

ЛИТЕРАТУРА

1. Драгавцев В.А. К проблеме идентификации источников и доноров по количественным, хозяйственно важным признакам растений при скрининге коллекций в ВИРе и других генбанках мира // Матер. школы молодых ученых «Экологическая генетика культурных растений». Краснодар. 2005. С. 17–29.
2. Драгавцев В.А. Эколого-генетический скрининг генофонда и методы конструирования сортов сельскохозяйственных растений по урожайности, устойчивости и качеству. Методические рекомендации (новые подходы) СПб. 1997. 50 с.
3. Драгавцев В.А., Литун Н.П., Шкель И.М., Нечипоренко Н.Н. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274. № 3. С. 720–723.
4. Лисицын Е.М. Методика лабораторной оценки алюмоустойчивости зерновых культур // Доклады РАСХН. 2003. 3. С. 5–7.
5. Мережко А.Ф. 2005. Генетический анализ варьирующих признаков // <http://www.genetics-soft.spb.ru>
6. Ригин Б.В., Яковлева О.В. Генетика устойчивости ячменя к токсичным ионам алюминия // Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВИР, 2005. С. 495–512
7. Carver, B.F., Ownby J.D.. Acid Soil Tolerance in Wheat // *Advances in Agronomy*. 1995. Vol. 54. P. 117–173.
8. Hede A.R., B. Skovmand, J. Lopez-Cesati. Acid soils and aluminum toxicity // M.P. Reynolds, J.I. Ortiz-Monasterio, A. McNab (eds.). *Application of physiology in wheat breeding*. Mexico, D.F.: CIMMYT. 2001. P. 172–182.

GROWTH AND DEVELOPMENT OF CUCUMBER PLANTS (*CUCUMIS SATIVUS* L.) UNDER CONTINUOUS LIGHT

Shibaeva T.G., Markovskaya E.F.

Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS,
185910 Petrozavodsk, 11, Pushkinskaya St. Tel. (8142) 762706, E-mail: kharkina@krc.karelia.ru

Abstract. The growth and development of cucumber plants *Cucumis sativus* L. were studied under five photoperiods (8, 12, 16, 20 and 24 h) and four levels of light intensity (5, 10, 14 and 18 klx). Plants were harvested at immature and virginile stages. Continuous light enhanced vegetative growth of plants at early stages of ontogenesis, but extension of daylength to 24 h at later stages gave no further increases in growth rate and dry matter accumulation in virginile plants. Plants grown under 24 h photoperiod developed reversible leaf chlorosis and epinasty. Continuous light decreased Fv/Fm, ETR, qP in virginile plants. The mechanisms involved in a plant's response to continuous light and possible causes of negative effects of continuous light (foliar chlorosis, limited plant growth and productivity) are discussed.

ВЛИЯНИЕ КРУГЛОСУТОЧНОГО ОСВЕЩЕНИЯ НА РОСТ, РАЗВИТИЕ И СОСТОЯНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ ОГУРЦА *CUCUMIS SATIVUS* L.

Шибеева Т.Г., Марковская Е.Ф.

Учреждение РАН Институт биологии Карельского НЦ РАН,
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11. Тел. (8142) 762706, E-mail: kharkina@krc.karelia.ru

Свет функционально необходим для фотосинтезирующих организмов, трансформирующих и запасающих энергию солнечной радиации в химических связях органического вещества. Вместе с тем, свет является агрессивным фактором, способным вызывать фотоингибирование, фотодинамическое разрушение фотосинтезирующего аппарата и даже гибель клеток [5, 13, 28]. Многочисленными работами показано, что в условиях круглосуточного освещения у растений развивались признаки светового повреждения листьев, чаще всего проявляющиеся в виде межжилкового хлороза и некроза [6, 7, 10, 11, 17, 20, 27, 34, 38, 40, 42, 45]. Однако, несмотря на многочисленные результаты, на сегодняшний день нет единого мнения относительно механизмов, участвующих в отклике растения на непрерывное освещение. Причинами хлороза и некроза, вызванных непрерывным освещением считают гипераккумуляцию крахмала [6, 11, 15, 17], окислительный стресс [31, 33] или выработку стрессового этилена [9, 10, 25, 44], но причинные цепи до сих пор пока не выявлены. Кроме того, температура, интенсивность света, уровень CO₂, минеральное питание и другие факторы могут оказывать модифицирующее действие

на эффект круглосуточного освещения [39]. В настоящей работе изучали влияние круглосуточного освещения на рост, развитие и состояние фотосинтетического аппарата растений огурца.

Растения огурца (*Cucumis sativus* L.) сорта Зозуля выращивали в камерах искусственного климата в сосудах с песком при температуре $23 \pm 1^\circ\text{C}$, влажности $60 \pm 5\%$. Растения поливали модифицированным питательным раствором Кнопа. Растения выращивали при разной длине дня – 8, 12, 16, 20 и 24 ч. и разной интенсивности света – 5, 10, 14 и 18 клк. Для анализа использовали растения в двух возрастных состояниях: имматурном (2–3 настоящих листа, 14 день от посадки) и виргинильном (6–8 настоящих листьев, 21 день от посадки). Определяли биомассу органов растения, площадь листьев, содержание фотосинтетических пигментов спектрофотометрическим методом, параметры флуоресценции хлорофилла (потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (F_v/F_m), относительную скорость транспорта электронов (СТЭ), коэффициенты фотохимического (qP) и нефотохимического (NPQ) тушения с помощью анализатора фотосинтеза с импульсно-модулированным освещением (MINI-PAM, Walz, Германия).

Таблица 1. Ростовые показатели растений *C. sativus*

Освещенность, клк	Фотопериод, ч	RGR, мг/г сут	NAR, мг/дм ² сут	LAR, см ² /г	SLA, дм ² /г	Эффективность использования световой энергии, мг сух веса /ч
Имматурные растения						
5	16	65,1±0,8	14±1	475±19	6,6±0,3	8,2
	20	66,5±1,1	15±1	436±39	6,0±0,6	7,5
	24	67,8±1,4	17±1	402±25	5,4±0,3	7,1
10	16	63,7±0,2	16±1	402±21	6,1±0,4	28
	20	64,1±0,2	17±2	377±46	5,6±0,6	26
	24	64,7±0,2	23±2	280±22	4,1±0,5	29
14	16	69,8±0,3	23±2	301±20	4,1±0,2	58
	20	71,2±0,2	25±2	289±21	3,9±0,3	55
	24	71,8±0,2	26±4	278±43	3,8±0,6	51
18	16	73,0±0,9	25±2	291±17	4,0±0,2	10
	20	73,4±2,1	27±2	270±15	3,9±0,2	9
	24	73,9±2,3	29±5	263±41	3,8±0,5	8
Виргинильные растения						
5	16	122±10	30±5	412±53	6,1±0,7	31
	20	132±4	35±2	382±17	5,7±0,2	36
	24	119±7	36±2	332±14	5,1±0,2	26
10	16	109±3	37±3	295±27	5,0±0,4	124
	20	109±6	48±11	234±42	3,6±0,9	115
	24	95±10	38±5	252±6	4,1±0,2	85
14	16	104±6	37±2	285±15	4,6±0,3	214
	20	108±7	50±4	218±10	3,9±0,2	199
	24	107±4	49±3	220±11	3,7±0,2	161
18	16	128±7	47±6	273±20	4,1±0,3	45
	20	135±6	59±2	230±20	3,7±0,2	48
	24	134±9	64±6	210±9	3,4±0,1	35

Анализ ростовых показателей выявил изменения реакции растений на действие круглосуточного освещения в онтогенезе. Так, показано стимулирующее влияние 24 ч. фотопериода на относительную скорость роста (RGR) (табл. 1) и накопление биомассы (рис. 1а) у растений огурца в имматурном возрастном состоянии при разных уровнях интенсивности освещения. Анализ компонентов RGR показал, что увеличение произошло за счет более высоких значений скорости чистой ассимиляции (NAR), которые компенсировали снижение удельной площади листьев (SLA), влекущее за собой снижение отношения листовой поверхности к общему весу растения (LAR) (табл. 1). Это не согласуется с данными литературы [19, 37], где было показано, что длинный день может приводить к увеличению накопления биомассы за счет повышения LAR. Возможно, снижение SLA с увеличением фотопериода в наших экспериментах связано с увеличением интеграла света, что согласуется с ранее полученными для огурца дан-

ными [29], в т.ч. при круглосуточном освещении [42]. Повышение RGR за счет NAR при круглосуточном освещении отмечалось у ряда видов культурных растений [24]. Однако в наших экспериментах эффект стимуляции роста не наблюдался у виргинильных растений, у которых отмечалось снижение не только LAR, но и NAR, и, как следствие, снижение RGR (табл. 1) и накопления биомассы (рис. 1б). Эффективность использования световой энергии при 24 ч. фотопериоде уже на иматурной стадии, когда увеличение фотопериода способствовало росту, не отличалась от таковой при 20 ч. фотопериоде, а на виргинильной стадии снижалась при всех уровнях освещенности (табл. 1). В литературе имеются данные о стимуляции вегетативного роста растений (салат, редис, турнепс, томат, перец) в течение некоторого времени за счет 24 ч. фотопериода [12, 21, 22, 23, 24]. В целом, данные относительно влияния круглосуточного освещения на накопление сухого вещества растениями весьма противоречивы и часто это связано с различной постановкой экспериментов, разным возрастом экспериментальных растений и модифицирующим влиянием других факторов среды [39].

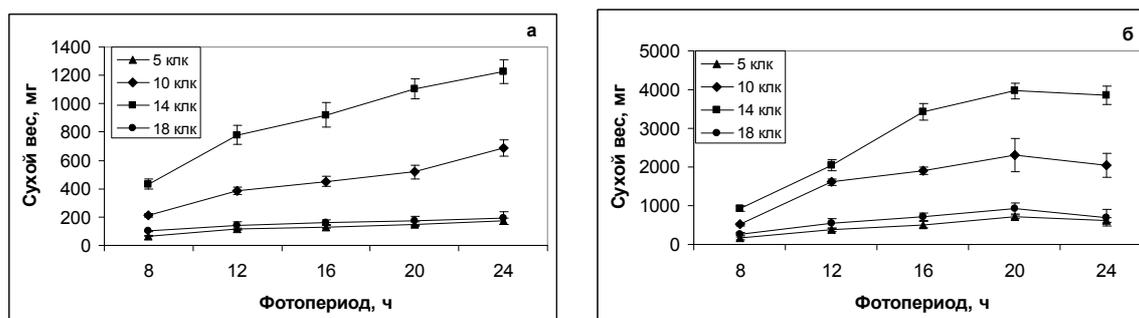


Рисунок 1. Влияние фотопериода на биомассу растений *C. sativus* L. при разных уровнях освещения (5, 10, 14, 18 клк) в иматурном (а) и виргинильном (б) возрастных состояниях.

Увеличение фотопериода от 8 до 20–24 ч. при разных уровнях освещенности стимулировало увеличение доли биомассы корней у растений от 10 до 20–23 %, что соответствует данным литературы для других культур [7]. Этот эффект важен для культуры огурца, как растения с индетерминантным типом роста побега, реализация органогенного потенциала которого ограничивается относительно слабым развитием корневой системы [4, 46].

Исследование влияния фотопериода на скорость появления листьев показало, что этот процесс стимулируется при увеличении фотопериода от 8 до 16 ч., но затем не изменяется вплоть до круглосуточного освещения при разных уровнях освещенности. Полученные нами данные не согласуются с результатами работ Лисовского и Долгушева [1], где показано ингибирование вегетативного развития некоторых короткодневных видов круглосуточным освещением, и несколько расходятся с результатами, полученными Львовой [2], где различные сорта огурца, выращиваемые при 24 ч. фотопериоде в течение двух месяцев имели на 6–8 листьев больше, чем растения при длине дня 12 ч. Вопрос об участии в этих процессах интеграла света остается открытым, хотя было показано, что количество листьев у огурца увеличивается с увеличением интеграла света и не зависит от продолжительности фотопериода, включая круглосуточное освещение [42].

Результаты настоящей работы показали, что снижение продуктивности у виргинильных растений, которое отмечается при 24 ч. фотопериоде тесно связано с состоянием фотосинтетического аппарата (ФСА), отдельные показатели которого демонстрируют признаки фотоингибирования. Оно проявлялось в значительном снижении значений F_v/F_m , СТЭ и qP у активно растущих листьев в условиях круглосуточного освещения относительно других длинных фотопериодов. Из литературы известно, что фотозащитная регуляция фотосинтеза по принципу обратной связи приводит к фотоингибированию, если ночное восстановление является неполным [16], что может иметь место при круглосуточном освещении. Считается, что при длительных воздействиях света высокой интенсивности возрастает время жизни возбужденных состояний хлорофилла и увеличивается скорость генерации активных форм кислорода (АФК). Можно предположить, что действие света умеренной интенсивности, но в течение 24 ч. в сутки, также может стимулировать генерацию АФК и приводить, как и свет высокой ин-

тенсивности, к угнетению процессов фотосинтеза и деструкции ФСА [3, 30]. Это предположение поддерживается данными по увеличению NPQ в семядольных листьях у имматурных растений на 24 ч. фотопериоде, что предотвращало фотоинактивацию и фотоповреждение ФСII [41], снижая генерацию АФК [14]. У виргинильных же растений величина NPQ снижалась, указывая на неспособность к тепловому рассеиванию избытка энергии. Известно, что фотоингибирование реакционного центра (РЦ) ФС II, вызванное действием видимого света высокой интенсивности на ФСА, может быть обратимым («динамическим») и необратимым («хроническим») [18]. В наших экспериментах, судя по восстановлению значений F_v/F_m у листьев, закончивших активный рост, процесс фотоингибирования ФС II связан только с инактивацией РЦ ФС II [32], а не его повреждением при круглосуточном освещении, и оказался обратимым. Функциональная инактивация ФСА у виргинильных растений при 24 ч. фотопериоде сопровождалась уменьшением общего содержания хлорофиллов (с проявлением признаков межжилкового хлороза) и их доли в ССК, а так же увеличением содержания каротиноидов (табл. 2). Признаки хлороза проявлялись у виргинильных растений на активно растущих листьях. Со временем, у заканчивающих рост листьев наблюдалось частичное устранение признаков хлороза и восстановление зеленой окраски листьев, в то время как новые активно растущие листья приобретали более выраженные признаки хлороза. Также в условиях 24 ч. фотопериода при всех уровнях освещенности наблюдалась эпинастия листьев. Снижение содержания хлорофилла на единицу веса листа при круглосуточном освещении, сопровождаемое развитием хлороза, было отмечено в работах на томате [6, 11], перце [11], баклажане [33]. Можно предположить, что снижение содержания хлорофиллов является способом сохранения ФСА за счет снижения генерации количества АФК, что визуально может усиливать эффект хлороза. Этот процесс адаптации к круглосуточному освещению может приводить к модификации распределения хлорофилла между фотосистемами и изменению размеров фотосистем [15]. Для огурца эта адаптация скорее приводит, как и у томата [15], к снижению углеводного метаболизма, что в свою очередь ведет к частичному фотоокислению хлорофилла и, как следствие – к развитию хлороза, но, как показали наши опыты, этот процесс обратим. Увеличение фракции каротиноидов в листьях огурца при круглосуточном освещении может свидетельствовать о возможном их участии в защите ФСА от фотоингибирования [12].

Таблица 2. Содержание пигментов и параметры фотосинтетического аппарата листьев *C. sativus*

Освещенность, клк	Фотопериод, ч	Хлорофилл $a+b$, мг/г сухой массы	Хлорофилл a/b	Доля хлорофилла в ССК, %	Каротиноиды, мг/г сухой массы	Хлорофилл /каротиноиды
Имматурные растения						
5	16	19,8±0,8	2,6±0,1	61±1	3,7±0,4	5,4±0,5
	20	20,2±1,3	2,4±0,2	65±4	3,4±0,4	5,9±0,5
	24	18,8±1,3	2,2±0,2	69±5	2,7±0,3	7,2±0,9
10	16	17,3±0,4	2,8±0,2	58±3	7,3±0,4	2,4±0,1
	20	18,3±0,7	2,6±0,2	61±3	7,6±0,4	2,4±0,1
	24	15,9±0,6	2,1±0,1	71±2	5,1±0,4	3,1±0,2
14	16	17,4±1,3	1,8±0,2	88±2	2,0±0,2	9,0±1,5
	20	18,5±0,8	2,0±0,2	87±2	2,0±0,2	9,3±1,0
	24	15,1±1,0	1,9±0,2	85±2	2,0±0,1	7,6±0,9
Виргинильные растения						
5	16	17,6±1,5	2,1±0,3	72±2	2,7±0,2	6,8±0,6
	20	18,1±0,9	2,4±0,4	67±3	3,6±0,3	6,1±0,6
	24	13,9±2,2	2,7±0,3	60±4	4,1±0,4	4,7±0,8
10	16	17,1±0,8	2,1±0,2	83±4	1,9±0,4	7,2±1,7
	20	16,0±0,4	2,6±0,3	74±5	2,5±0,6	4,8±0,7
	24	14,2±1,3	2,7±0,5	74±6	2,8±0,6	4,6±0,9
14	16	17,2±1,5	2,0±0,2	84±3	2,3±0,3	7,7±1,6
	20	17,7±1,3	2,5±0,4	80±4	2,5±0,4	7,1±1,0
	24	13,3±0,3	3,1±0,5	71±6	3,0±0,6	4,6±0,8
18	16	12,3±1,2	2,9±0,4	58±5	2,9±0,4	4,2±0,5
	20	14,4±1,4	2,5±0,3	61±6	2,6±0,4	4,4±0,6
	24	9,6±1,1	3,6±0,9	45±4	3,9±0,4	2,9±0,3

Проведенные исследования показали, что при выращивании растений огурца до виргинильной стадии развития в условиях круглосуточного освещения происходит снижение скорости роста, уменьшение накопления биомассы, снижение содержания хлорофиллов с проявлением признаков мезжилкового хлороза, увеличение содержания каротиноидов, ингибирование функциональной активности ФСА и изменение ориентации листьев. В литературе имеются различные гипотезы о причинах развития хлороза в условиях круглосуточного освещения: неспособность листа экспортировать фотоассимиляты [11], высокий уровень фотоокислительного стресса [31, 33], выработка стрессового этилена [8, 9, 25, 44] и представления о нефотопериодической природе повреждения листьев в этих условиях [20, 26, 27, 35, 36, 40, 43, 45]. По нашим представлениям, круглосуточное освещение приводит к ингибированию функциональной активности растительного организма, и адаптивный ответ прежде всего включает морфологические изменения габитуса растения и снижение содержания хлорофиллов, как самый простой способ понижения фотосинтетической функции, связанной прежде всего со снижением выработки АФК и защитой организма от фотоокисления. Это состояние индуцибельное, оно сохраняется в период максимальной функциональной активности листа, что совпадает с периодом активного роста, и имеет проявление в виде обратимого хлороза в условиях круглосуточного освещения. Лист, закончивший рост, способен к восстановлению исходного состояния ФСА и ликвидации симптомов хлороза.

ЛИТЕРАТУРА

1. Лисовский Г.М., Долгушев В.А. Очерки частной светокультуры растений. Новосибирск: Наука, 1986. 129 с.
2. Львова И.Н. Влияние светового режима на морфогенез разных сортов огурца. Свет и морфогенез растений (Куперман Ф.М., Ржанова Е.И.). М.: Изд-во Московского ун-та, 1978. С. 113–136.
3. Мерзляк М.Н. Активированный кислород и жизнедеятельность растений. Сорос. обр. ж., 1999. 9, 20–26.
4. Харькина Т.Г. Соотношение между надземными и подземными органами в онтогенезе *Cucumis sativus* L. Контроль состояния и регуляция функций биосистем. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1995. С. 30–35.
5. Рубин А.Б. Принципы организации и регуляции первичных процессов фотосинтеза // Тимирязевские чтения LV. Пушкино: ОНТИ ПНЦРАН. 1995. 38 С.
6. Bradley F.M., Janes H.W. Carbon partitioning in tomato leaves exposed to continuous light // Acta Hort. 1985. 174. P. 293–302.
7. Craker L.E., Seibert M., Clifford J.T. Growth and development of radish (*Raphanus sativus* L.) under selected light environments // Ann. Bot. 1983. 51. P. 59–64.
8. Cushman K.E., Tibbitts T.W. The ethylene-action inhibitor silver thiosulfate reduces continuous irradiation injury in potato // ASGSB Bull. 1992. 6, 40.
9. Cushman K.E., Tibbitts T.W. The role of ethylene in the development of constant-light injury of potato and tomato // J. Am. Soc. Hort. Sci. 1998. 123(2). P. 239–245.
10. Cushman K.E., Tibbitts T.W., Sharkey T.D., Wise R.R. Constant-light injury of tomato: Temporal and spatial patterns of carbon dioxide assimilation, starch content, chloroplast integrity, and necrotic lesions // J. Am. Soc. Hort. Sci. 1995. 120. P. 1032–1040.
11. Demers D.A. Physiologie, photosynthèse et métabolisme carboné de plants de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) et de poivron (*Capsicum annuum* L.) cultivés sous de longues photoperiods. Thèse de Doctorat, Faculté des Études Supérieures, Université Laval, Ste-Foy, Québec, Canada. 1998.
12. Demers D.A., Gosselin A. Growing greenhouse tomato and sweet pepper under supplemental lighting: optimal photoperiod, negative effects of long photoperiod and their causes // Acta Hort., 2002. 580. P. 83–88.
13. Demmig-Adams B., Adams W.W. III. Photoprotection and Other Responses of Plants to High Light Stress // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1992. 43. P. 599–626.
14. Demmig-Adams B., Adams W.W. III. Antioxidants in photosynthesis and human nutrition // Science, 2002. 298. P. 2149–2153.
15. Dorais M. Aspects cultureux et physiologiques de la tomate et du poivron de serre soumis à un éclairage d'appoint. Thèse de doctorat faculté des études supérieures, Université Laval, Québec, Canada. 1992.
16. Franklin K.A., Lerner V.S., Whitelam G.C. Light Signals, Phytochromes and Cross talk with other environmental Cues // J. Exp. Bot. 2004. 55: 395.
17. Gestel, N.C., Nesbit, A.D., Gordon, E.P., Green, C., Pare, P.W., Thompson, L., Peffley, E.B., Tissue, D.T. Continuous light may induce photosynthetic downregulation in onion – consequences for growth and biomass partitioning. // Physiol. Plantarum. 2005. 125. P. 235–246.

18. Gomez I., Porez-Rodriguez E., Vinegla B., Figueroa F.L., Karsten U. Effects of solar radiation on photosynthesis, UV-absorbing compounds and enzyme activities of the green alga *Dasycladus vermicularis* from southern Spain // J. Photochem. and Photobiol. 1998. B 47. P. 46–57.
19. Heide O.M., Hay R.K.M., Baugeröd H. Specific day length effects on leaf growth and photosynthesis of high-latitude grasses // Ann. Bot. 1985. 55. P. 579–586.
20. Hillman W.S. Injury of tomato plants by continuous light and unfavorable photoperiodic cycles // Amer. J. Bot., 1956. 43. P. 89–96.
21. Hori Y., Tatsumi M., Shiraishi K. Studies on the growth of vegetables in relation to light conditions. II. The effects of prolonged illumination on the growth of vegetables // Bull. Hort. Res. Stn. Jpn., 1968. A 7: 173–185.
22. Ikeda A., Nakayama S., Kitaya Y., Yabuki K. Basic study on material production in plant factory. (1) Effects of photoperiod, light intensity and CO₂ concentration on photosynthesis of lettuce // Environ. Control Biol. 1988a. 26. P. 107–112.
23. Ikeda A., Nakayama S., Kitaya Y., Yabuki K. Basic study on material production in plant factory. (2) Effects of photoperiod, light intensity and CO₂ concentration on photosynthesis of turnip // Environ. Control Biol. 1988b. 26. P. 113–117.
24. Inada K., Yabumoto Y. Effect of light, quality, daylength and periodic temperature variation on the growth of lettuce (*Lactuca sativa*) and radish (*Raphanus sativus*) plants // Jap. J. Crop Sci. 1989. 58, 4. P. 689–694.
25. Jensen E.B., Veierskov B. Interaction between photoperiod, photosynthesis and ethylene formation in tomato plants (*Lycopersicon esculentum* cv. Ailsa Craig and ACC-oxidase antisense pTOM13) // Physiol. Plant. 1998. 103. P. 363–368.
26. Ketellapper H.J. Diurnal periodicity and plant growth // Physiol. Plantarum, 1969. 22(5). P. 899–907.
27. Kristoffersen T. Interactions of photoperiod and temperature in growth and development of young tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill.) // Physiol. Plant. 1963. 16. P. 1–98.
28. Long S.P., Humphries S., Falkowski P.G. Photoinhibition of Photosynthesis in Nature // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1994. 45: 633–662.
29. Lorenz H.P. Modelluntersuchungen zur Klimareaktion von Wachstumskomponenten am Beispiel Salatgurkenpflanzen (*Cucumis sativus* L.) – Ein Beitrag zur Temperaturführung in Gewächshäusern. Thesis: Fakultät für Gartenbau und Landeskultur der Technischen Universität Hannover. 1980.
30. Mahalingam R., Fedoroff N. Stress response, cell death and signaling: the many faces of reactive oxygen species // Physiol. Plantarum. 2003. 119(1): 56–68.
31. Masuda M., Yamaguchi T., Murakami K., Kosaka S. Effects of continuous light intensity on dry mass yield, light-induced leaf injury and superoxide dismutase activity in pepper and eggplant // J. Soc. High Tech. Agr. 2002. 14 (1). P. 32–37.
32. Mizusawa N., Yamamoto N., Miyao M. Characterization of damage to the D1 protein of photosystem II under photoinhibitory illumination in non-phosphorylated and phosphorylated thylakoid membranes // J. Photochem. Photobiol. B. Biol. 1999. 48. P. 97–103.
33. Murage E., Masuda M. Response of pepper and eggplant to continuous light in relation to leaf chlorosis and activities of antioxidative enzymes // Sci. Hortic. 1997. 70. P. 269–279.
34. Murage E., Watashiro N., Masuda M. Leaf chlorosis and carbon metabolism of eggplant in response to continuous light and carbon dioxide // Sci. Hortic. 1996. 67. P. 27–37.
35. Ohyama K., Omura Y., Kozai T. Effects of air temperature regimes on physiological disorders and floral development of tomato seedlings grown under continuous light // Hort. Sci. 2005. 40. P. 1304–1306.
36. Omura Y., Oshima Y., Kubota C., Kozai T. Treatments of fluctuating temperature under continuous light enabled the production of quality transplants of tomato, eggplant and sweet pepper // Hort. Sci. 2001. 36. P. 508.
37. Solhaug K.A. Influence of photoperiod and temperature on dry matter production and chlorophyll content in temperate grasses // Norweg. J. Agric. Sci. 1991. 5. P. 365–383.
38. Stutte G.W., Yorio N.S., Wheeler R.M. Interacting effects of photoperiod and photosynthetic photon flux on net carbon assimilation in potato leaves // J. Am. Soc. Hortic. Sci. 1996. 121. P. 264–268.
39. Sysoeva M.I., Markovskaya E.F., Shibaeva T.G. Plants under continuous light: a review // Plant Stress, 2010. 4(1): 5–17.
40. Tibbitts T.W., Bennett S.M., Cao W. Control of continuous irradiation injury on potato with daily temperature cycling // Plant Physiol. 1990. 93. P. 409–411.
41. Warner M.E., Fitt W.K., Schmidt G.W. Damage to photosystem II in symbiotic dinoflagellates: a determinant of coral bleaching // Proc Natl Acad Sci USA. 1999. 96. P. 8007–8012.
42. Warrington I.J., Norton R.A. An evaluation of plant growth and development under various daily quantum integrals // J. Am. Soc. Hortic. Sci. 1991. 116. P. 544–551.
43. Went F.W., Sheps L.O. Environmental factors in regulation of growth and development: ecological factors // Plant Physiology. Treatise, Vol. 5a. NY-London. 1969.

44. Wheeler R.M., Peterson B.V., Stutte G.W. Ethylene production throughout growth and development of plants // Hort. Sci. 2004. 39. P. 1541–1545.

45. Wheeler R.M., Tibbitts T.W. Growth and tuberization of potato (*Solanum tuberosum* L.) under continuous light // Plant Physiol. 1986. 80. P. 801–804.

46. Zijlstra S., Groot S.P.C., Jansen J. Genotypic variation of rootstocks for growth and production in cucumber; possibilities for improving the root system by plant breeding // Sci. Hort. 1994. 56(3). P. 185–196.

NITROGEN COMPOUNDS IN THE ORGANS OF SILVER BIRCH AND CURLY BIRCH SAPPLINGS, AND THEIR RESPONSE TO NITROGEN TREATMENTS

Shulyakovskaya T.A., Repin A.V., Shreders S.M.

Forest research institute of Karelian research center of Russian academy of sciences, Petrozavodsk, Pushkinskaya St., 11.
Tel. (8142)768160. E-mail: sea39@rkmail.ru

Abstract. A study was carried out to find distinctions in the nitrogen status of plants of two forms of the birch species *Betula pendula* early in the ontogeny, and to compare their responses to nitrogen application to the soil. Compared to silver birch, curly birch had higher nitrogen supply to the organs, higher concentrations of the main transport nitrogen compound – amino acid citrulline – in the trunk, and the concentration of glutamic acid – a central link in nitrogen metabolism – in the leaves is maintained at a certain level during the growing season. Application of nitrogen fertilizers to the soil resulted in a notable rise in the content of protein nitrogen in the bark and wood of 3-year-old curly birch saplings during intensive cambial activity (July). High dose nitrogen treatments significantly enlarged the amount of amino acids in the leaves and, especially, in the bark of curly birch. Curly birch saplings responded to a moderate dose nitrogen treatment with weight increment, when the whole plant weight increased by 42 %, and the weight of axial organs – by 57 % compared to the control.

АЗОТИСТЫЕ СОЕДИНЕНИЯ В ОРГАНАХ САЖЕНЦЕВ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ И КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ И ИХ РЕАКЦИЯ НА ПОДКОРМКИ АЗОТОМ

Шуляковская Т.А., Репин А.В., Шредерс С.М.

Учреждение Российской академии наук Институт леса КарНЦ РАН,
г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11. Тел. (8142)768160. E-mail: sea39@rkmail.ru

Азот является лимитирующим фактором роста и развития древесных растений [8]. Существует тесная взаимосвязь между скоростью обеспечения азотом и расходом его с одной стороны и скоростью роста с другой. Внутренний азотный статус дерева может воздействовать не только на суммарную скорость роста [6], но также на внутреннее распределение потребления С и N. Наибольшее количество азота потребляется на синтез белка и хлорофилла. Недостаток хлорофилла уменьшает фотосинтез и, таким образом, отрицательно сказывается на росте. Источником значительной части азота, используемого для формирования листьев весной, является ремобилизация его запасов в растении [5]. Листья используют энергию и углеродные соединения, созданные при фотосинтезе, для ассимиляции азота в первоначальные аминокислоты (глутамин и глутамат). Аминогруппы этих продуктов обмена затем перемещаются путем реакций трансминирования для формирования множества аминокислот, необходимых для синтеза белков и других целей [4, 7, 8].

Ранние этапы онтогенеза березы повислой *Betula pendula* Roth и ее формы – карельской березы изучены очень мало. Теоретический интерес представляют сведения о том, различаются ли однолетние сеянцы двух форм березы одного вида в метаболическом плане; какие особенности азотного обмена (важнейшего из всех) намечаются в органах карельской березы, растущей в одинаковых условиях с березой повислой, на ранних этапах онтогенеза. Практический интерес представляют способы воздействия на метаболизм сеянцев березы для ускорения и усиления образования узорчатой древесины ствола карельской березы, и в результате – получения желаемой морфологической формы березы аномального строения. Целью работы являлось исследование динамики азотистых соединений у сеянцев карельской