kiirguse heleduskoeffitsienti (joon. 6), eriti tugevasti neelduvas (sinises ja punases) kiirguses, vähem rohelistes ja kõige nõrgemini infrapunases kiirguses (joon. 3). Muutumine on kõige efektiivsem otse läbitunginud kiirtes; peegeldunud kiirguses indikatriiss ei muutu (joon. 7). Kiirgus lainepikkusega  $\lambda > 500$  mμ ei kutsu esile heleduskoeffitsiendi muutusi, kuid avaldab reguleerivat mõju muutuse kiirusele (joon. 5).

Meie uurimistulemused langevad kokku Zurzycki [2] omadega. Võib järeldada, et täheldatud efektide põhjuseks on peamiselt kloroplastide fototaksiselise liikumise taime-rakkudes.

H. MOLDAU, S. KERES

## NONLINEAR OPTICAL EFFECTS IN THE LEAVES OF SOME PLANTS

This report deals with the effect of irradiation in various spectral regions and of different intensities on the spectral luminance factor of leaves. Measurements were carried out with a spectrogoniograph [7], supplied with a high-intensity irradiation system (fig. 1). The spectral characteristics of the system are shown in fig. 2, the applied intensities are given in table 1. The experiments showed that blue light having an intensity of  $10^{-3} \div 10^{-1}$  cal/cm<sup>2</sup>·min markedly increases the luminance factor in transmitted light (fig. 6). This increase is noticeable in strongly absorbed (blue and red) light, less apparent in green light and weakest in the infrared region (fig. 3). The increase is greater for undispersed rays; the indicatrix of reflection does not change (fig. 7). The radiation with  $\lambda > 500$  mμ did not induce any changes in transmitted radiation, but had a regulatory influence on the speed of the changes (fig. 5).

Our results are in good agreement with the results presented by Zurzycki [2], who associated the measurements of the optical properties of leaves of some water-plants with the visual control of the chloroplast arrangements. It is concluded that the effects observed in our experiments are caused mainly by the phototactic movements of chloroplasts in plant cells.