

ФОТОСИНТЕЗ И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ В УСЛОВИЯХ РАЗЛИЧНОГО СПЕКТРАЛЬНОГО ОБЛУЧЕНИЯ

Ю.Ц. МАРТИРОСЯН¹, М.Н. ПОЛЯКОВА¹, Т.А. ДИЛОВАРОВА¹,
А.А. КОСОБРЮХОВ^{1, 2}

Исследовали влияние светодиодных облучателей с максимумами в области красного ($\lambda_{\text{макс.}} 630\pm 5$ нм, 660 ± 5 нм) и синего ($\lambda_{\text{макс.}} 450\pm 5$ нм, 470 ± 5 нм) света на ростовые процессы и активность фотосинтетического аппарата у растений картофеля сорта Невский. Делается вывод о том, что применение светодиодных облучателей в контролируемых условиях фитотрона может быть перспективным приемом при выращивании растений картофеля с учетом изменения спектрального состава в онтогенезе растений.

Ключевые слова: картофель, фотосинтез, рост, светодиоды.

Keywords: potato, photosynthesis, growth, light diodes.

В естественных условиях произрастания растений интенсивность света и его спектральный состав претерпевают значительные изменения. В контролируемых условиях, когда световые параметры можно задавать и регулировать в соответствии с планом эксперимента, повышение эффективности выращивания растений может быть достигнуто за счет создания оптимального светового режима облучения.

В светокультуре источниками света чаще всего служат электрические лампы различных типов (1). Необходимо, чтобы в их спектре были представлены все области видимого света с преобладанием красных, зеленых, синих и фиолетовых лучей, а также небольшая доля ультрафиолетового и инфракрасного света. В настоящее время наиболее широко используются светильники с высокоэффективными газоразрядными лампами высокого давления — металлогалогенными (МГЛ, максимум излучения в области 450 нм) и натриевыми (ДНАТ, максимум излучения в области 590 нм) с мощностью 400 и 600 Вт (1, 2). Однако выращивание растений с использованием газоразрядных ламп связано со значительными энергозатратами и ограниченными спектральными характеристиками излучателей. Решением проблемы может быть использование в светокультуре низкоэнергетических светоизлучающих диодов (СД).

Светодиоды могут применяться как дополнительные облучатели, но в перспективе способны полностью заменить традиционные источники освещения при выращивании растений (3, 4), особенно в закрытых культивационных сооружениях. В настоящее время нами разрабатываются новые подходы к получению оздоровленного посадочного материала картофеля при использовании светодиодных источников облучения (5, 6) в условиях аэропоники.

Несмотря на то, что данные об основных закономерностях действия широкополосного красного и синего света (КС и СС) на фотосинтетический аппарат и метаболические процессы в растениях были получены еще в 1960-1980 годы (7, 8), остается много невыясненных вопросов относительно механизма влияния узкополосных участков КС и СС на базовые составляющие продукционного процесса и фотосинтез. Имеющиеся в научной литературе сведения по изучению эффектов светодиодного облучения касаются первичных стадий работы фотосинтетического аппарата растений (4) или характеризуют влияние СД на ростовые процессы (9).

Нашей целью было изучение роста и развития оздоровленных от

фитопатогенов растений картофеля в течение вегетации при использовании светодиодных облучателей, а также исследование активности фотосинтетического аппарата и отдельных звеньев реакции карбоксилирования.

Методика. Эксперименты проводили на растениях, выращиваемых в факторостатных условиях при температуре 18–20 °С и 16-часовом фотопериоде. Оздоровленные миниклубни картофеля сорта Невский высаживали в 5-литровые вегетационные сосуды, наполненные почвенным субстратом, которые помещали под различные источники света. Использовали лампы ДНАТ-600 («Phillips», Нидерланды) и светодиодные облучатели (разработаны во Всероссийском НИИ сельскохозяйственной биотехнологии совместно с ООО «Фокус», Россия; мощность одного СД — 1 Вт) с максимумами излучения 660 + 450 (КС 660 нм + СС 450 нм в соотношении 40:20), а также 630 + 470 (КС 630 нм + СС 470 нм в соотношении 48:24); интенсивность освещения на высоте верхних листьев по вариантам — соответственно 240–260, 260–280 и 130–140 мкмоль фотонов · м⁻² · с⁻¹.

Газообмен измеряли с помощью переносного инфракрасного газового анализатора LCPPro+ («ADC BioScientific Ltd.», Великобритания), соединенного с листовой камерой-прищепкой (площадь 6,25 см²). Для определения световой зависимости СО₂-газообмена листьев последовательно повышали освещенность с 0 до 1200 мкмоль фотонов · м⁻² · с⁻¹. Световую кривую аппроксимировали моделью J.L. Priol и P. Chartier (10). Для построения углекислотных кривых с помощью микропроцессора газоанализатора устанавливали концентрацию углекислоты в воздухе от 0 до 2400 мкмоль СО₂ · моль⁻¹. Анализ углекислотной кривой СО₂-газообмена проводили по модели G.D. Farquhar с соавт. (11) в модификации (12, 13). Модель позволяет определить максимальную скорость карбоксилирования рибулозобисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы (РБФК/О), скорость электронного транспорта при световом насыщении, а также скорость утилизации триозофосфатов, что характеризует доступность неорганического фосфата для цикла Кальвина. При расчете этих параметров, согласно модели, использовали уравнения, отражающие различные этапы лимитирования углекислотной зависимости СО₂-газообмена.

Содержание пигментов оценивали после гомогенизации листьев в фарфоровой ступке с добавлением СаСО₃ и экстракции пигментов 80 % ацетоном. Поглощение хлорофиллов регистрировали на спектрофотометре Spekol-11 («Carl Zeiss», Германия), расчеты выполняли по Нибому (14).

В начальный период вегетации определяли накопление биомассы растениями по вариантам опыта. В конце опыта регистрировали количество и массу клубней. Далее представлены среднеарифметические результаты типичного опыта и их стандартные отклонения.

Результаты. Растения, выращиваемые под лампами ДНАТ-600, показали наиболее высокую скорость роста (по накоплению биомассы в надземной части) через 3 нед после начала вегетации (59,5±4,2 г/растение). Под облучателями с СД 630 + 470 и СД 660 + 450 биомасса составила соответственно 66,0±2,4 и 26,6±1,5 г/растение. Под лампами ДНАТ-600 и СД 630 + 470, кроме большего накопления биомассы, растения характеризовались более высокой скоростью роста стебля в высоту, чем в варианте с СД 660 + 470. Для ДНАТ-600 и СД 630 + 470 этот показатель равнялся соответственно 35,0±3,4 и 20,2±2,2 см, тогда как в варианте с СД 660+450 — 14,0±1,3 см.

Следует отметить, что большая скорость роста растений, выращиваемых под светодиодными облучателями СД 630 + 470, по сравнению с таковой в варианте с СД 660 + 450 не была связана со скоростью ассими-

ляции CO₂ как характеристикой активности единицы площади листовой поверхности. Поглощение углекислоты растениями для СД 630 + 470 составляло 6,92±0,20 мкмоль CO₂ · м⁻² · с⁻¹. При выращивании под лампами ДНАТ-600 и СД 660 + 450 скорость фотосинтеза была выше — соответственно 10,97±0,34 и 10,20±0,22 мкмоль CO₂ · м⁻² · с⁻¹. Низкие значения скорости фотосинтеза при облучении СД 630 + 470 обуславливала менее эффективная работа фотосинтетического аппарата. Так, в варианте с СД 630 + 470 квантовая эффективность фотосинтеза и скорость поглощения CO₂ при световом насыщении оказались ниже, чем в других вариантах (табл. 1). Анализ углекислотной кривой фотосинтеза, полученной при интенсивности света, соответствующей условиям выращивания растений, показал, что скорость фотосинтеза при насыщающей концентрации CO₂ для СД 630 + 470 также была ниже, чем в других вариантах (табл. 2).

1. Параметры световых кривых CO₂-газообмена листьев оздоровленных растений картофеля сорта Невский, выращенных при искусственном облучении светом разного спектрального состава (X±x)

Параметр	Лампа	Светодиод, нм	
	ДНАТ-600	660 + 450	630 + 470
Фотосинтез при световом насыщении, мкмоль CO ₂ · м ⁻² · с ⁻¹	32,4±1,4	59,7±2,4	23,9±2,1
Скорость выделения CO ₂ в темноте, мкмоль CO ₂ · м ⁻² · с ⁻¹	-3,1±0,3	-3,8±0,7	-3,2±0,4
Квантовая эффективность фотосинтеза, мкмоль CO ₂ · мкмоль ⁻¹ (фотон)	0,080±0,008	0,090±0,007	0,039±0,007
Световой компенсационный пункт, мкмоль (фотон) · м ⁻² · с ⁻¹	38,9±3,2	41,8±2,1	80,6±4,1
Интенсивность света при насыщении, мкмоль (фотон) · м ⁻² · с ⁻¹	442,0±5,4	706,0±6,2	681,0±6,2

Пр и м е ч а н и е. Для светодиодов приведены характеристики максимумов излучения соответственно в красной (КС) и синей (СС) областях спектра.

2. Параметры аппроксимации кривых CO₂-газообмена листьев оздоровленных растений картофеля сорта Невский при интенсивности искусственного облучения, соответствующей условиям выращивания (X±x)

Параметр	Лампа	Светодиод, нм	
	ДНАТ-600	660 + 450	660 + 450
Максимальная скорость поглощения CO ₂ , мкмоль CO ₂ · м ⁻² · с ⁻¹	25,2±2,2	38,0±1,2	24,6±3,5
Максимальная скорость карбоксилирования, мкмоль CO ₂ · м ⁻² · с ⁻¹	39,6±1,8	25,4±0,7	21,4±2,4
Эффективность карбоксилирования, мкмоль CO ₂ · м ⁻² · с ⁻¹ · Па ⁻¹	0,80±0,30	0,42±0,10	0,47±0,10
Скорость электронного транспорта, мкмоль · м ⁻² · с ⁻¹	70,6±3,8	80,7±0,3	66,7±3,4
Скорость утилизации триозофосфатов, мкмоль · м ⁻² · с ⁻¹	5,0±0,4	5,9±0,2	4,9±0,3
Скорость темнового выделения CO ₂ , мкмоль CO ₂ · м ⁻² · с ⁻¹	-2,8±0,3	-1,5±0,5	-2,2±0,7
Углекислотный компенсационный пункт, мкмоль CO ₂	41,4	25,0	32,7

Пр и м е ч а н и е. Для светодиодов приведены характеристики максимумов излучения соответственно в красной (КС) и синей (СС) областях спектра.

Наблюдаемые эффекты могли быть связаны с более высоким содержанием хлорофиллов в расчете на единицу сырой биомассы листьев у растений в варианте с СД 660 + 450 (1,550 мг/г) по сравнению с таковым для СД 630 + 470 (1,260 мг/г), а также с высокой скоростью процессов световой стадии фотосинтеза (в частности, электронного транспорта) при облучении СД 660 + 450 и, таким образом, с большей скоростью регенерации рибулозобисфосфата. Тем не менее, высокая активность фотосинтетического аппарата в варианте с СД 660 + 450 не реализовывалась растениями и не приводила к большому накоплению биомассы в надземной части в начальный период выращивания, чем наблюдаемое в варианте с СД 630+470.

Отмеченное несоответствие интенсивности работы фотосинтетического аппарата растений и накопления биомассы в варианте СД 630 + 470 в начальный период выращивания по сравнению с показателями для СД 660 + 450 связано с развитием большего ассимиляционного аппарата в первом случае (площадь листовой поверхности по вариантам различалась в 2,1 раза). Полученные результаты сопоставимы с данными литературы

об усиленном формировании ассимиляционной поверхности у растений в условиях более низкой интенсивности света (15).

Используемые в нашем эксперименте уровни интенсивности света были обусловлены, с одной стороны, техническими характеристиками источников светодиодного излучения, выпускаемых в настоящее время, с другой — необходимостью поддерживать относительно низкую интенсивность облучения в период адаптационного выращивания в аэропонной установке при помещении в нее растений, выращиваемых *in vitro*.

Оптимальной для растений картофеля в светокультуре считается интенсивность порядка 200-250 Вт/м² ФАР (16), что соответствует 800-1000 мкмоль фотонов · м⁻² · с⁻¹ в области фотосинтетически активной радиации. С целью выявления лимитирующих звеньев в работе фотосинтетического аппарата растений в условиях насыщающей интенсивности света (то есть для характеристики его потенциала) были проанализированы кривые СО₂-газообмена растений при 1200 мкмоль фотонов · м⁻² · с⁻¹. Как оказалось, низкие значения скорости фотосинтеза при использовании режима СД 630 + 470 связаны с невысокой активностью РБФК/О, а также с ограничениями процессов световой стадии фотосинтеза — электронного транспорта и регенерации РБФ (табл. 3). Так, скорость поглощения СО₂ единицей листовой поверхности при световом насыщении и облучении СД 630 + 470 составляла 23,9±1,1, в варианте СД 660 + 450 — 59,7±2,4 мкмоль · м⁻² · с⁻¹. Полученные значения объяснимы, поскольку максимумы поглощения пигментов лежат ближе к 660 и 450 нм, характерным для второго СД-облучателя.

3. Параметры аппроксимации кривых СО₂-газообмена листьев у оздоровленных растений картофеля сорта Невский при насыщающей интенсивности искусственного облучения ($X \pm x$)

Параметр	Лампа	Светодиод, нм	
	ДНАТ-600	660 + 450	660 + 450
Максимальная скорость поглощения СО ₂ , мкмоль СО ₂ · м ⁻² · с ⁻¹	58,6±2,9	67,0±5,2	61,3±3,4
Максимальная скорость карбоксилирования, мкмоль СО ₂ · м ⁻² · с ⁻¹	63,6±1,5	95,5±2,4	66,3±1,6
Эффективность карбоксилирования, мкмоль СО ₂ · м ⁻² · с ⁻¹ · Па ⁻¹	1,4±0,2	2,2±0,4	1,4±0,2
Скорость электронного транспорта, мкмоль · м ⁻² · с ⁻¹	200,5±4,8	254,7±5,0	214±5,5
Скорость утилизации триозофосфатов, мкмоль · м ⁻² · с ⁻¹	23,6±1,8	18,6±1,4	19,4±1,9
Скорость темнового выделения СО ₂ , мкмоль СО ₂ · м ⁻² · с ⁻¹	-5,5±1,5	-9,2±3,6	-6,0±1,6
Углекислотный компенсационный пункт, мкмоль СО ₂	48,2	65,8	56,4

Примечание. Для светодиодов приведены характеристики максимумов излучения соответственно в красной (КС) и синей (СС) областях спектра.

В конце вегетации в условиях светодиодного облучения в режиме 630 + 470 нм масса клубней с одного растения составляла 18,6 г, в режиме 660 + 450 нм — 176,1 г. Под лампами ДНАТ-600 выход клубней был равен 183,6 г. Отмеченное изменение влияния светодиодных облучателей на продукционный процесс в онтогенезе может быть связано с гормональным балансом в растении. По данным литературы (17), в случае преобладания красного света в спектре облучения усиливается накопление гиббереллинов в надземной части растений, что приводит к увеличению площади листовой поверхности. Последнее важно в начальный период роста, что мы и наблюдали в варианте с СД 630 + 470, где отношение КС/СС составляло 2,09 и площадь поверхности листьев была выше по сравнению таковой для СД 660 + 450 в 2,1 раза. Действие синей составляющей источников облучения (вариант СД 660 + 450 при соотношении КС/СС = 1,43), которое вызывает накопление цитокининов в подземных органах растений, становится важным в конце вегетации, способствуя усилению клубнеобразования (18).

Итак, полученные результаты свидетельствуют о различном влиянии облучения растений светодиодами и лампами ДНАТ на ростовые процессы и активность фотосинтетического аппарата у картофеля в течение онтогенеза. Высокая скорость поглощения CO_2 растениями в варианте с СД 660 + 450 нм в условиях эксперимента, а также при повышенной концентрации углекислоты или насыщающей интенсивности света обусловлена более эффективной работой отдельных звеньев реакции карбоксилирования и отражает более высокую потенциальную активность фотосинтетического аппарата по сравнению с показателем у растений, выращенных под СД 630 + 470 нм. В конечном итоге урожайность растений под СД 660 + 450 сопоставима с таковой под лампами ДНАТ, что указывает на возможность использования светодиодных облучателей при выращивании растений картофеля в контролируемых условиях аэропоники. Однако отсутствие в спектре облучения других участков видимого света, выполняющих важные регуляторные функции, ограничивает реализацию фотосинтетического потенциала растений. Для оптимизации роста и развития, получения максимального урожая необходимо, чтобы в спектре светодиодных облучателей были представлены все области видимого света с преобладанием красных, зеленых, синих и фиолетовых лучей, а также небольшая доля ультрафиолетового и инфракрасного света. Роль каждого из них в отдельности и в различных сочетаниях предстоит исследовать в дальнейших экспериментах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Волков В.Н., Свентицкий И.И., Сторожев П.И., Царева Л.А. Искусственное облучение растений. Пушкино, 1982.
2. Тихомиров А.А., Лисовский Г.М., Сидько Ф.Я. Спектральный состав света и продуктивность растений. Новосибирск, 1991.
3. Yorio N.C., Goins G.D., Kagie H.K., Wheeler R.M., Sager J.C. Improving spinach, radish, and lettuce growth under red light-emitting diodes (LEDs) with blue light supplementation. Hort. Sci., 2001, 36: 380-383.
4. Аверчева О.В., Беркович Ю.А., Ерохин А.Н., Жигалова Т.В., Погосян С.И., Смолянина С.О. Особенности роста и фотосинтеза растений китайской капусты при выращивании под светодиодными светильниками. Физиология растений, 2009, 56: 17-26.
5. Мартиросян Ю.Ц., Кособрюхов А.А., Креславский В.Д., Мелик-Саркисов О.С. Фотосинтез и продуктивность растений картофеля при дополнительном облучении низкоэнергетическим светом 625 нм. В сб.: Картофелеводство. Минск, 2007, т. 13: 65-73.
6. Мартиросян Ю.Ц., Кособрюхов А.А., Креславский В.Д., Диловарова Т.А., Мелик-Саркисов О.С., Летунова С.В., Харченко П.Н. Фотосинтез и продуктивность растений картофеля, выращиваемых в условиях аэропоники при дополнительном облучении светодиодами. Сельскохозяйственная биология, 2008, 3: 102-105.
7. Курсанов А.Л., Воскресенская Н.П. Принципы фоторегулирования метаболизма растений и регуляторное действие красного и синего света на фотосинтез. В сб.: Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений. М., 1975: 16-36.
8. Bukhov N.G., Drozdova I.S., Bondar V.V., Mokronosov A.T. Blue, red and blue plus red light control of chlorophyll content and CO_2 gas exchange in barley leaves: quantitative description of the effects of light quality and fluence rate. Physiol. Plant., 1992, 85: 632-639.
9. Мороз Д.С., Астасенко Н.И., Цвирко В.И. Продуктивность растений томата, выращенных под светодиодными облучателями с различным спектральным составом и интенсивностью. В сб.: Физиолого-биохимические основы продукционного процесса у культивируемых растений. Саратов, 2010: 58-60.
10. Priol J.L., Chartier P. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO_2 fixation: A critical analysis of the methods used. Annals of Botany, 1977, 41: 789-800.
11. Farquhar G.D., Von Caemmerer S., Berry J.A. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 plants. Planta, 1980, 149(1): 78-90.

12. Harley P.C., Sharkey T.D. An improved model of C₃ photosynthesis at high CO₂: Reserved O₂ sensitivity explained by lack of glycerate re-entry into the chloroplast Photosynthesis Research, 1991, 27: 169-178.
13. Harley P.C., Thomas R.B., Reynolds J.F., Strain B.R. Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. Plant Cell and Environment, 1992, 1: 271-282.
14. Лимарь Р.С., Сахарова О.В. Быстрый спектрофотометрический метод определения пигментов листьев (по Нибому). В сб.: Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л., вып. 2, 1973, 58-62.
15. Цельникер Ю.Л., Осипова О.П., Николаева М.К. Физиологические аспекты адаптации листьев к условиям освещения. В сб.: Физиология фотосинтеза. М., 1982: 187-202.
16. Лебедева Е.В., Симонов В.М., Вильямс В.М. Технология и перспектива культивирования картофеля в искусственных условиях среды. В сб.: Принципы управления продукционными процессами в агроэкосистемах. М., 1976: 144-152.
17. Воскресенская Н.П., Дроздова И.С., Аксенова Н.П. и др. Влияние света и фитогормонов на фотосинтез, рост и развитие картофеля сорта Миранда. В сб.: Регуляция роста и развития картофеля. М., 1990: 20-29.
18. Чайлахян М.Х. Механизмы клубнеобразования у растений. В сб.: Регуляция роста и развития картофеля. М., 1990: 48-62.

ГНУ Всероссийский НИИ сельскохозяйственной биотехнологии Россельхозакадемии,
127422 г. Москва, ул. Тимирязевская, 42,
e-mail: yumart@yandex.ru;
Учреждение Российской академии наук
Институт фундаментальных проблем биологии РАН,
142290 Московская обл., г. Пушкино, ул. Институтская, 2,
e-mail: kosobr@rambler.ru

Поступила в редакцию
9 апреля 2012 года

PHOTOSYNTHESIS AND PRODUCTIVITY OF POTATO PLANTS IN THE CONDITIONS OF DIFFERENT SPECTRAL IRRADIATION

Yu.Ts. Martirosyan¹, M.N. Polyakova¹, T.A. Dilovarova¹, A.A. Kosobryukhov^{1, 2}

S u m m a r y

The authors investigated the effect of light-emitting diode irradiator with maximum in the region of red (λ_{\max} 630±5 nm, 660±5 nm) and blue (λ_{\max} 450±5 nm, 470±5 nm) light on growth processes and activity of photosynthetic apparatus in potato plants of the Nevskii early variety. It was made a conclusion, that application of light-emitting diode irradiators in controllable conditions of phytotron may be useful technique during potato growing subject to changes of spectrum composition in plant ontogenesis.

Материалы научных конференций
(Институт физиологии растений РАН, 2012 год)

ХІІІ ЧАЙЛАХЯНОВСКИЕ ЧТЕНИЯ
(26 апреля 2012 года, ИФР РАН, г. Москва)

73-е ТИМИРЯЗЕВСКОЕ ЧТЕНИЕ
«МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ
РОЛЬ ПОЛЯРНОСТИ В РАСТЕНИЯХ»
(4 июня 2012 года, ИФР РАН, г. Москва)

МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ
«ФИЗИОЛОГИЯ И БИОТЕХНОЛОГИЯ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ»,
посвященная 80-летию со дня рождения В.Е. Семененко
(16-19 октября 2012 года, ИФР РАН, г. Москва)

IV ВСЕРОССИЙСКИЙ СИМПОЗИУМ «ТРАНСГЕННЫЕ РАСТЕНИЯ: ТЕХНОЛОГИИ
СОЗДАНИЯ, БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА, ПРИМЕНЕНИЕ, БИОБЕЗОПАСНОСТЬ»
И ГОДИЧНОЕ СОБРАНИЕ ОБЩЕСТВА ФИЗИОЛОГОВ РАСТЕНИЙ РОССИИ
(19-23 ноября 2012 года, ИФР РАН, г. Москва)

Информация: <http://www.ippras.ru>