

УДК 581.1

РОСТ И РАЗВИТИЕ ОГУРЦА *CUCUMIS SATIVUS* L. В ПРЕГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД В УСЛОВИЯХ ДЛИННЫХ ФОТОПЕРИОДОВ

© 2013 г. Т. Г. Шибаета, Е. Ф. Марковская*

Институт биологии Карельского научного центра РАН
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11

*Петрозаводский государственный университет
195910 Петрозаводск, пр. Ленина, д. 33

E-mail: kharkina@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 13.03.12 г.
Окончательный вариант получен 01.11.12 г.

При выращивании растений в условиях защищенного грунта увеличение фотопериода и в т.ч. круглосуточное освещение является одним из путей повышения продуктивности растений и экономии энергоресурсов. Однако, у ряда культур в условиях длинных фотопериодов развиваются признаки светового повреждения листьев и снижается продуктивность. Изучали влияние фотопериода (8, 12, 16, 20 и 24 ч) и плотности потока фотонов (60, 120, и 160 мкмоль/м² с ФАР) на растения огурца *Cucumis sativus* L. в прегенеративный период. Показано, что в ответную реакцию растений огурца на продолжительность фотопериода более 20 ч, включая круглосуточное освещение, в зависимости от возраста растения и условий освещенности, могут быть включены эпинастическая реакция листьев, активация механизма нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла и/или обратимое фотоингибирование реакционных центров фотосистемы II, развитие обратимого хлороза, редукция светособирающего комплекса и повышение содержания каротиноидов. Реакция иматурных и виргинильных растений на длинные фотопериоды отличалась, что свидетельствует о необходимости экспериментального разделения прегенеративного периода развития по возрастным состояниям и учета этого при составлении технологических программ выращивания.

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L., иматурная, виргинильная фаза, фотопериод, круглосуточное освещение, фотоингибирование, хлороз.

DOI: 10.7868/S0475145013020092

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 фотосинтетического аппарата (ФСА) и даже гибель клеток (Demmig-Adams, Adams, 1992; Long et al., 1994; Рубин, 1995; Muraoka et al., 1998). Эта проблема актуальна при выращивании растений в условиях защищенного грунта, где увеличение фотопериода и в т.ч. круглосуточное освещение является одним из путей повышения продуктивности растений (Demers et al., 1998; Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011), особенно в зимнее время (Dorais, Gosselin, 2002). Зимняя продукция тепличных культур полностью зависит от дополнительного освещения. Чтобы минимизировать за-

траты на обогрев в ночной период, потери энергии и CO₂, необходимый интеграл света от искусственных источников должен быть распределен в течение как можно большего времени в сутках. Однако, в литературе имеются многочисленные данные о негативном влиянии длинных фотопериодов (более 17–20 ч) на рост и продуктивность растений (Demers, Gosselin, 1999; Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011). Для растений огурца показано, что круглосуточное освещение, применяемое в послерассадный период, приводит к уменьшению площади ассимилирующей поверхности, снижению хлорофилльного индекса (Pettersen et al., 2010), развитию хлороза листьев и снижению урожая плодов (Wolff, Langerud, 2006). Несмотря на многочисленные исследования, механизмы, участвующие в отклике растения на длинные фотопериоды и в т.ч. непрерывное освещение, остаются непонятны.

Целью настоящей работы было изучение влияния длинных фотопериодов на рост, развитие и

состояние ФСА растений огурца в прегенеративный период.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растения огурца (*Cucumis sativus* L.) гибрид Зозуля F1 проращивали в термостате при 28°C в течение двух суток, затем высаживали в контейнеры и выращивали методом песчаной проливной культуры в камерах искусственного климата ВКШ-73 при температуре $23 \pm 1^\circ\text{C}$, относительной влажности воздуха 60–70%. Растения поливали полным питательным раствором Кнопа с добавлением микроэлементов (рН 6.2–6.4). Растения выращивали при фотопериодах разной продолжительности (8, 12, 16, 20 и 24 ч) и разной плотности потока фотонов – 60, 120, и 160 мкмоль/м² с ФАР. Далее в тексте данные уровни плотности потока фотонов будем называть “низким”, “средним” и “высоким”. Источник света – лампы ДРЛ-400.

Для анализа использовали растения в двух возрастных состояниях: имматурном (2–3 настоящих листа, 14 день от посадки) и виргинильном (6–8 настоящих листьев, 21 и 28 день от посадки). Визуально определяли появление признаков хлороза. Определяли площадь листьев и сухую биомассу растений (DW) (по фракциям корни, стебли, листья). Относительную скорость роста растений (ОСР, мг/г сут) рассчитывали по формуле:

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

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

Рассчитывали удельную площадь листьев (см²/мг), удельную поверхностную плотность листьев (УППЛ, мг/см²), отношение площади листьев к биомассе растения (см²/мг), чистую продуктивность фотосинтеза (ЧПФ, мг/дм² сут). Пластохрон определяли как отрезок времени между достижением двумя последовательными листьями эталонной длины (10 см) (Марковская, Харькина, 1997).

Для измерений флуоресценции хлорофилла (Хл) использовали анализатор фотосинтеза с импульсно-модулированным освещением (MINI-PAM, Walz, Германия). Измерения проводили на активно растущих листьях (1–2 лист у имматурных растений и 3–5 лист у виргинильных растений). Кроме того, на втором, третьем и четвертом листьях измерения проводили каждые 7 дней. Определяли следующие параметры флуоресценции хлорофилла: потенциальный квантовый выход фотохимической активности фотосистемы II (ФС II) (F_v/F_m), относительную скорость транспорта электронов (ETR), коэффициенты фотохимического (qP) и нефотохимического (NPQ) тушения.

Для исследования содержания фотосинтетических пигментов брали пробы из 1–2 листа у имматурных растений и 3–5 листьев у виргинильных растений. Содержание Хл *a* и *b* и каротиноидов (Кар) определяли с помощью спектрофотометра СФ-2000 (Спектр, Россия) в экстракте 96%-ным этиловым спиртом и рассчитывали по известным формулам (Lichtenthaler, Wellburn, 1983). Долю хлорофиллов в ССК рассчитывали, приняв что практически весь хлорофилл *b* находится в ССК, а соотношение хлорофиллов *a* и *b* в этом комплексе составляет 1.2 (Lichtenthaler, 1987). Измерения проводили в 4 биологических и 3 аналитических повторностях.

Все эксперименты, представленные в работе, были проведены в 2-кратной повторности. В таблицах представлены средние значения и их стандартные отклонения. Разницу между средними значениями считали значимой при $P \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Феноменологические наблюдения

У растений огурца обоих возрастных состояний (имматурного и виргинильного) в условиях фотопериодов 20 и 24 ч при всех уровнях плотности потока фотонов наблюдалась эпинастия активно растущих листьев. Механизм эпинастических движений связан с активизацией роста верхней поверхности листа (за счет перераспределения ауксина), что приводит к опусканию листьев и уклонению их от прямого действия света (парагелиотропизм). Это позволяет избегать избыточного поглощения световой энергии листьями и предотвращать фототингирование ФСА растений (Powles, Björkman, 1981; Pastenes et al., 2005). У виргинильных растений, выращиваемых при длинных фотопериодах (20 и 24 ч) при всех плотностях потока фотонов наблюдались визуальные признаки фотоповреждения листьев – хлороз. Чем длиннее был фотопериод и выше плотность потока фотонов, тем раньше и сильнее проявлялись признаки хлороза. Хлороз отмечался на активно растущих листьях. Со временем, у заканчивающих рост листьев наблюдалось частичное устранение признаков хлороза и восстановление их зеленой окраски, в то время как новые активно растущие листья приобретали более выраженные признаки хлороза.

Показатели роста и развития

Анализ ростовых показателей выявил различную реакцию растений разного возрастного состояния в прегенеративный период развития на действие фотопериода и плотности потока фотонов. Так, у растений в имматурном возрастном состоянии показано увеличение ОСР в условиях длинных фотопериодов, включая круглосуточное

Таблица 1. Показатели роста и развития растений *C. sativus* разных возрастных состояний в зависимости от фотопериода и интенсивности освещения

Освещенность, мкмоль/м ² с	Фотопериод, ч	ОСР, мг/г сут	DW, мг сухой массы	ЧПФ, мг/дм ² сут	Площадь листьев, см ²	УППЛ, мг/см ²	Пластохрон, сут
Имматурные растения							
60	8	0.15 ± 0.02	67 ± 2	16 ± 1	32 ± 2	1.3 ± 0.1	1.92 ± 0.07
	12	0.19 ± 0.01	114 ± 4	15 ± 1	58 ± 6	1.3 ± 0.1	1.39 ± 0.05
	16	0.20 ± 0.01	131 ± 4	16 ± 1	62 ± 3	1.5 ± 0.1	1.37 ± 0.05
	20	0.21 ± 0.01	150 ± 7	17 ± 1	64 ± 8	1.7 ± 0.1	1.33 ± 0.04
	24	0.22 ± 0.01	171 ± 12	19 ± 1	68 ± 7	1.8 ± 0.1	1.35 ± 0.04
120	8	0.23 ± 0.01	211 ± 7	16 ± 1	88 ± 9	1.6 ± 0.1	1.79 ± 0.12
	12	0.28 ± 0.02	383 ± 13	17 ± 1	154 ± 11	1.8 ± 0.1	1.56 ± 0.04
	16	0.29 ± 0.01	451 ± 18	17 ± 1	181 ± 14	1.9 ± 0.1	1.47 ± 0.04
	20	0.30 ± 0.01	518 ± 23	18 ± 1	195 ± 24	2.1 ± 0.1	1.39 ± 0.04
	24	0.32 ± 0.01	687 ± 29	24 ± 1	192 ± 19	2.3 ± 0.1	1.33 ± 0.05
160	8	0.29 ± 0.01	431 ± 17	23 ± 2	136 ± 21	2.0 ± 0.1	1.44 ± 0.03
	12	0.34 ± 0.02	780 ± 33	24 ± 2	235 ± 25	2.2 ± 0.1	1.33 ± 0.03
	16	0.35 ± 0.01	921 ± 43	24 ± 2	277 ± 37	2.4 ± 0.1	1.23 ± 0.04
	20	0.36 ± 0.01	1105 ± 35	25 ± 2	319 ± 41	2.6 ± 0.1	1.20 ± 0.03
	24	0.37 ± 0.01	1227 ± 42	26 ± 2	341 ± 38	2.7 ± 0.2	1.16 ± 0.04
Виргинильные растения							
60	8	0.14 ± 0.03	156 ± 13	17 ± 1	83 ± 17	1.2 ± 0.1	1.43 ± 0.06
	12	0.20 ± 0.02	371 ± 23	22 ± 2	194 ± 14	1.3 ± 0.1	1.05 ± 0.05
	16	0.22 ± 0.02	505 ± 44	30 ± 2	207 ± 36	1.7 ± 0.2	0.93 ± 0.06
	20	0.26 ± 0.02	723 ± 26	35 ± 2	276 ± 15	1.7 ± 0.1	0.78 ± 0.03
	24	0.22 ± 0.02	628 ± 27	37 ± 2	208 ± 21	1.9 ± 0.2	0.71 ± 0.03
120	8	0.15 ± 0.02	516 ± 20	16 ± 1	271 ± 21	1.5 ± 0.1	1.00 ± 0.01
	12	0.24 ± 0.01	1613 ± 42	37 ± 2	476 ± 35	1.7 ± 0.2	0.66 ± 0.02
	16	0.24 ± 0.01	1898 ± 47	37 ± 2	560 ± 64	2.1 ± 0.2	0.68 ± 0.01
	20	0.25 ± 0.01	2303 ± 110	48 ± 3	526 ± 58	2.6 ± 0.1	0.70 ± 0.01
	24	0.18 ± 0.02	2048 ± 125	37 ± 3	526 ± 70	2.5 ± 0.1	0.70 ± 0.01
160	8	0.13 ± 0.01	925 ± 36	28 ± 2	249 ± 35	1.6 ± 0.1	1.20 ± 0.03
	12	0.16 ± 0.01	2054 ± 72	44 ± 3	415 ± 47	1.7 ± 0.1	0.97 ± 0.03
	16	0.22 ± 0.02	3423 ± 114	65 ± 6	551 ± 49	2.2 ± 0.1	0.80 ± 0.02
	20	0.21 ± 0.01	3970 ± 102	83 ± 7	490 ± 47	2.5 ± 0.1	0.85 ± 0.02
	24	0.18 ± 0.01	3686 ± 119	77 ± 7	454 ± 43	2.5 ± 0.1	0.91 ± 0.02

освещение при более высоких значениях плотности потока фотонов (табл. 1). Анализ компонентов ОСР показал, что отмеченный результат связан с компенсаторными взаимодействиями отдельных составляющих: с увеличением фотопериода отмечено увеличение значений ЧПФ, которые сочетались со снижением удельной площади листьев и, соответственно снижением отношения площади листьев к биомассе растения. Повышение ОСР за счет ЧПФ при круглосуточ-

ном освещении отмечалось и у других видов культурных растений (Inada, Yabumoto, 1989). Накопление биомассы у имматурных растений возрастало с увеличением плотности потока фотонов и при увеличении фотопериода от 8 до 24 ч (табл. 1). При этом наблюдалась и тенденция к увеличению УППЛ с увеличением продолжительности фотопериода (табл. 1). В условиях длинных фотопериодов в расчете на единицу поверхности листа синтезируется большая биомасса, что косвенно ука-

зывает на большую эффективность процессов фотосинтеза. Величина пластохрона у имматурных растений уменьшалась с увеличением фотопериода от 8 до 16 ч, но дальнейшее увеличение фотопериода до 20 и 24 ч не приводило к достоверным изменениям (табл. 1), однако можно отметить тенденцию к ускорению развития в условиях длинных фотопериодов.

У более взрослых растений, в виргинильном возрастном состоянии, были получены несколько иные зависимости. Прежде всего, отмечалось некоторое уменьшение значений ОСР по сравнению с имматурными растениями, что связано с онтогенетическими изменениями. Увеличение фотопериода от 8 до 20 ч приводило к увеличению накопления биомассы, повышая ОСР, но продление фотопериода до 24 ч не привело к дальнейшему увеличению накопления биомассы, т.к. значения ОСР снижались при всех уровнях плотности потока фотонов (табл. 1). Анализ компонентов ОСР показал, что снижение в условиях круглосуточного освещения вызвано снижением значений ЧПФ, более не компенсировавших снижение отношения площади листьев к биомассе растения и удельной площади листьев, как это происходило у имматурных растений. В условиях круглосуточного освещения значения УППЛ у виргинильных растений не отличались от таковых у растений, выращенных при фотопериоде 20 ч (табл. 1). Реакция величины пластохрона на фотопериод у виргинильных растений зависела от уровня плотности потока фотонов. Так, при низкой плотности потока фотонов величина пластохрона уменьшалась с увеличением фотопериода и достигала минимальных значений при круглосуточном освещении. При средней и высокой плотности потока фотонов минимум достигался при фотопериоде 16 ч и дальнейшее увеличение фотопериода либо не изменяло достоверно величину пластохрона (при средней плотности потока фотонов), либо приводило к некоторому замедлению развития (при высокой плотности потока фотонов) (табл. 1). Т.к. круглосуточное освещение не приводило к значительным изменениям величины пластохрона по сравнению с фотопериодом 20 ч, то уменьшение площади листьев у виргинильных растений при круглосуточном освещении по сравнению с фотопериодом 20 ч происходило не за счет разного количества листьев на растении, а за счет уменьшения площади индивидуальных листьев.

Активность ФСА растений

У имматурных растений всех вариантов опыта не было достоверных различий по значениям F_v/F_m , которые находились в области от 0.79 до 0.81, что соответствует полноценно функционирующей ФС II. Однако, в условиях круглосуточ-

ного освещения по сравнению с фотопериодом 20 ч при всех уровнях плотности потока фотонов были отмечены более низкие значения ETR (на 13–20%) и qP (на 18–35%), но более высокие значения NPQ (на 30–70%) (табл. 2). Содержание Хл *a* и *b* у имматурных растений было минимальным при фотопериоде 8 ч, а при фотопериодах от 12 до 24 ч достоверно не отличалось, хотя и прослеживалась тенденция к снижению при круглосуточном освещении (данные не приведены). Достоверных изменений в содержании Кар отмечено не было.

В начале виргинильного периода у активно растущих листьев в условиях средней и высокой плотности потока фотонов при круглосуточном освещении значения F_v/F_m начали снижаться, достигая значений 0.62–0.74, что указывало на изменения в активности реакционных центров ФСII. В условиях всех других фотопериодов значения F_v/F_m сохранялись в пределах 0.79–0.81.

У виргинильных растений в фазе 7–8 листьев в условиях длинных фотопериодов (20 и 24 ч) при средней и высокой плотности потока фотонов величина F_v/F_m у активно растущих листьев значительно снижалась, достигая самых низких значений (0.6–0.63) в условиях круглосуточного освещения. У всех растений ETR была почти вдвое ниже, чем у имматурных растений, а при фотопериоде 24 ч и высокой плотности потока фотонов это снижение составило более 50%. При всех уровнях плотности потока фотонов у виргинильных растений, как и у имматурных, отмечалось снижение значений ETR и qP в условиях круглосуточного освещения, однако, в отличие от имматурных растений, значительно снижались и значения NPQ (табл. 2). Следует отметить, что эти значения NPQ соответствовали таковым у имматурных растений при более коротких фотопериодах (16 и 20 ч).

У листьев, рост которых был уже замедлен или прекращен, наблюдалось восстановление значений F_v/F_m . Так, например, в условиях фотопериода 24 ч и высокой плотности потока фотонов наблюдалось снижение F_v/F_m на третьей неделе выращивания (рис. 1), что совпадало по времени с наиболее выраженными признаками хлороза, однако уже через неделю значения F_v/F_m возрастали, что совпадало с визуальной оценкой частичного устранения хлороза.

У виргинильных растений развитие хлороза при круглосуточном освещении подтвердилось данными о снижении общего содержания Хл *a* и *b* (рис. 2). У растений в условиях фотопериода 20 ч значительного снижения содержания зеленых пигментов отмечено не было, хотя слабый хлороз листьев наблюдался. Изменения в пигментном комплексе происходили в основном за счет снижения содержания Хл *b*, что привело к увеличе-

Таблица 2. Параметры флуоресценции хлорофилла и отношение фотосинтетических пигментов у растений *C. sativus* разных возрастных состояний в зависимости от фотопериода и интенсивности освещения

Освещенность, мкмоль/м ² с	Фотопериод, ч	F_v/F_m	ETR	qP	NPQ	Хл a/b	ССК, %	Хл/Кар
Имматурные растения								
60	16	0.79a	89a	0.83a	0.44a	2.6a	61a	6.8a
	20	0.81b	95a	0.82a	0.44a	2.3a	65a	5.5a
	24	0.81b	79b	0.67b	0.72b	2,2a	69a	7.0a
120	16	0.79a	76a	1.02a	0.38a	2.8a	58a	5.0a
	20	0.79a	81a	0.96a	0.30a	2.6a	61a	4.8a
	24	0.79a	65b	0.62b	0.51b	2.3a	71b	4.7a
160	16	0.80a	75a	0.78a	0.40a	1.8a	88a	7.9a
	20	0.80a	80a	0.68a	0.46a	1.9a	87a	6.5b
	24	0.79a	70a	0.56b	0.60b	1.9a	85a	6.6b
Виргинильные растения								
60	16	0.81a	47a	0.63a	0.86a	2.1a	72a	7.8a
	20	0.79a	45a	0.62a	0.70b	2.5b	67b	5.8b
	24	0.79a	41b	0.61a	0.58c	2.7b	60c	3.6c
120	16	0.74a	54a	1.00a	0.59a	2.1a	83a	5.9a
	20	0.71b	47b	1.14b	0.46b	2.6b	74b	4.6b
	24	0.63c	35c	0.98a	0.35c	2.7b	74b	3.7c
160	16	0.78a	68a	0.78a	0.82a	2.0a	84a	5.8a
	20	0.71b	50b	0.60b	0.38b	2.5b	80b	5.2b
	24	0.60c	29c	0.32c	0.27c	3.1c	71c	3.1c

Разные буквы указывают на достоверные различия ($P \leq 0.05$).

нию соотношения Хл a/b в условиях длинных фотопериодов (табл. 2). Наряду с уменьшением общего содержания Хл, наблюдалось некоторое снижение доли Хл, принадлежащего ССК (табл. 2). Также в условиях длинных фотопериодов происходило некоторое увеличение содержания Кар (рис. 3), в результате чего соотношение Хл/Кар уменьшилось (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что растения огурца в обоих возрастных состояниях реагируют на длинные фотопериоды при любой плотности потока фотонов. Даже в условиях невысокой плотности потока фотонов при длине фотопериода 20 ч и более у имматурных растений наблюдались эпинастические движения листьев. Известно, что эпинастические движения у растений связаны с избеганием избыточной освещенности, а в наших опытах они наблюдались даже в условиях невысокой освещенности. Учитывая, что величина интеграла суточной радиации в

условиях фотопериода 24 ч для варианта с плотностью потока фотонов 120 мкмоль/м²с составляла 10.3 моль/м²сут, варианта 160 мкмоль/м²с – 13.8 моль/м²сут, что значительно ниже уровня интеграла суточной радиации, рекомендуемого для культуры огурца – 25 моль/м²сут (Мое et al., 2006), можно предположить, что эпинастия листьев в данном случае является реакцией на длительный фотопериод, нежели на поступление избыточной световой энергии. В этих условиях растения вырабатывают защитные приспособления, которые позволяют им уберечься от условий длительного поступления световой энергии. У виргинильных растений в условиях длинных фотопериодов развивались признаки светового повреждения листьев – хлороза. Ранее также было показано, что хлороз листьев появлялся у растений огурца после смены фотопериода 18 ч в послерассадном периоде на круглосуточное освещение (Wolf, Langerud, 2006).

В настоящей работе показано увеличение накопления биомассы у имматурных растений в

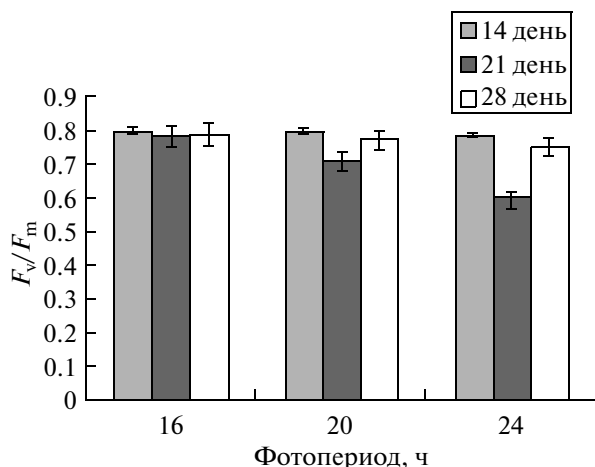


Рис. 1. Динамика изменения потенциального квантового выхода фотохимической активности ФС II (F_v/F_m) второго листа в условиях высокой плотности потока фотонов при разных фотопериодах.

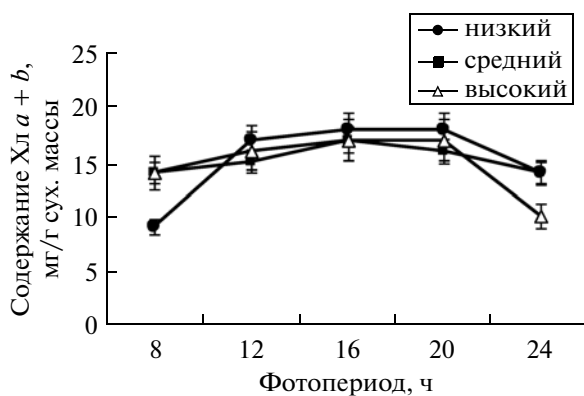


Рис. 2. Содержание хлорофиллов (a, b) в листьях виргинильных растений *Cucumis sativus* в условиях низкой, средней и высокой плотности потока фотонов и разной продолжительности фотопериода.

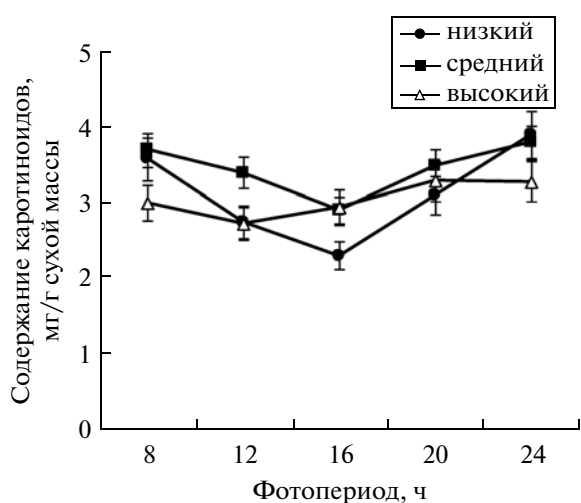


Рис. 3. Содержание каротиноидов в листьях виргинильных растений *Cucumis sativus* в условиях низкой, средней и высокой плотности потока фотонов и разной продолжительности фотопериода.

условиях длинных фотопериодов, которое происходило за счет повышения ЧПФ на фоне уменьшения размеров ассимилирующей поверхности. Возможно, снижение удельной площади листьев с увеличением фотопериода в наших опытах связано с увеличением интеграла света, что согласуется с ранее полученными для огурца данными (Lorenz, 1980), в т.ч. при круглосуточном освещении (Warrington, Norton, 1991). Увеличение же накопления биомассы может быть связано с увеличением скорости фотосинтеза, обусловленным развитием палисадной ткани и соответственно увеличением УППЛ, которое наблюдали у иматурных растений в условиях длинных фотопериодов.

Феномен эпинастии, который отмечали у иматурных растений в условиях круглосуточного освещения, сопровождался значительным повышением NPQ, что хорошо укладывается в существующие представления о механизме защиты фотосинтезирующих клеток с помощью тепловой диссипации избытка поглощенной антенными Хл световой энергии (Adams et al., 2006), что предотвращает фотоинактивацию и фотоповреждение ФСII. Процесс нефотохимического тушения возбужденных состояний Хл восстанавливает энергетический баланс на уровне ФСА, что приводит к отсутствию стрессовой реакции организма, о чем можно судить по величине F_v/F_m , которая у иматурных растений оставалась близкой к норме (около 0.8) и стимуляции процессов роста и развития в условиях длинных фотопериодов.

У виргинильных растений, наряду с эпинастической реакцией отмечалось развитие хлороза. Снижение значений F_v/F_m при средней и высокой плотности потока фотонов на длинных фотопериодах 20 и 24 ч свидетельствовали о значимых нарушениях в работе ФСА (фотоингибировании) (Lichtenthaler et al., 2004). Значения NPQ сохранялись высокими во всех вариантах опыта, за исключением круглосуточного освещения с высокой плотностью потока фотонов, т.е. как и у иматурных растений, ликвидация избыточно поглощенной световой энергии происходила за счет активации механизмов NPQ. В условиях же круглосуточного освещения при высокой плотности потока фотонов происходило снижение значений ETR, qP и NPQ. В условиях круглосуточного освещения происходило снижение содержания Хл, что, по-видимому, и привело с одной стороны к уменьшению NPQ почти вдвое, а с другой – к снижению показателей функциональной активности – ETR и qP и развитию хлороза. Снижение концентрации зеленых пигментов в листьях направлено на уменьшение эффективности абсорбции света ФСА на единицу площади растений (Öquist, Huner, 2003) и может служить одним из способов защиты от избыточной инсоляции. Такой механизм был обнаружен у листьев

зимнелетних растений, произрастающих на полном солнечном свете (Adams et al., 2002; Дымова, Головки, 2007). Наряду с уменьшением общего содержания фотосинтетических пигментов, наблюдалось увеличение соотношения Хл a/b и редукция ССК, что для C_3 -видов характерно при адаптации к высокой освещенности (Björkman, Holmgren, 1963).

Известно, что фотоингибирование реакционного центра (РЦ) ФС II, вызванное действием видимого света высокой интенсивности на ФСА, может быть обратимым (“динамическим”) и необратимым (“хроническим”) (Gomez et al., 1998). 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, а не его повреждением при круглосуточном освещении и оказался обратимым. По всей видимости, у растущих листьев в условиях избыточной радиации усиливаются деструктивные процессы в ФСII, которые по мере завершения роста листа уравниваются репаративными процессами, в результате чего величина F_v/F_m приближается к норме.

Наблюдаемое снижение соотношения зеленых и желтых пигментов при круглосуточном освещении, свидетельствующее об относительно более высоком содержании Кар в фонде фотосинтетических пигментов, вероятно, связано с их протекторной функцией при адаптации ФСА растений к избыточной радиации (Demmig-Adams, Adams, 1992; Demers, Gosselin, 2002).

Результаты настоящей работы показали, что у имматурных растений во всех вариантах опыта работа ФСА коррелировала с ростовыми процессами и с увеличением плотности потока фотонов и фотопериода накопление биомассы увеличивалось. В случаях, когда поглощение ФСА световой энергии превышало ее использование для ассимиляции CO_2 (в условиях круглосуточного освещения) ФСА этих растений проявлял устойчивость к избыточной ФАР, в основном, за счет активации механизмов NPQ. У виргинильных растений в условиях длинных фотопериодов также происходило поглощение избыточной световой энергии и для обеспечения процессов нормальной жизнедеятельности работал механизм NPQ, однако растения в условиях круглосуточного освещения оказались в стрессовой ситуации, сопровождаемой фотоингибированием, о чем свидетельствовали низкие значения F_v/F_m . У этих растений отмечалось снижение общего содержания Хл, редукция ССК, что привело, соответственно, к снижению ETR, qP и NPQ и, как следствие, должно было привести к снижению продуктивности. Однако в наших опытах существенного снижения продуктивности у растений в условиях круглосуточного освещения по сравнению с другими длинными фотопериодами не

произошло. Возможно, это связано со способностью листьев переходить в состояние “временного функционального хлороза”, который проходит, когда лист прекращает рост. Этот процесс можно рассматривать как один из путей адаптации растений защищенного грунта к круглосуточному освещению. Из литературы известно, что одним из путей снижения суммарного поглощения световой энергии у растений Крайнего севера в условиях круглосуточного освещения является уменьшение содержания Хл (Любименко, 1963; Шмакова, Марковская, 2010), но оно в природе не приводит к понижению функциональной активности. Кроме того, вопрос о том, является ли фотоингибирование стресс-реакцией или это регуляторный процесс, направленный на согласование световых реакций фотосинтеза со сложной и разветвленной последовательностью реакций метаболизма, остается дискуссионным (Osmond, Forster, 2006).

Полученные в настоящей работе данные дают основание для гипотезы о системной ответной реакции, которая может формироваться при выращивании растений огурца при фотопериодах длиннее 20 ч, в т.ч. при круглосуточном освещении. В ответную реакцию огурца на длинные фотопериоды, в зависимости от возраста растения (нельзя исключить фактор длительности воздействия) и условий освещенности, могут быть включены эпинастическая реакция листьев для избегания поглощения избыточной радиации, активация механизма NPQ для рассеивания избыточно поглощенной энергии, и/или обратимое фотоингибирование РЦ ФС II, развитие обратимого хлороза, редукция ССК, повышение содержания Кар. Сочетание всех этих процессов формирует динамическую системную реакцию организма на длинный фотопериод у сельскохозяйственных растений, чувствительных к непрерывному освещению, выращиваемых в защищенном грунте в условиях высоких широт.

Проведенные исследования показали, что использование фотопериодов более 20 ч в технологии выращивания растений огурца в прегенеративный период имеет определенные ограничения. Для имматурных растений, т.е. в предрасадный период, распределение интеграла света в течение 20–24 ч может быть выгодным как с точки зрения экономии энергоресурсов, так и способствовать увеличению продуктивности. Для виргинильных растений такой световой режим с очень длинными фотопериодами не будет приводить к увеличению продуктивности, но, в случае каких-либо технических ограничений или необходимости (напр., для избегания резких снижений температуры в зимний период), этот прием возможен в течение ограниченного времени. Настоящие опыты показали разную реакцию растений огурца на разных этапах онтогенеза, что сви-

детельствует о необходимости экспериментального разделения прегенеративного периода развития по возрастным состояниям и включение этого в технологические программы выращивания.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дымова О.А., Головкин Т.К. Состояние пигментного аппарата растений живучки ползучей в связи с адаптацией к световым условиям произрастания // Физиология растений. 2007. Т. 54. С. 521–528.
- Любименко В.Н. Избранные труды. Т. 2. Работы по фотосинтезу и приспособлению растений к свету. Киев: Изд-во АН УССР, 1963. С. 328–402.
- Марковская Е.Ф., Харьковина Т.Г. Временная организация процесса формирования листовой поверхности *Cucumis sativus* L. // Онтогенез. 1997. Т. 28. № 2. С. 83–87.
- Рубин А.Б. Принципы организации и регуляции первичных процессов фотосинтеза // Тимирязевские чтения LV. Пушино: ОНТИ ПНЦРАН, 1995. 38 с.
- Шмакова Н.Ю., Марковская Е.Ф. Фотосинтетические пигменты растений и лишайников арктических тундр Западного Шпицбергена // Физиология растений. 2010. Т. 57. № 6. С. 764–769.
- Adams W.W., Demmig-Adams B., Rosenstiel T.N. et al. Photosynthesis and photoprotection in overwintering plants // Plant Biol. 2002. V. 4. P. 545–557.
- Adams W.W. III, Zarter C.R., Much K.E. et al. Energy dissipation and photoinhibition: a continuum of photoprotection // Photoprotection, photoinhibition, gene regulation, and environment / Eds. Demmig-Adams B., Adams W.W. III, Mattoo A.K., Dordrecht: Springer-Verlag, 2006. P. 49–64.
- Björkman O., Holmgren P. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats // Physiol. Plant. 1963. V. 16. P. 889–914.
- Demers D.A., Gosselin A. Supplemental lighting of greenhouse vegetables: limitations and problems related to long photoperiods // Acta Hort. 1999. V. 481. P. 469–473.
- 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. V. 580. P. 83–88.
- Demers D.A., Wien H.C., Gosselin A. Effects of supplemental light duration on greenhouse sweet pepper plants and fruit yields // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1998. V. 123. P. 202–207.
- 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. V. 43. P. 599–626.
- Dorais M., Gosselin A. Physiological response of greenhouse vegetable crops to supplemental lighting // Acta Hort. 2002. V. 580. P. 59–67.
- Gomez I., Porez-Rodriguez E., Vinegla B. et al. 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. B: Biol. 1998. V. 47. P. 46–57.
- Hay R.K.M., Heide O.M. Specific photoperiodic stimulation of dry matter production in high-latitude cultivar of *Poa pratensis* // Physiol. Plant. 1983. V. 57. P. 135–142.
- Heide O.M., Bush M.G., Evans L.T. Interaction of photoperiod and gibberellin on growth and photosynthesis of high-latitude *Poa pratensis* // Physiol. Plant. 1985a. V. 65. P. 135–145.
- Heide O.M., Hay R.K.M., Baugeröd H. Specific day length effects on leaf growth and photosynthesis of high-latitude grasses // Ann. Bot. 1985b. V. 55. P. 579–586.
- 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. V. 58. № 4. P. 689–694.
- Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods Enzymol. 1987. V. 148. P. 350–382.
- Lichtenthaler H., Buschmann C., Knapp M. Measurement of chlorophyll fluorescence kinetics (Kautsky effect) and the chlorophyll fluorescence decrease ratio (RFD-Values) with the PAM-fluorometer // Analytical methods in plant stress biology / Eds. Filek M., Biesaga-Kościelnik J., Marcińska I. Kraków, 2004. P. 93–111.
- 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.
- Long S.P., Humphries S., Falkowski P.G. Photoinhibition of photosynthesis in nature // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1994. V. 45. P. 633–662.
- Lorenz H.P. Modelluntersuchungen zur Klimareaktion von Wachstumskomponenten am Beispiel junger Salatgurkenpflanzen (*Cucumis sativus* L.): ein Beitrag zur Temperaturführung in Gewächshäusern. Hannover, 1980. 138 p.
- Moe R., Grimstad S., Gislørød H.R. The use of artificial light in year round production of greenhouse crops in Norway // ISHS Acta Hort. 2006. V. 711: V International Symposium on Artificial Lighting in Horticulture. P. 35–42.
- Muraoka H., Takenaka A., Tang Y. et al. Flexible leaf orientations of *Arisema heterophyllum* maximize light capture in a forest understory and excess irradiance at defrosted site // Ann. Bot. 1998. V. 82. P. 297–307.
- Öquist G., Huner N.P.A. Photosynthesis of overwintering evergreen plants // Annu. Rev. Plant Biol. 2003. V. 54. P. 329–355.
- Osmond B., Forster B. Photoinhibition: then and now // Photoprotection, photoinhibition, gene regulation, and environment / Eds. Demmig-Adams B., Adams W.W. III, Mattoo A.K. Dordrecht: Springer-Verlag, 2006. P. 11–22.
- Pastenes C., Pimentel P., Lillo J. Leaf movements and photoinhibition in relation to water stress in field-grown beans // J. Exp. Bot. 2005. V. 56. P. 425–433.
- Pettersen R.I., Torre S., Gislørød H.R. Effects of leaf aging and light duration on photosynthetic characteristics in a cucumber canopy // Sci. Hort. 2010. V. 125. № 2. P. 82–87.

- Powles S.B., Björkman O. Leaf movement in the shade species *Oxalis oregana*. II. Role in protection against injury by intense light // Carnegie Inst. Wash. Yearb. 1981. V. 80. P. 63–66.
- Solhaug K.A. Influence of photoperiod and temperature on dry matter production and chlorophyll content in temperate grasses // Norweg. J. Agric. Sci. 1991. V. 5. P. 365–383.
- Sysoeva M.I., Markovskaya E.F., Shibaeva T.G. Plants under continuous light: a review // Plant Stress. 2010. V. 4. № 1. P. 5–17.
- 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.
- Warrington I.J., Norton R.A. An Evaluation of plant growth and development under various daily quantum integrals // J. Am. Soc. Hortic. Sci. 1991. V. 116. P. 544–551.
- Wolff S.A., Langerud A. Fruit yield, starch content and leaf chlorosis in cucumber exposed to continuous lighting // Europ. J. Hortic. Sci. 2006. V. 71. P. 259–261.

Growth and Development of Cucumber *Cucumis sativus* L. in the Prereproductive Period under Long Photoperiods

T. G. Shibaeva^a and E. F. Markovskaya^b

^a Institute of Biology, Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences, ul. Pushkinskaya 11, Petrozavodsk, 185910 Russia

^b Petrozavodsk State University, pr. Lenina 33, Petrozavodsk, 195910 Russia
e-mail: kharkina@krc.karelia.ru

Abstract—When plants are grown in a greenhouse, an increase in the photoperiod, as well as continuous lighting, is one of the ways to improve plant productivity and energy savings. However, a number of crops under long photoperiods develop signs of light damage to leaves, and productivity is reduced. We studied the effect of the photoperiod (8, 12, 16, 20, and 24 h) and photon flux densities (60, 120, and 160 $\mu\text{mol}/\text{m}^2$ with PAR) on cucumber plants *Cucumis sativus* L. in a prereproductive period. We show that the response of the cucumber plants to a photoperiod duration of more than 20 h, including continuous lighting, depending on the plant age and lighting conditions, may include epinastic reaction of the leaves, activation of a mechanism of nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching, and/or reversible photoinhibition of a reaction center of photosystem II, development of reversible chlorosis, reduction of a light-harvesting complex, and increase in the content of carotenoids. Reaction of immature and virginile plants to long photoperiods was different, which highlights the need for experimental separation of the prereproductive period of development in terms of age states and consideration of this when preparing programs of cultivation.

Keywords: *Cucumis sativus* L., immature, virginile phase, photoperiod, continuous lighting, photoinhibition, chlorosis.