

УДК 635.64:581.132

ОЦЕНКА ЭФФЕКТИВНОСТИ ДРОП-ОБРАБОТКИ РАСТЕНИЙ ТОМАТА ДЛЯ ПРЕДОТВРАЩЕНИЯ ФОТОПОВРЕЖДЕНИЯ ЛИСТЬЕВ В УСЛОВИЯХ КРУГЛОСУТОЧНОГО ОСВЕЩЕНИЯ*

Т.Г.Шибеева¹, кандидат биологических наук, Е.Ф.Марковская², доктор биологических наук,
Е.Н.Икконен¹, Е.Г.Шерудило¹, кандидаты биологических наук

¹Институт биологии Карельского научного центра РАН, 185910, Петрозаводск

²Петрозаводский государственный университет, 185910, Петрозаводск

E-mail: shibaeva@krc.karelia.ru

Изучали влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры (ДРОП-обработка) до закаливающих значений в условиях круглосуточного освещения на разных фазах пререпродуктивного развития на рост и развитие растений томата. Показана неодинаковая эффективность ДРОП-обработки на разных фазах развития растений в предотвращении или ослаблении фотоповреждения листьев в последствии при последующем продолжении роста в условиях круглосуточного освещения. ДРОП-обработка (ежесуточное снижение температуры с 26 до 10°С на 2 ч) на этапе гетеротрофного проростка и ювенильных растений оказалась неэффективной для предотвращения хлороза листьев в последствии. Действие ДРОП в период имматурного и виргинильного возрастных состояний проявило больший защитный эффект, снижая степень хлороза листьев. Максимальный эффект был получен у растений, подвергнутых ДРОП-обработке в течение всего пререпродуктивного периода.

CONTROL OF CONTINUOUS IRRADIATION INJURY ON TOMATO PLANTS WITH A TEMPERATURE DROP: EFFECTIVENESS EVALUATION

Shibaeva T.G., Markovskaya E.F., Ikkonen E.N., Sherudilo E.G.

The effects of a daily short-term low temperature treatment (DROP) applied during different pre-reproductive developmental stages on growth and development of tomato plants grown under continuous light (CL) has been studied. It was shown that DROP treatment applied to plants of different age is not equally effective in preventing or moderating CL injury in tomatoes grown under CL. DROP treatment (daily decrease of temperature from 26 to 12 °C for 2 h) of seedlings and juvenile plants proved to be ineffective in preventing leaf chlorosis in the aftereffect. DROP treatment of immature and virginile plants had moderate protective effect, reducing the degree of leaf chlorosis. Maximum effect was obtained when plants were treated by DROP throughout the whole prereproductive period.

Ключевые слова: томат, фотопериод, круглосуточное освещение, хлороз, низкая температура

Key words: tomato, photoperiod, continuous light, chlorosis, low temperature

Растения томата требовательны к условиям освещения, особенно в ранние фазы роста и развития. Обычно рассаду томата выращивают при фотопериоде 12-16 ч и высокой интенсивности света (до 300 мкмоль/(м² с) [1]. Увеличение фотопериода до 24 ч (круглосуточное освещение) при относительно низкой плотности потока фотонов может являться одним из путей экономии ресурсов и повышения продуктивности растений [1-3], особенно при выращивании в зимнее время [4]. Однако известно о негативном влиянии длинных фотопериодов (более 17-20 ч) на рост и продуктивность некоторых растений [1, 5, 6]. Томат является одной из наиболее чувствительных к круглосуточному освещению сельскохозяйственных культур, у которой в этих условиях отмечается световое повреждение листьев, проявляющееся в виде межжилкового хлороза, что отрицательно сказывается на росте, развитии и продуктивности растений [5, 6]. Известно, что переменные суточные темпера-

туры (термопериод с градиентом более 8 °С) в определенной степени предотвращают развитие хлороза листьев в условиях круглосуточного освещения у некоторых растений семейства *Solanaceae*, в том числе у томата [7-9]. Нами ранее показано, что ежесуточные кратковременные снижения температуры до закаливающих значений (ДРОП-обработка, от англ. *drop* – падение) не только предотвращают развитие хлороза листьев у растений томата, растущих в условиях круглосуточного освещения, но и увеличивают биомассу, площадь и число листьев у молодых растений по сравнению с растениями, выращенными в условиях суточного температурного градиента [10], снижая при этом энергозатраты [11].

Давно установлено, что чувствительность томата к круглосуточному освещению меняется в онтогенезе и имеются периоды, когда растения наиболее чувствительны к избытку света [7], но изучение этого феномена не получило продолжения и причины

* Исследования выполнены с использованием оборудования Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 14-04-00840 а.

различной чувствительности растений томата к круглосуточному освещению не обсуждали. Отсутствуют и работы по реакции растений томата разных возрастных состояний на ДРОП-воздействия в условиях круглосуточного освещения.

Целью данной работы было изучение влияния ежесуточных кратковременных снижений температуры (ДРОП) на разных фазах пререпродуктивного развития растений на рост и развитие томата в условиях круглосуточного освещения.

Методика. Объектом исследования служили растения томата (*Lycopersicon esculentum* Mill.) гибрид Верлиока F₁. Опыты проводили в камерах искусственного климата при стабильных условиях освещенности и влажности (плотность потока фотонов 155 мкмоль/(м² с) ФАР, влажность 70 %). Полив полным питательным раствором (рН 6,2-6,4). В разные периоды развития растения подвергали действию ДРОП (ежесуточному снижению температуры до 10 °С на 2 ч).

Опыт 1. Действие ДРОП на этапе проростка с гетеротрофным типом питания. Семена проращивали в темноте при постоянной температуре 22 °С (контроль) и переменном температурном режиме (20 ч при 22 °С и 2 ч при 10 °С) (вариант ДРОП) в течение 5 сут. Затем все проростки высаживали в контейнеры с песком и растения обоих вариантов выращивали при постоянной температуре 26 °С и 24-часовом фотопериоде.

Опыт 2. Действие ДРОП в ювенильном, имматурном и виргинильном возрастных состояниях. Семена проращивали в термостате при постоянной температуре 28 °С в течение 3 сут, затем проростки высаживали в контейнеры с песком и выращивали в течение прегенеративного периода (36 сут). Растения были разделены на 5 групп – контроль, ПТ, ДРОП 1, ДРОП 2 и ДРОП 3. Контрольные растения выращивали при 16-часовом фотопериоде и суточном температурном градиенте (день/ночь) 26/20 °С. Растения опытных вариантов выращивали при 24-часовом фотопериоде. Растения варианта ПТ в течение всего пререпродуктивного периода выращивали при постоянной температуре 26 °С. Растения варианта ДРОП 1 подвергали действию ДРОП в период от состояния автотрофного проростка до ювенильного возрастного состояния (1-2 настоящих листа) в течение 14 сут, варианта ДРОП 2 – от ювенильного до виргинильного возрастного состояния (7-9 настоящих листьев) в течение 19 сут, варианта ДРОП 3 – в течение всего пререпродуктивного периода в течение 33 сут.

В ходе опыта проводили анализ ювенильных, имматурных (3-4 настоящих листа) и виргинильных растений. Сухую массу растения определяли путем взвешивания после сушки в термостате при 105 °С. Оценку хлороза листьев проводили визуально по 5-балльной шкале:

0 – отсутствие хлороза, 1 – 20; 2 – 40; 3 – 60; 4 – 80, 5 – 100 %-ное повреждение (лист полностью обесцвечен). Для исследования содержания фотосинтетических пигментов брали пробы из 1-2-го листьев у ювенильных растений и 5-го листа у виргинильных. Содержание хлорофилла (Хл) *a* и *b* и каротиноидов (Кар) определяли спектрофотометрически (СФ-2000, “Спектр”, Россия) в экстракте 96 %-ного этилового спирта [12].

Для измерений флуоресценции хлорофилла использовали анализатор фотосинтеза с импульсно-модулированным освещением (MINI-PAM, “Walz”, Германия). Определяли потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (F_v/F_m) после 20-минутной темновой адаптации всех листьев на растении, чьи размеры позволяли провести измерения. Выход электролитов из тканей листьев определяли при помощи кондуктометра HI 8733 (“Hanna”, Германия) и оценивали в процентах от полного их выхода после кипячения образца. Для измерений использовали 2-й лист имматурных растений и 5-й – виргинильных.

Все эксперименты были проведены в 2-кратной повторности. На рисунках и в таблицах представлены средние значения и их стандартные ошибки. Разницу между средними значениями считали значимой при $P < 0,05$.

Результаты и обсуждение. Выращивание растений томата при круглосуточном освещении и постоянной температуре (вариант ПТ) привело к развитию хлороза активно растущих листьев (4-5 баллов) (рис. 1). Содержание фотосинтетических пигментов (Хл и Кар) было ниже, чем в контроле, уже у ювенильных растений, у виргинильных растений в 3 раза снизилось содержание хлорофиллов и на 30 % каротиноидов (табл. 1). Значения F_v/F_m листьев разных ярусов (со 2-го по 7-й) были значительно ниже, чем в контроле (рис. 2). При этом выявлена очень сильная вариабельность значений F_v/F_m , связанная с гетерогенностью степени повреждения листовых пластинок. Аналогичные данные получены на листьях томата с развивающимся хлорозом вследствие поражения грибковой инфекцией [13]. К концу пререпродуктивного



Рис. 1. Внешний вид 5-го листа растений томата в виргинильном возрастном состоянии (7-8 настоящих листьев).

Табл. 1. Содержание и отношение фотосинтетических пигментов у растений разных возрастных состояний (Ю – ювенильное, В – виргинильное)

Вариант опыта	Хл $a + b$, мг/г сухой массы		Хл a/b		Кар, мг/г сухой массы	
	Ю	В	Ю	В	Ю	В
Контроль	13,7±0,2	17,1±0,1	3,2±0,1	1,5±0,1	3,1±0,1	2,0±0,2
ПТ	11,9±0,2	5,6±0,6	2,7±0,1	3,4±0,1	2,5±0,1	1,4±0,1
ДРОП 1	12,7±0,7	8,7±0,8	2,8±0,1	2,5±0,4	2,7±0,1	1,6±0,1
ДРОП 2	11,9±0,6	11,5±0,2	2,7±0,1	1,6±0,3	2,5±0,1	1,4±0,3
ДРОП 3	12,7±0,7	10,8±0,6	2,8±0,1	1,1±0,1	2,7±0,1	1,3±0,2

периода биомасса растений варианта ПТ была достоверно ниже, чем у контрольных растений (рис. 3).

Применение ДРОП-обработки на этапе гетеротрофного проростка не повлияло на чувствительность/устойчивость фотосинтетического аппарата (ФА) растений томата к круглосуточному освещению и не предотвратило светового повреждения листьев на последующих фазах развития растения. Появление первых признаков светового повреждения листьев в виде межжилкового хлороза наблюдали у имматурных растений контрольного и опытного вариантов в условиях круглосуточного фотопериода. Значения F_v/F_m не различались у растений обоих вариантов и существенно снижались у виргинильных растений (табл. 2), что указывает на их стрессовое состояние. Сильное развитие хлороза листьев сопровождалось практически двукратным увеличением выхода электролитов у виргинильных растений, свидетельствуя о повреждении мембран клеток листьев и усилении стрессовой нагрузки на растение (табл. 2).

ДРОП-обработка растений в период от мезотрофного проростка до ювенильного возрастного состояния (ДРОП 1) оказалась малоэффективной для предотвращения развития хлороза в последующем в условиях круглосуточного освещения, лишь незначительно снизив степень хлороза (4-4,5 балла) (рис. 1), что подтвердилось и данными по содержанию Хл (табл. 1), и значениями F_v/F_m (рис. 2), которые были несколько выше у растений варианта ДРОП 1, чем у растений варианта ПТ. Биомасса растений варианта ДРОП 1 была сопоставимой с вариантом ПТ и достоверно ниже, чем у контрольных растений (рис. 3).

ДРОП-обработка растений в период имматурного и виргинильного возрастных состояний (ДРОП 2) значительно снизила степень повреждения листьев (2-2,5 балла). Листья растений, обработанных ДРОП в течение всего рассадного периода (ДРОП 3), почти не имели признаков световых повреждений (0,5 балла) (рис. 1), лишь местами у них наблюдалась небольшая пятнистость в период интенсивного роста листа. Высокие значения F_v/F_m в варианте ДРОП 3 свидетельствовали об отсутствии стрессового состояния ФА листьев, в то время как в варианте ДРОП 2 значения F_v/F_m были низкими для 5-7-го листа и при этом наблюдалась большая вариабельность показателя (рис. 2). По содержанию Хл варианты ДРОП 2

Табл. 2. Влияние ДРОП-обработки гетеротрофных проростков на потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (F_v/F_m) и выход электролитов растений томата в условиях круглосуточного освещения и постоянной температуры

Вариант опыта	Имматурные растения	Виргинильные растения
F_v/F_m		
Контроль	0,823±0,002	0,599±0,095
ДРОП	0,824±0,002	0,541±0,083
Выход электролитов, % от полного		
Контроль	18,0±0,7	37,5±1,4
ДРОП	19,4±0,8	41,0±1,9

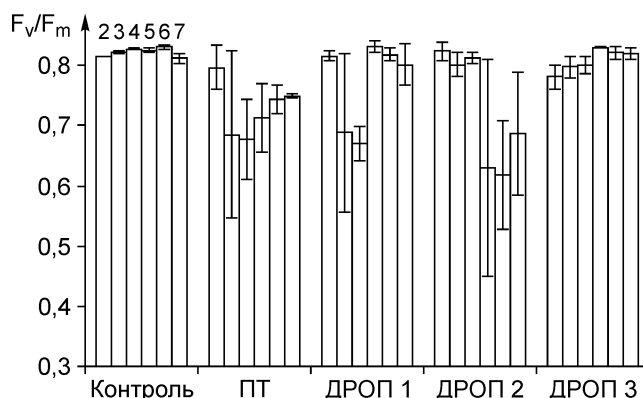


Рис. 2. Потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (F_v/F_m) виргинильных растений томата в конце пререпродуктивного периода; 2-7 – порядковый номер листа.

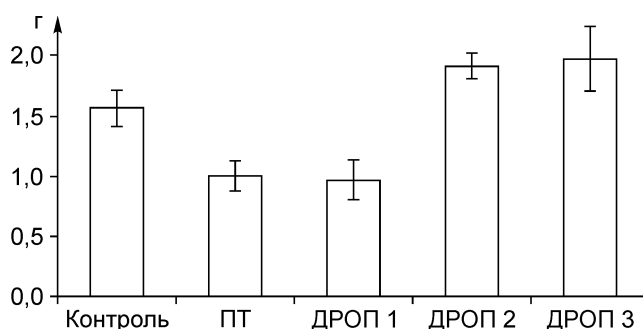


Рис. 3. Сухая масса виргинильных растений томата в конце пререпродуктивного периода, г.

и ДРОП 3 были сопоставимы, превосходя по значениям вариант ПТ, но имея более низкие значения, чем в контроле (табл. 1). Растения вариантов ДРОП 2 и ДРОП 3 имели схожую биомассу, превышающую биомассу контроля (рис. 3).

Результаты исследования показали, что при выращивании растений томата в условиях 24-часового фотопериода и постоянной температуры у имматурных растений начинают развиваться признаки фотоповреждения листьев, что может свидетельствовать об избытке поступающей световой энергии и/или о неблагоприятности режима круглосуточного светового дня. ДРОП-обработка на разных фазах развития растений показала неодинаковую эффективность в предотвращении или ослаблении фотоповреждения листьев в условиях круглосуточного освещения. Причины световых повреждений листьев и механизмы реакции растений на длинные фотопериоды до сих пор остаются дискуссионными [5, 6, 14]. Возрастную чувствительность томата к круглосуточному освещению отметил W.S. Hillman [7] – быстрее всего хлороз листьев развивался при круглосуточном освещении растений в возрасте 4-7 листьев, а у более молодых или взрослых растений выявлена устойчивость к такому освещению в течение более длительного времени. Эти результаты и наши данные по зависимости чувствительности томата к действию переменных температур, предотвращающих развитие хлороза листьев в условиях круглосуточного освещения, от возрастного состояния растения свидетельствуют о функциональной разнокачественности (дискретности) онтогенетического развития растений томата в пререпродуктивный период.

Таким образом, ДРОП-обработка не оказывает упреждающего защитного действия и при ее прекращении и возвращении растений томата в условия постоянной температуры круглосуточное освещение вызывает фотоповреждение листьев. Максимальный положительный эффект получен у растений, подвергнутых ДРОП-обработке в течение всего пререпродуктивного периода. Исходя из анализа литературных и собственных данных [5, 6, 10, 15], можно предположить, что в основе данного положительного эффекта лежит защитно-приспособительная реакция, вызываемая у растений ДРОП-воздействием, которая сходна с неспецифическим ответом на стресс. Следовательно, ДРОП-обработка может рассматриваться как один из агротехнических приемов, позво-

ляющих избежать неблагоприятных последствий круглосуточного освещения на рост и развитие растений томата в условиях защищенного грунта. Однако при использовании этого приема необходимо учитывать возрастную изменчивость чувствительности томата к круглосуточному освещению (наиболее чувствительны имматурные растения) и то, что ДРОП-обработка не обладает выраженным последствием и полностью нивелирует или ослабляет повреждающее действие круглосуточного света только в период ее применения.

Литература. 1. Demers D.A., Dorais M., Wien H.C. et al. Effects of supplemental light duration on greenhouse tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plants and fruit yields // Sci. Hort. – 1998. – V. 74. – P. 295-306. 2. Ohya K., Kozai T. Estimating electric energy consumption and its cost in a transplant production factory with artificial lighting: a case study // J. Soc. High Technol. Agr. – 1998. – V. 10. – P. 96-107. 3. Ohya K., Manabe K., Omura Y. et al. A comparison between closed-type and open-type transplant production systems with respect to quality of tomato plug transplants and resource consumption during summer // Environ. Control Biol. – 2003. – V. 41. – P. 57-61. 4. Dorais M., Gosselin A. Physiological Response of Greenhouse Vegetable Crops to Supplemental Lighting // Acta Hort. – 2002. – V. 580. – P. 59-67. 5. Sysoeva M.I., Markovskaya E.F., Shibaeva T.G. Plants under Continuous Light: a Review // Plant Stress. – 2010. – V. 4. – № 1. – P. 5-17. 6. Velez-Ramirez A.I., van Ieperen W., Vreugdenhil D. et al. Plants under Continuous Light // Trends in Plant Science. – 2011. – V. 16. – № 6. – P. 310-318. 7. Hillman W.S. Injury of tomato plants by continuous light and unfavorable photoperiodic cycles // Amer. J. Bot. – 1956. – V. 43. – P. 89-96. 8. Omura Y., Oshima Y., Kubota C. et al. Treatments of fluctuating temperature under continuous light enabled the production of quality transplants of tomato, eggplant and sweet pepper // Hort. Sci. – 2001. – V. 36. – № 3. – P. 586-587. 9. Ohya K., Manabe K., Omura Y. et al. Potential use of a 24-hour photoperiod (continuous light) with alternating air temperature for production of tomato plug transplants in a closed system // Hort. Sci. – 2005. – V. 40. – P. 374-377. 10. Sysoeva M.I., Shibaeva T.G., Sherudilo E.G. et al. Control of Continuous Irradiation Injury on Tomato Plants with a Temperature Drop // Acta Hort. – 2012. – V. 956. – P. 283-290. 11. Сысоева М.И., Шибаева Т.Г., Шерудило Е.Г. Способ выращивания рассады томата в защищенном грунте // Бюллетень Федеральной службы по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам. – 2013. – № 28. – 6 с. 12. Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. Determinations of Total Carotenoids and Chlorophylls a and b of Leaf Extracts in Different Solvents // Biochem. Soc. Trans. – 1983. – V. 603. – P. 591-592. 13. Prokopova J., Mieslerova B., Hlavačkova et al. Changes in photosynthesis of *Lycopersicon* spp. plants induced by tomato powdery mildew infection in combination with heat shock pre-treatment // Physiol. Mol. Plant Pathol. – 2010. – V. 74. – P. 205-213. 14. Сысоева М.И., Марковская Е.Ф. Влияние круглосуточного освещения на процессы жизнедеятельности растений // Успехи современной биологии. – 2008. – Т. 128. – № 6. – С. 609-620. 15. Murage E.N., Masuda M. Response of pepper and eggplant to continuous light in relation to leaf chlorosis and activities of antioxidative enzymes // Sci Hortic. – 1997. – V. 70. – P. 269-279.

Поступила в редакцию 02.02.15