

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ КРУГЛОСУТОЧНОГО ОСВЕЩЕНИЯ НА СОСТОЯНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА И РОСТ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА *CUCUMIS SATIVUS* L. НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА

Т. Г. Шибаетва¹, Е. Ф. Марковская²

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН

² Петрозаводский государственный университет

В первые две недели выращивания у растений огурца в условиях фотопериода 24/0 ч относительная скорость роста, накопление биомассы, доля корней в общей биомассе растений были выше по сравнению с растениями в условиях других фотопериодов при разных уровнях освещенности. На третьей неделе выращивания в условиях круглосуточного освещения у растений развивались признаки обратимого фотоповреждения активно растущих листьев (хлороз) и фотоингибирование ФС II, а также происходило снижение относительной скорости роста и продуктивности. Выявлена возможность использования фотопериода 24/0 ч при относительно низкой освещенности для выращивания рассады огурца в условиях закрытых систем и защищенного грунта, что обеспечивает повышение продуктивности и снижение начальных и энергетических затрат.

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L., круглосуточное освещение, фотоингибирование, хлороз.

T. G. Shibaeva, E. F. Markovskaya. GROWTH AND THE STATE OF THE PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF YOUNG CUCUMBER PLANTS (*CUCUMIS SATIVUS* L.) UNDER CONTINUOUS LIGHT

Continuous light enhanced the growth rate and biomass accumulation and increased the root weight ratio compared to other photoperiods in the first two weeks of cucumber seedling growth irrespective of light intensity. Extension of day length to 24 h at later stages gave no further increases in growth rate or dry matter increment. Moreover, plants under continuous light developed the light injury symptoms (reversible chlorosis) and their photosystem II suffered from photoinhibition. It is suggested that a 24-h photoperiod with relatively low photosynthetic photon flow can be used for cucumber transplant production in closed systems and greenhouses in order to reduce initial and operational costs.

Key words: *Cucumis sativus* L., photoperiod, continuous light, photoinhibition, foliar chlorosis.

Введение

Свет функционально необходим для фотосинтезирующих организмов, трансформирующих и запасующих энергию солнечной радиации в химических связях органического вещества. Вместе с тем свет является агрессивным фактором, способным при определенном сочетании других факторов среды вызывать фотоингибирование, фотодинамическое разрушение фотосинтезирующего аппарата и даже гибель клеток [Demmig-Adams, Adams, 1992; Long et al., 1994; Рубин, 1995]. Эта проблема актуальна при выращивании растений в условиях закрытых систем и защищенного грунта, где круглосуточное освещение является одним из путей повышения продуктивности растений [Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011], особенно в зимнее время, так как зимняя продукция тепличных культур полностью зависит от дополнительного освещения [Dorais, Gosselin, 2002]. Чтобы минимизировать затраты на обогрев в ночной период, а также потери энергии и CO_2 , необходимый интеграл света от искусственных источников должен быть распределен в течение как можно более длительного времени в сутках. Выращивание растений огурца в условиях круглосуточного освещения приводит к развитию хлороза листьев и снижению урожая плодов [Wolff, Langerud, 2006], в связи с чем рекомендуемый фотопериод для коммерческого выращивания огурцов составляет 18–20 ч [Dorais, 2003]. Однако эти данные получены для растений, подвергшихся действию круглосуточного освещения в послерассадный период, после 4 недель выращивания в условиях фотопериода 18/6 ч. Влияние же круглосуточного освещения на рост и развитие растений огурца в период выращивания рассады изучено не было.

Целью настоящей работы было изучение влияния круглосуточного освещения на рост и состояние фотосинтетического аппарата растений огурца на ранних этапах онтогенеза в период выращивания коммерческой рассады огурца.

Материал и методы

Растения огурца (*Cucumis sativus* L.) гибрид Зозуля выращивали в камерах искусственного климата ВКШ-73 в сосудах с песком при температуре 23 ± 1 °С, относительной влажности воздуха 60–70 %. Растения поливали питательным раствором Кнопа с добавлением микроэлементов (рН 6,2–6,4). Растения выращивали при фотопериодах разной продолжительности

(8/16, 12/12, 16/8, 20/4 и 24/0 ч) и разных уровнях плотности потока фотонов ФАР на уровне верхнего листа – 60, 120 и 160 мкмоль/м²·с. Далее в тексте данные уровни освещения будем называть «низким», «средним» и «высоким». Источники света – лампы ДРЛ-400.

Анализ растений проводили через две и три недели от посадки. Растения, соответственно, были в фазе 2–3 и 6–8 настоящих листьев. Определяли площадь листьев, биомассу корней, стеблей и листьев растений. Относительную скорость роста растений (RGR) рассчитывали по формуле:

$$\text{RGR} = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1),$$

где W_1 и W_2 – сухая масса растения в периоды времени t_1 и t_2 .

Для измерений флуоресценции хлорофилла использовали анализатор фотосинтеза с импульсно-модулированным освещением (MINI-PAM, Walz, Германия). Измерения проводили на активно растущих листьях (1–2-й лист и 3–5-й лист, соответственно, у двух- и трехнедельных растений). Определяли следующие параметры флуоресценции хлорофилла: потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (F_v/F_m), относительную скорость транспорта электронов (ETR), коэффициенты фотохимического (qP) и нефотохимического (NPQ) тушения.

Содержание хлорофиллов определяли с помощью спектрофотометра СФ-2000 (Спектр, Россия) в экстракте 96%-м этиловым спиртом и рассчитывали по известным формулам [Lichtenthaler, Wellburn, 1983]. Измерения проводили в 4 биологических и 3 аналитических повторностях.

На рисунке и в таблицах представлены средние значения и их стандартные отклонения из двух независимых экспериментов. Разницу между средними значениями считали значимой при $P \leq 0,05$.

Результаты и обсуждение

В первые две недели роста растений наблюдалась тенденция увеличения относительной скорости роста (RGR) (табл. 1) и накопления биомассы (рис., а) с увеличением продолжительности фотопериода до 24 ч. Анализ компонентов RGR показал, что увеличение произошло за счет более высоких значений скорости чистой ассимиляции (NAR), которые компенсировали снижение отношения листовой поверхности к общему весу растения (LAR) (табл. 1). Однако через три недели после посадки в наших экспериментах эффект стимуляции роста круглосуточным освещением

относительно других длинных фотопериодов не наблюдался. В условиях фотопериода 24/0 ч значения RGR (табл. 1) и накопления биомассы (рис., б) не отличались достоверно от таковых при фотопериоде 20/4 ч. Максимум накопления биомассы растений наблюдался при длине фотопериода 20 ч при всех уровнях освещенности (рис., б).

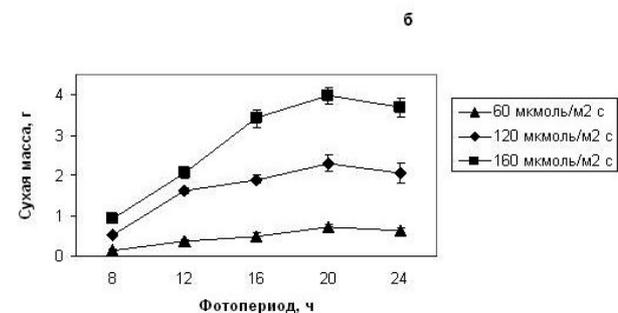
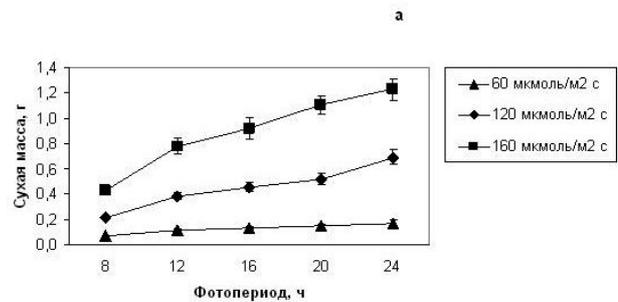
Таблица 1. Ростовые показатели растений *C. sativus*

Освещенность, мкмоль/м ² ·с	Фото-период, ч	RGR, г/г·сут	NAR, мг/дм ² ·сут	LAR, см ² /г
2 недели после посадки				
60	16	0,20 ± 0,01	14 ± 1	475 ± 19
	20	0,21 ± 0,01	15 ± 1	436 ± 39
	24	0,22 ± 0,01	17 ± 1	402 ± 25
120	16	0,29 ± 0,01	16 ± 1	402 ± 21
	20	0,30 ± 0,01	17 ± 2	377 ± 46
	24	0,32 ± 0,01	23 ± 2	280 ± 22
160	16	0,35 ± 0,01	23 ± 2	301 ± 20
	20	0,36 ± 0,01	25 ± 2	289 ± 21
	24	0,37 ± 0,01	26 ± 4	278 ± 43
3 недели после посадки				
60	16	0,22 ± 0,02	30 ± 5	412 ± 53
	20	0,26 ± 0,02	35 ± 2	382 ± 17
	24	0,22 ± 0,02	36 ± 2	332 ± 14
120	16	0,24 ± 0,01	37 ± 3	295 ± 27
	20	0,25 ± 0,01	48 ± 11	234 ± 42
	24	0,18 ± 0,02	38 ± 5	252 ± 6
160	16	0,22 ± 0,02	37 ± 2	285 ± 15
	20	0,21 ± 0,01	50 ± 4	218 ± 10
	24	0,18 ± 0,01	49 ± 3	220 ± 11

Увеличение длины дня при разных уровнях освещенности стимулировало увеличение доли корней в общей биомассе растения от 10 % при фотопериоде 8/16 ч до 20–30 % при фотопериодах 20/4 и 24/0 ч, что согласуется с данными литературы [Kläring, Kyuchukova, 2007]. Этот эффект важен для культуры огурца как растения с индетерминантным типом роста побега, реализация органогенного потенциала которого ограничивается относительно слабым развитием корневой системы [Zijlstra et al., 1994; Харькина, 1995].

Результаты настоящей работы показали, что снижение продуктивности в условиях фотопериода 24/0 ч через три недели после посадки тесно связано с состоянием фотосинтетического аппарата (ФСА) растений, показатели которого демонстрировали признаки фотоингибирования. Оно проявлялось в снижении значений показателей F_v/F_m , ETR и qP у активно растущих листьев в условиях круглосуточного освещения относительно других длинных фотопериодов, наиболее ярко выраженное в условиях средней и высокой освещенности (табл. 2). Из литературы известно, что фотозащитная регуляция фотосинтеза по принципу

обратной связи приводит к фотоингибированию, если ночное восстановление является неполным [Franklin, Whitlam, 2004], 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 интенсивности, к угнетению процессов фотосинтеза и деструкции ФСА.



Влияние фотопериода на накопление биомассы растений *C. sativus* при разных уровнях освещения (60, 120 и 160 мкмоль/м²·с) через 2 (а) и 3 (б) недели после посадки

Полученные результаты свидетельствовали об увеличении NPQ у двухнедельных растений в условиях фотопериода 24/0 (табл. 2), что, вероятно, предотвращало фотоинактивацию и фотоповреждение ФС II, снижая генерацию АФК [Demmig-Adams, Adams, 2002]. У трехнедельных растений величина NPQ снижалась, особенно в условиях высокой освещенности (табл. 2), указывая на неспособность к тепловому рассеиванию избытка энергии.

Функциональная инактивация ФСА у трехнедельных растений при фотопериоде 24/0 ч сопровождалась уменьшением общего содержания хлорофиллов (с проявлением признаков межжилкового хлороза), а также увеличением содержания каротиноидов при всех уровнях освещенности (табл. 2). Круглосуточное освещение

привело к появлению признаков фотоповреждения листьев при всех уровнях освещенности, хотя более раннее появление и более сильное проявление хлороза отмечалось при более высокой интенсивности света. Признаки хлороза проявлялись у трехнедельных растений на активно растущих листьях. Со временем у заканчивающих рост листьев наблюдалось частичное устранение хлороза и восстановление зеленой окраски листьев, свидетельствующее об адаптации, в то время как новые активно растущие листья приобретали более выраженные признаки хлороза. Также в условиях фотопериода 24/0 ч при всех уровнях освещенности у растений наблюдалась эпинастия активно растущих листьев, еще даже не имеющих признаков хлороза. Снижение содержания хлорофиллов является способом сохранения ФСА за счет снижения генерации количества АФК. Этот процесс адаптации к круглосуточному освещению может приводить к модификации распределения хлорофилла между фотосистемами и изменению размеров фотосистем [Demers, Gosselin, 2002]. Наблюдаемое увеличение фракции каротиноидов в листьях огурца при круглосуточном освещении свидетельствует о возможном их участии в защите ФСА от фотоингибирования [Demers, Gosselin, 2002].

Таблица 2. Параметры флуоресценции хлорофилла и содержание пигментов у растений *C. sativus*

Освещенность, мкмоль/м ² с	Фотопериод, ч	F _v /F _m	ETR	qP	NPQ	Хлорофилл a+b, мг/г сухой массы	Каротиноиды, мг/г сухой массы
Две недели после посадки							
60	16	0,79a	89a	0,83a	0,44a	20a	3,7a
	20	0,81b	95a	0,82a	0,44a	20a	3,4a
	24	0,81b	79b	0,67b	0,72b	19a	2,7b
120	16	0,79a	76a	1,02a	0,38a	17a	3,3a
	20	0,79a	81a	0,96a	0,30a	18a	3,6a
	24	0,79a	65b	0,62b	0,51b	16a	3,1a
160	16	0,80a	75a	0,78a	0,40a	17a	2,0a
	20	0,80a	80a	0,68a	0,46a	19a	2,0a
	24	0,79a	70a	0,56b	0,60b	15a	2,0a
Три недели после посадки							
60	16	0,81a	47a	0,63a	0,86a	18a	2,7a
	20	0,79a	45a	0,62a	0,70b	18a	3,6b
	24	0,79a	41b	0,61a	0,58c	14b	4,1b
120	16	0,74a	54a	1,00a	0,59a	17a	1,9a
	20	0,71b	47b	1,14b	0,46b	16a	2,5b
	24	0,63c	35c	0,98a	0,35c	14b	2,8b
160	16	0,78a	68a	0,78a	0,82a	17a	2,3a
	20	0,71b	50b	0,60b	0,38b	17a	2,5a
	24	0,60c	29c	0,32c	0,27c	13b	3,0b

Примечание. Разные буквы указывают на достоверные различия (P ≤ 0,05).

Наши эксперименты показали, что в условиях круглосуточного освещения в первые две недели выращивания растений относительная скорость роста, накопление биомассы, доля

корней в общей биомассе растений были выше по сравнению с другими фотопериодами при разных уровнях освещенности. При дальнейшем выращивании в условиях фотопериода 24/0 ч у растений развивались признаки обратимого фотоповреждения активно растущих листьев и фотоингибирования ФС II, а также происходило снижение относительной скорости роста и продуктивности до уровня других длинных фотопериодов. С учетом того, что рассаду огурца выращивают в течение двух недель и использование фотопериода 24/0 ч с относительно низким фотосинтетическим фотонным потоком снижает начальные и операционные затраты на продукцию рассады [Koontz, Prince, 1986; Ohyama, Kozai, 1998; Ohyama et al., 2005], представляется целесообразным выращивание рассады огурца в условиях круглосуточного освещения. Однако требуются исследования последствий применения круглосуточного освещения в рассадный период на рост и продуктивность растений в послерассадный период, когда растения выращивают в условиях рекомендуемого для коммерческого выращивания огурцов фотопериода длительностью 18–20 ч.

Авторы выражают благодарность И. И. Слободяник за помощь в проведении экспериментов.

Литература

- Рубин А. Б. Принципы организации и регуляции первичных процессов фотосинтеза // Тимирязевские чтения LV. Пушкино: ОНТИ ПНЦРАН, 1995. 38 с.
- Харькина Т. Г. Соотношение между надземными и подземными органами в онтогенезе *Cucumis sativus* L. // Контроль состояния и регуляция функций биосистем. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1995. С. 30–35.
- 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. Vol. 580. P. 83–88.
- 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. Vol. 43. P. 599–626.
- Demmig-Adams B., Adams W. W. III. Antioxidants in photosynthesis and human nutrition // Science. 2002. Vol. 298. P. 2149–2153.
- Dorais M. The use of supplemental lighting for vegetable crop production: light intensity, crop response, nutrition, crop management, cultural practises // Canadian Greenhouse Conference (October 9, 2003). Toronto, 2003. P. 1–8.

Dorais M., Gosselin A. Physiological response of greenhouse vegetable crops to supplemental lighting // *Acta Hort.* 2002. Vol. 580. P. 59–67.

Franklin K. A., Whitlam G. C. Light signals, phytochromes and cross-talk with other environmental cues // *J. Exp. Bot.* 2004. Vol. 55. P. 271–276.

Kläring H.-P., Kyuchukova M.A. Shoot/root ratio of cucumber is affected by environmental conditions // *Acta Hort.* 2007. Vol. 731. P. 143–149.

Koontz H. V., Prince R. P. Effect of 16 and 24 hours daily radiation (light) on lettuce growth // *Hort. Sci.* 1986. Vol. 21. P. 123–124.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes // *Methods Enzymol.* 1987. Vol. 148. P. 350–382.

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. Vol. 603. P. 591–592.

Long S. P., Humphries S., Falkowski P. G. Photoinhibition of Photosynthesis in Nature // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1994. Vol. 45. P. 633–662.

Muraoka H., Takenaka A., Tang Y. et al. Flexible Leaf Orientations of *Arisea heterophyllum* Maximize Light

Capture in a Forest Understory and Excess Irradiance at Defrosted Site // *Ann. Bot.* 1998. Vol. 82. P. 297–307.

Ohyama 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. Vol. 10. P. 96–107.

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. Vol. 40. P. 1304–1306.

Velez-Ramirez A. I., van Ieperen W., Vreugdenhil D., Millenaar F. F. Plants under Continuous Light // *Trends in Plant Science.* 2011. Vol. 16, N 6. P. 310–318.

Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Shibaeva T. G. Plants under continuous light: a review // *Plant Stress.* 2010. Vol. 4, N 1. P. 5–17.

Wolff S. A., Langerud A. Fruit yield, starch content and leaf chlorosis in cucumber exposed to continuous lighting // *Europ. J. Hortic. Sci.* 2006. Vol. 71. P. 259–261.

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. Vol. 56. P. 185–196.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Шибяева Татьяна Геннадиевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: kharkina@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Марковская Евгения Федоровна

зав. кафедрой ботаники и физиологии растений, д. б. н.,
профессор
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия,
185910
эл. почта: volev@sampo.ru
тел.: (8142) 711019

Shibaeva, Tatyana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: kharkina@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706

Markovskaya, Evgenia

Petrozavodsk State University
33 Lenin St, 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: volev@sampo.ru
tel.: (8142) 711019