

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РФ  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего образования

**ПЕНЗЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**

Факультет  
физико-математических  
и естественных наук

Кафедра  
«Общая биология и биохимия»

Направление подготовки 06.03.01 Биология  
Профиль подготовки Биохимия  
Форма обучения очная

**ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА**

на тему:

**«ВЛИЯНИЕ СПЕКТРАЛЬНОГО СОСТАВА СВЕТА НА РОСТ  
И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ»**

Студент Ястребова Ястребова Снежана Дмитриевна

Руководитель Солдатов Солдатов С.А.

Нормоконтролер Клыченков Клыченков С.В.

Работа допущена к защите (протокол заседания кафедры от 18.06.24 № 19)

Заведующий кафедрой Карпова Карпова Г.А.

Работа защищена с отметкой отлично

(протокол заседания ГЭК от 26.06.24 № 8)

Секретарь ГЭК Клыченков Клыченков С.В.

Пенза, 2024

## СОДЕРЖАНИЕ

|                                                                                                    |    |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| ВВЕДЕНИЕ .....                                                                                     | 3  |
| ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....                                                                     | 6  |
| 1.1 Фотосинтез и его зависимость от света.....                                                     | 6  |
| 1.2 Влияние разных участков солнечного спектра на рост и развитие растений.....                    | 9  |
| 1.3 Анализ спектральных характеристик источников освещения.....                                    | 13 |
| 1.4 Роль разных групп фотосинтетических пигментов в процессе фотосинтеза .....                     | 19 |
| ГЛАВА 2. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....                                                         | 24 |
| 2.1 Объект исследования .....                                                                      | 24 |
| 2.2 Методы исследования .....                                                                      | 29 |
| ГЛАВА 3. ДИНАМИКА ИЗМЕНЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА ПРИ ДЕЙСТВИИ РАЗНЫХ СПЕКТРОВ СВЕТА .....     | 34 |
| 3.1 Действие света на рост и развитие растений пшеницы .....                                       | 34 |
| 3.2 Изменение содержания пигментов у растений пшеницы при действии разных спектров света.....      | 37 |
| 3.3 Динамика изменения интенсивности фотосинтеза у пшеницы в зависимости от условий освещения..... | 40 |
| 3.4 Влияние света на активность рибулозо-1,5 бисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы .....                | 42 |
| ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....                                                                                    | 45 |
| ВЫВОДЫ .....                                                                                       | 46 |
| СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....                                                                             | 47 |

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследования** обусловлена тем, что солнечный свет является главным источником энергии для роста, развития и продуктивности растений. В природных условиях растения редко испытывают недостаток солнечной энергии, который бы привел к полной остановке их роста и развития. Тем не менее, для эффективного выращивания сельскохозяйственных растений уровень солнечной радиации может оказаться недостаточным. Например, в условиях Севера или при выращивании растений в защищенном грунте – в теплицах, наблюдается замедление этих процессов. В связи с этим, для получения качественного урожая необходимо использование источников искусственного света как для дополнительного освещения, так и для изучения влияния характеристик искусственного освещения на рост и продуктивность растений. Понимание этих факторов имеет прямое отношение к качеству урожая. Кроме того, КПД, падающей ФАР для планеты Земля, составляет всего лишь около 0,2%, что указывает на низкую продуктивность фотосинтеза в естественных условиях. Именно оптимизация спектрального состава света для протекания фотосинтеза в значительной степени влияет на ход продукционного процесса.

Как и для любого живого существа, растениям необходима энергия для роста, размножения, транспорта веществ. Источником энергии выступает солнечный свет, поглощаемый зеленым пигментом, известным как хлорофилл. Лучистая энергия представляет собой энергию в виде электромагнитных колебаний, имеющих длину волны, частоту колебания и скорость распространения. Она передается в форме квантов или фотонов, которые обладают определенной энергией. Чем больше квантов содержится в световом потоке, тем эффективнее протекает фотосинтез и образование биомассы растений. При фотосинтезе энергия света трансформируется в энергию химических связей. Это позволяет растениям синтезировать органические вещества (углеводы) из неорганических (углекислого газа и воды), повышая

уровень энергии системы за счет формирования химических связей с большим запасом энергии (С-С связи), при этом в атмосферу выделяется свободный кислород. Следовательно, свет способен удовлетворить жизненные потребности всех живых существ.

Пшеница на протяжении многих веков определяла продовольственную безопасность целых государств, и по сей день она занимает значительные посевные площади в нашей стране, оставаясь важнейшим компонентом рациона миллионов людей. Зерно пшеницы богато белками (16-26%), углеводами (63-68%), жирами (1,5-2%), содержит ферменты, минеральные вещества, а также витамины В1, В2, РР, необходимые для поддержания здоровья организма. Пшеница относится к растениям длинного дня, то есть для инициации ее цветения длина дня должна превышать 12 часов (~14-16 часов). Благоприятное солнечное освещение в период кущения пшеницы способствует формированию крепких и коротких нижних междоузлий, которые предотвращают негативное воздействие внешних факторов, таких как ливень, ветер. Растения, не прошедшие световую стадию, не выколашиваются.

С учетом стремительного роста населения планеты и ограниченности посевной площади наблюдается прогнозируемый дефицит продуктов питания в современном мире. Тепличные, аэропонные и фитотронные системы культивации частично решают данную проблему, поэтому определение наиболее выгодных условий для роста растений как никогда важно.

**Цель и задачи исследования.** Целью бакалаврской работы являлось изучение динамики изменения роста и развития растений пшеницы при действии различных участков спектра видимого света.

В соответствии с целью были поставлены следующие **задачи**:

1. Проанализировать спектральные характеристики источников освещения;
2. Охарактеризовать роль разных групп фотосинтетических пигментов в процессе фотосинтеза;
3. Проследить за изменением ростовых процессов, интенсивностью

фотосинтеза, содержанием пигментов у пшеницы при действии разных участков солнечного спектра;

4. Изучить влияние света на активность рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы.

# ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

## 1.1 Фотосинтез и его зависимость от света

Фотосинтез представляет собой окислительно-восстановительный процесс, в результате которого на свету происходит восстановление углекислого газа до углеводов, а вода окисляется до кислорода [40].

Все организмы, в которых протекает процесс фотосинтеза, содержат характерный им тип хлорофилла, но есть исключения. Например, некоторые бактерии используют в качестве фоточувствительных пигментов бактериородопсин. В молекуле хлорофилла существует два уровня возбуждения. Первый уровень возникает за счет перемещения на более высокий энергетический уровень электрона в системе сопряженных двойных связей, в то время как второй уровень связан с возбуждением неспаренных электронов атомов азота и кислорода в порфириновом ядре. При поглощении света электроны переходят в колебательное движение.

Согласно принципам фотохимии, при поглощении атомом или молекулой светового кванта, электрон устремляется на орбиталь с более высоким уровнем энергии. Энергетически самый высокий уровень обычно соответствует электрону, который располагается на значительном расстоянии от атомного ядра. Каждый электрон находится на орбитали, вращается вокруг атомного ядра, а также обладает характеристикой, известной как спин. Спин определяет направление вращения электрона вокруг своей оси. При расположении всех электронов в молекуле парами, спин принимает значение, равное нулю. Такое состояние называется основным синглетным ( $S_0$ ). При переходе электрона на другую орбиталь возможны два сценария: электрон не меняет свой спин, тогда возникает первое и второе синглетное состояние ( $S^*_1$ ,  $S^*_2$ ), если один из электронов меняет свой спин - триплетное ( $T^*_1$ ). Энергия на втором синглетном уровне  $S^*_2$  наибольшая. Электрон переходит на него под воздействием сине-фиолетовых лучей, так как их кванты обладают большим

уровнем энергии. Избыточная энергия может быть растрачена либо в виде тепла, либо использована на испускание кванта света (флуоресценция) или пойти на фотохимическую работу. В первых двух случаях энергия не может быть использована [20].

Было доказано, что хлорофилл выполняет две основные функции – поглощение и передачу энергии. Молекулы хлорофилла с помощью белковых молекул фиксируются в мембранах тилакоидов хлоропластов и организованы группами. Каждая группа по центру содержит особую двойную молекулу хлорофилла (димер), способную поглощать длинноволновый красный свет и принимать энергию возбуждения от других молекул хлорофилла. Эта молекула называется реакционным центром. У зеленых растений есть два типа реакционных центров, различающихся по длине волны максимального поглощения света. Первый реакционный центр РЦ1 имеет максимальное поглощение при 700 нм (Р700), а второй РЦ2 – при 680 нм (Р680). Именно эти молекулы передают электроны на первичный акцептор. Каждый реакционный центр ассоциирован с определенным числом молекул хлорофилла посредством белков. Они образуют внутренние светособирающие пигмент-белковые комплексы – ПБК1 и ПБК2. С внутренними светособирающими комплексами контактируют внешние пигмент-белковые комплексы, которые все вместе формируют светособирающие пигмент-белковые комплексы ССПБК, которые играют роль антенн, поглощая свет и перенаправляя энергию возбуждения к реакционному центру. Кроме молекул хлорофилла в эти комплексы могут входить каротиноиды, а у некоторых водорослей и цианобактерий – фикобилины. Их наличие объясняется тем, что они увеличивают эффективность усвоения света в тех участках спектра, в которых молекулам хлорофилла это удастся сравнительно слабо. Благодаря этому 95-99% поглощенной энергии используется в фотохимических реакциях [21].

Строение светособирающего комплекса зависит также и от условий произрастания. Теневыносливые растения имеют больший размер ССК по сравнению с растениями, произрастающими под прямыми солнечными

лучами. Молекулы всех комплексов находятся рядом друг с другом и поглощают большинство квантов фотосинтетически активной радиации. Большинство пигментов в фотосистеме действуют как энергетическая воронка, передавая энергию внутрь, к основному реакционному центру. Когда один из этих пигментов возбуждается светом, он передает энергию соседнему пигменту посредством прямых электромагнитных взаимодействий в процессе, называемом резонансной передачей энергии [6].

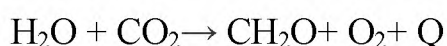
Возможно три механизма передачи энергии между молекулами пигментов. Первый механизм – индуктивного резонанса, без разделения зарядов с большой скоростью ( $10^{-9}$  с). В этом случае возбуждение одной молекулы вызывает колебание в соседней молекуле за счет переменного электромагнитного поля, возникающего вокруг электрона. Такой перенос возможен только при близком расположении молекул пигментов друг к другу (расстояние не более 10 нм). Перенос осуществляется последовательно от одной молекулы к другой. Второй механизм миграции энергии возможен, если молекулы пигментов имеют одинаковый максимум поглощения и называется «экситонным». В этом случае происходит одновременное возбуждение всего комплекса пигментов, а не отдельных молекул под действием света. При этом электрон остается связанным со своим атомом, и разделения зарядов не происходит. Скорость передачи энергии возрастает (до  $10^{-12}$  с). Третий механизм, называемый полупроводниковым, обеспечивает перенос энергии через электронтранспортную цепь тилакоидной мембраны вместе с потоком электронов [15].

Реакционный центр, получив энергию возбуждения, отдает свой электрон на первичный акцептор – первое звено в фотосинтетической электронно-транспортной цепи (ЭТЦ). Существует два типа фотосистем: фотосистема I (PSI) и фотосистема II (PSII). Обе фотосистемы содержат множество пигментов, реакционный центр и молекулы переносчиков электронов.

При переходе электрона от молекулы реакционного центра (P680) на

первичный акцептор электронов (QA) происходит первичное разделение зарядов: P680 получает положительный заряд, а QA – отрицательный. С химической точки зрения P680 – окислился, а QA – восстановился, т.е. энергия квантов света перешла в химическую форму и фотофизический этап фотосинтеза завершился. Взамен электрона, ушедшего к первичному акцептору QA, реакционный центр P680 получает новый электрон от комплекса выделения кислорода. Такая организация молекул хлорофилла и ряда других молекул обеспечивает непрерывное поглощение квантов света и работу ЭТЦ, которая обеспечивает непрерывную генерацию химической энергии в виде АТФ и восстановительного потенциала в виде НАДФН<sub>2</sub>, а также позволяет оптимально перераспределять энергию поглощенных квантов света между обоими реакционными центрами [34].

Упрощённая схема фотосинтеза выглядит следующим образом:



Таким образом, на ранних этапах фотосинтеза при участии энергии световых квантов происходят важные процессы. Молекулы пигментов, поглощая кванты света переходят в возбужденное состояние, энергия возбуждения передается на реакционные центры, где осуществляется процесс разделения зарядов. Энергия света трансформируется в химическую через ряд последовательных этапов.

## **1.2 Влияние разных участков солнечного спектра на рост и развитие растений**

Лист, как и все физические объекты, способен поглощать, пропускать и отражать падающие на него солнечные лучи. Солнечная энергия представляет собой электромагнитные колебания с разными длинами волн. Спектр света делится на следующие области:

- 400 нм и ниже – ультрафиолетовая;
- 400-424 нм – фиолетовая;

- 424-491 нм – синяя;
- 491-550 нм – зеленая;
- 550-585 нм – желтая;
- 585-647 нм – оранжевая;
- 647-740 нм – красная;
- 740 нм и выше – инфракрасная.

Примерно 40-45% энергии приходится на область от 380 до 720 нм, данная часть спектра воспринимается человеческим глазом как видимый свет. В этом диапазоне располагаются известные цвета радуги. К этой области со стороны более коротких волн примыкает ультрафиолетовая радиация, а со стороны более длинных – инфракрасная, воспринимаемая как тепло. Хотя инфракрасные лучи не участвуют в фотосинтезе напрямую, они, вероятно, регулируют другие процессы жизнедеятельности, так как на них приходится около 50% суммарной радиации, достигающей поверхности Земли. Коротковолновая радиация (ультрафиолетовые,  $\gamma$  – лучи и космические лучи) играет огромную роль в мутагенезе растений, в изменении их наследственности [17]. Необратимые повреждения ДНК, деградация белков, разрушение хлорофилла и каротиноидов возникают на достаточном расстоянии от места их воздействия. На долю УФЛ с длиной волны 290-380 нм приходится лишь 5% лучистой энергии.

Мнение о том, что фотосинтез протекает наиболее продуктивно в желтых лучах солнечного спектра, которые хлорофилл не поглощает, было распространено до работ А.К. Тимирязева. Однако эксперименты физиолога однозначно показали, что фотосинтез происходит только в тех лучах, которые пигмент способен поглощать, это привело к выводу о том, что хлорофилл является оптическим сенсibilизатором. Энергия лучей различного качества и длины волны используется в фотохимических реакциях с разной эффективностью. Выяснилось, что углекислый газ усваивается эффективнее в красных лучах. Зеленые лучи практически не участвуют в фотосинтезе, что объясняется низкой способностью хлорофилла поглощать их. Зеленый свет

отражается пигментом, это и придает растению зеленый цвет. В сине-фиолетовой части спектра возникает второй пик интенсивности фотосинтеза. Таким образом, график интенсивности фотосинтеза имеет два максимума поглощения хлорофилла [27].

Работы А.К. Тимирязева получили блестящее подтверждение после публикации теории фотоэффекта, сформулированной А. Эйнштейном. Из теории следует, что интенсивность фотохимических реакций определяется не количеством поглощенной энергии, а числом поглощенных квантов. Кванты в разных лучах солнечного спектра имеют различную величину. В красных лучах кванты являются более мелкими и обладают меньшей энергией. По мере уменьшения длины волны, энергия квантов увеличивается. В связи с этим на одно и то же количество поглощенной энергии в красных лучах, по сравнению с сине-фиолетовыми приходится большее число квантов и, соответственно, большее количество прореагировавших молекул в фотохимических реакциях. Однако, существуют кванты, которые несут ничтожно малое количество энергии, которой недостаточно для химического эффекта. Иначе говоря, для фотохимических реакций существует нижний предел энергии, то есть верхний предел длины волны, после которого они неосуществимы. Таким образом, в квантах красного света ( $176 \text{ кДж/ моль } h\nu$ ) заключено достаточное количество энергии для осуществления фотохимической реакции. Вместе с тем при поглощении квантов синего света ( $261 \text{ кДж/моль } h\nu$ ) реагирующие молекулы будут получать избыток энергии, который выделяется в виде тепла или света [40].

Для поглощения волн разной длины присутствуют три группы сенсорных белков:

1. Криптохромы;
2. Фитохромы;
3. Фототропины.

Криптохромы – белки, которые отвечают за восприятие синего и УФ света. Являются хромопротеидами, хромофорная часть включает в себя

флавины (ФАД, ФМН) и птерин. Криптохромы помогают растениям регулировать фотопериодизм, направленное ростовое движение. Синий свет вызывает рост листьев, дифференцировку хлоропластов, раскрытие семядолей и распрямление верхушки побега. Многие исследования указывают на ключевое участие криптохромов в циркадных ритмах: помогают растениям определять время года и регулировать цветение, плодоношение и другие жизненно важные процессы в зависимости от длительности светового дня.

Фитохром существует в двух формах, которые могут переходить друг в друга при облучении светом определенной длины волны. Первая форма – фитохром красный (Фк), поглощает красный свет, вторая форма, известная как фитохром дальний красный (Фдк) поглощает дальний красный свет (Фдк). Обе формы являются хромопротеидами. Когда поглощается дальний красный свет (730 нм) Фдк переходит в Фк. При освещении красным светом (660 нм) Фк переходит в Фдк, что подавляет реакции, вызывающие цветение. Отсюда следует, что для инициирования процесса цветения у длиннодневных растений требуется высокий уровень активного Фдк, в то время как для короткодневных растений этот показатель меньше [6].

Фототропизм растений контролируется фоторецептором фототропина, который представляет собой активируемую светом протеинкиназу. Он локализуется у плазмалеммы и способствуют направленному росту и движению растений в сторону источника света. Главные типы фототропинов у растений – это фототропин 1 (PHOT1) и фототропин 2 (PHOT2).

Несмотря на то, что спектр солнечного света достаточно широк, растения способны поглощать свет только определенной длины волны. Участок видимого спектра, поглощаемый пигментами хлоропластов (380-700 нм) известен как фотосинтетически активная радиация (ФАР). Синие лучи стимулируют химическое деление, но задерживают растяжение. При освещении красными лучами, наоборот, наблюдается линейное удлинение органов, тогда как клеточное деление замедляется. Вытягивание обусловлено ИК растяжением, стимулирующим клеточное растяжение. Пигменты,

поглощающие зеленый свет располагаются в структуре листа глубже других. Благодаря этому зеленый свет способен проникать в более углубленные слои листа, где синие и красные лучи перестают работать, так как в большей степени усваиваются в верхних слоях. При выращивании культур, для которых характерно формирование плотного растительного покрова, таких как базилик и кориандр, весьма востребованным будет зеленый спектр.

Состав продуктов, образующихся в результате фотосинтеза, также зависит от спектрального состава света. Синий свет способствует синтезу органических кислот и аминокислот, а позднее – белков. Красный свет, в свою очередь, стимулирует синтез растворимых углеводов, а со временем – крахмала. Было отмечено, что синий свет оказывает регулирующее действие на активность ферментов фотосинтетического превращения углерода [25].

### **1.3 Анализ спектральных характеристик источников освещения**

Еще в 1868 году биолог Андрей Сергеевич Фаминцын впервые провел серию экспериментов с применением керосиновых ламп для выращивания водорослей. Результаты его работ были отражены в докторской работе: при освещении керосиновой лампой водоросли продолжали эффективно поглощать углекислый газ и производить крахмал. Труды Фаминцына заложили фундамент для развития искусственного освещения в области растениеводства.

Светодиоды являются кристаллическими полупроводниковыми элементами, которые могут быть покрыты или не покрыты особым люминофорным составом. Свечение возникает после того, как электрический ток протекает через место контакта двух полупроводников. При подаче питания электрический ток протекает через кристалл, происходит рекомбинация электронов - переход на более высокий энергетический уровень, в результате чего избыточная энергия преобразуется в видимый свет.

Любой источник лучистой энергии, который используется для

выращивания растений должен иметь оптимальный спектральный состав и мощность, соответствующие требованиям растений в целом и данной культуры в частности. Кроме того, этот источник должен быть экономичным, долговечным и удобным в использовании.

Основными характеристиками источников освещения являются:

1. Мощность источника освещения ( $W$ ) выражается в ваттах, характеризует потребление энергии лампой, но не энергию излучения. В норме этот показатель для выращивания большинства видов растений составляет от 30 до 40 Вт.

2. Световой поток ( $P$ ) – один из наиболее важных показателей эффективности ламп. Показывает количество энергии, излучаемое источником освещения в единицу времени во всех направлениях, измеряется в люменах (лм).

3. Освещенность ( $E$ ) – поверхностная плотность светового потока. Определяется величина как отношение светового потока, падающего на поверхность, к площади этой поверхности и измеряется в люксах (лк).

4. Индекс цветопередачи (CRI) – это величина, которая определяет, насколько естественно передаются цвета объектов при освещении их лампой. Наиболее подходящими являются лампы, у которых цветопередача принимает значения от 80 до 100.

5. Цветовая температура (CCT) определяет температуру света, излучаемого источником. Измеряется величина в Кельвинах (К).

В основе всех критериев освещения для растений лежит количество фотонов. Для оценки «яркости» источника освещения для растений используется параметр, называемый фотосинтетическим фотонным потоком (Photosynthetic Photon Flux – PPF), который представляет собой количество фотонов с длиной волны от 400 до 700 нм, испускаемых за одну секунду. Измеряется величина в микромолях фотонов в секунду, а отношение PPF к потребляемой мощности ( $W$ ) рассматривается как коэффициент эффективности источника света. Плотность фотонного потока (PPF) выражает

количество фотонов, которое приходится на площадь поверхности и которое растение получает за день (мкмоль/м.кв./сек) [37]. Важно отметить, что такие цветовые характеристики как индекс цветопередачи (CRI) и цветовая температура (CCT) не являются значимыми при оценке освещения растений, если источник света не предназначен одновременно и для людей.

Важность спектрального состава излучения не менее велика: оптимальное соотношение энергий по спектру составляет 30% – для синей области, 20% – для зеленой и 50% – для красной. Соответствие этим пропорциям способствует выращиванию здоровых растений, в то время как отклонения от них могут привести к аномалиям в их росте. Например, преобладание синего спектра может вызвать рост низкорослых растений с высокой фотосинтетической активностью, но с невысокой урожайностью [23]. В то же время, избыточное использование красного спектра может привести к чрезмерному развитию листьев и побегов, что ухудшит генеративные процессы. Таким образом, для достижения эффективного роста растений необходимо не только обеспечить яркое освещение, но и подобрать оптимальный состав света.

Фотосинтез, происходящий у растений, требует определенной длины волн светового спектра. Именно такой спектр содержится в солнечном свете. Поэтому искусственное освещение должно быть максимально близким к спектральному составу солнечного света, чтобы обеспечить правильное и своевременное развитие растений [22]. Светодиодные лампы обладают высокой эффективностью благодаря своему монохроматическому излучению. Фитоактивная часть спектра в таких лампах подбирается под нужды каждого отдельного растения, что обеспечивает ряд преимуществ. Во-первых, такой подход исключает излишнее тепловое и ультрафиолетовое излучение, что позволяет избежать риска ожогов и обезвоживания растений. Во-вторых, отсутствие неусвояемых растением спектров делает эти лампы еще более эффективными для фотосинтеза.

Для проведения опытных работ были использованы в качестве

источников искусственного освещения светодиодные лампы FL30N. Одна из них представлена на рисунке 1.



*Рисунок 1. Светодиодная лампа FL30N*

Именно светодиодный свет в наибольшей степени похож по спектральному составу на солнечный, что можно наблюдать на рисунке 2. Особенностью светодиодного света является то, что его спектрограмма имеет два ярко выраженных максимума приблизительно одинаковой интенсивности. При этом максимум синей части приходится на середину этой части – 450 нм. Второй максимум занимает диапазон от 550 до 650 нм, охватывая желто-фиолетовую часть спектра.

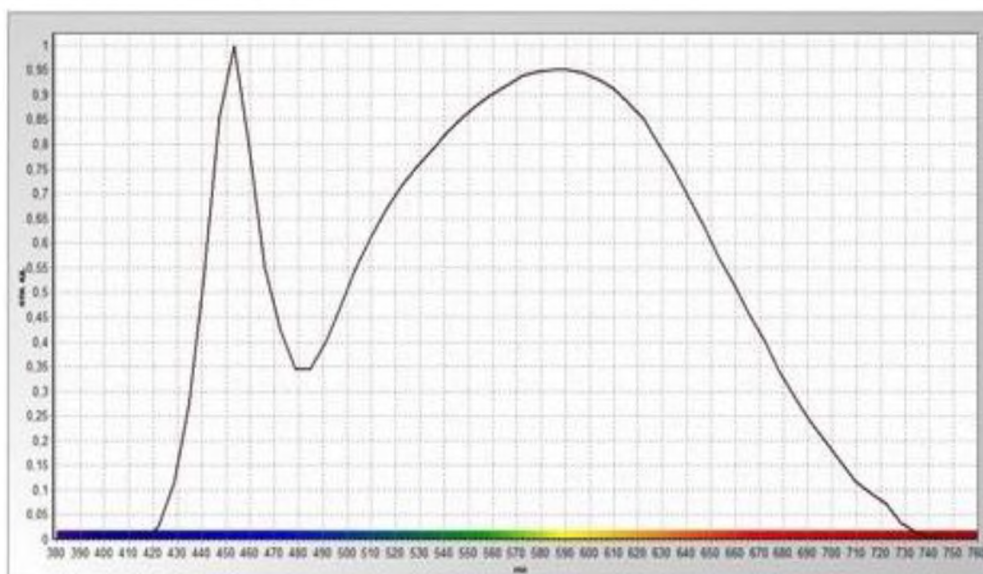


*Рисунок 2. Спектрограмма светодиода*

Для сравнения рассмотрим спектрограмму лампы накаливания, которая представлена на рисунке 3. Сравнивая ее со спектрограммой солнечного света, можно сделать вывод о том, что в спектре лампы накаливания недостаточно фиолетовой составляющей (примерно 55% от максимального уровня энергии). Голубые тона, необходимые для протекания фотосинтеза, практически отсутствуют (не более 5-10%). Недостаток синего цвета приводит к вытягиванию листьев и стеблей, растения становятся хрупкими, склонными к заболеваниям. Основная энергия спектра лампы накаливания сосредоточена в красной и инфракрасной областях.

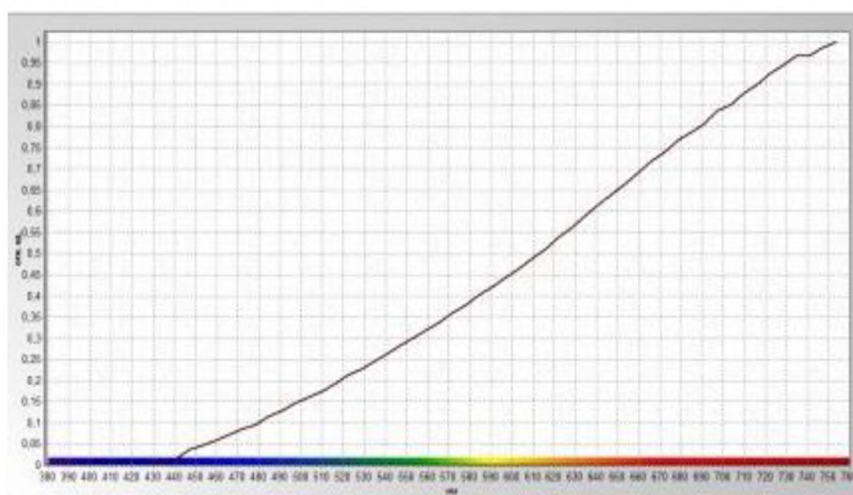


*Рисунок 3. Спектрограмма лампы накаливания*

Следовательно, использование лампы накаливания для освещения теплицы является наименее эффективным, поскольку 98% энергии расходуется не на освещение, а на нагрев лампы.

Основные характеристики светодиодных ламп FL30N, используемых для исследования:

1. Мощность (W) – 30 Вт;
2. Лучистый поток (P) – 3000 люмен;
3. Напряжение – AC/DC 100V-265V;
4. Цветопередача (RA) > 80;
5. Цветовая температура – 4000K;
6. Срок службы светодиодов – 50 тыс. часов

Светодиодные лампы отличаются простотой использования, малым энергопотреблением, долгим сроком службы. В сравнении с обычными светильниками с натриевыми лампами они потребляют в три раза меньше электроэнергии при схожих технических параметрах освещения. К тому же, для них характерен длительный период службы (100 000 часов), что обеспечивает значительный гарантийный срок (3 года), а общий срок эксплуатации составляет около 10 лет [22]. Главное преимущество таких источников освещения заключается в подборе практически идеального спектра излучения для роста и развития растений. Возможность настройки красного, синего, зеленого света помогает выбрать наиболее выгодные условия для выращивания культуры и во многом облегчает ход исследования.

СД лампы отличаются мгновенным включением при подаче питающего напряжения и стабильной работоспособностью при любой температуре окружающей среды, что позволяет использовать их по всей территории России, включая Крайний Север с его суровыми условиями. Оптимальная температура для работы – до минус 40°C, с возможностью работы даже при минус 60°C при соответствующих изменениях в конструкции. К тому же, светодиоды экологически безопасны, поскольку не содержат ртути, ее производных и других токсичных материалов и веществ, что обеспечивает сохранность окружающей среды и не требует особых условий для утилизации.

Среди недостатков у светодиодов можно выделить их относительно большие размеры, которые обусловлены стремлением к высокой яркости за счет увеличенного количества светодиодов, а также высокую стоимость на стадии приобретения. Тем не менее, первый недостаток не критичен для тепличных установок стандартной конструкции, а второй компенсируется их долговременной службой [38].

Таким образом, повышение эффективности выращивания растений преимущественно обусловлено внедрением прогрессивных технологий. Параметры светодиодных ламп FL30N соответствуют требованиям для выращивания пшеницы в условиях искусственного освещения.

## **1.4 Роль разных групп фотосинтетических пигментов в процессе фотосинтеза**

Все организмы, способные к фотосинтезу, содержат пигменты, которые могут поглощать видимый свет, переходя в возбужденное состояние и запуская химические реакции фотосинтеза.

Для извлечения пигментов из листьев используют спирт или другие органические растворители. Отдельные пигменты могут быть выделены из экстракта с помощью хроматографии. Одним из первых, кто провел такие исследования с использованием сорбентов (толченый мел, сахарная пудра) был русский ученый М.С. Цвет в 1903 году. Его открытия в этой области изменили подход к выделению пигментов, позволив выделить хлорофилл а, хлорофилл b и три фракции желтых пигментов. Метод адсорбционной хроматографии, искусно примененный Цветом, стал значительным достижением в аналитической химии и нашел широкое применение как в научных исследованиях, так и в промышленности [13].

В ходе естественного отбора растения становились более приспособленными к поглощению тех лучей, энергия которых наиболее эффективно используется для фотосинтеза. Пигменты, характерные для высших растений и водорослей подразделяются на три основные категории: хлорофиллы, каротиноиды и фикобилины.

Возможность пигментов поглощать свет связана с присутствием в их молекулах чередующихся сопряженных двойных и одинарных связей. Эти связи образованы  $\pi$ -электронами, которые обладают большей подвижностью, легче возбуждаются, а также способны переходить на более высокие энергетические уровни с меньшими затратами энергии. После поглощения кванта света такой электрон может оторваться от молекулы пигмента. Таким образом, пигмент выступает в качестве донора электронов в процессе восстановления вещества.

В 1817 году французские исследователи П.Ж. Пелетье и Ж. Кавенту

извлекли из листьев зеленое вещество, которое было названо хлорофиллом. Высшие растения содержат хлорофиллы а (сине – зеленый) и b (желто – зеленый), в диатомовых водорослях содержится хлорофилл с, а хлорофилл d характерен для красных водорослей. Помимо этого, выделены четыре типа бактериохлорофиллов (a,b,c,d), встречающихся в клетках фотосинтезирующих бактерий [14].

Хлорофиллы – сложные эфиры дикарбоновой кислоты хлорофиллина и двух остатков спирта – фитола и метилового. Основу молекулы составляет порфирин, состоящий из четырех пиррольных колец. Отличительной чертой структуры молекулы является наличие центрального атома магния, связанного с атомами азота пиррольных группировок, в связи с этим хлорофилл является магнием – порфирином. Хлорофилл является амфифильной молекулой: порфириновое ядро обладает гидрофильными свойствами, а фитольный конец гидрофобен, так как представляет собой углеводородную часть. Амфифильность молекулы определяет ее специфическое расположение в мембранах тилакоидов хлоропластов. Фитольные цепи погружены в липидный слой, обеспечивая тем самым плотное прилегание молекул пигментов, а также взаимную ориентацию порфириновых ядер, с которыми связано поглощение света для более эффективной передачи энергии от одной молекулы хлорофилла к другой. Таким образом, мы можем связать структуру хлорофилла с его функцией в фотосинтезе.

Хлорофилл – оптический сенситизатор, способный легко возбуждаться при поглощении света и передавать энергию (быть донором) на другие молекулы (акцепторы энергии). Хлорофилл отвечает требованиям, предъявляемым к фотосинтезу: поглощению видимого света, фотохимическим возможностям, богатому запасу окислительно-восстановительных веществ и химической стабильности [6].

Пигмент избирательно поглощает свет: максимумы поглощения находятся в красной и сине-фиолетовой областях солнечного спектра. Зеленый цвет, присущий растениям, обусловлен наличием хлорофиллов.

Хлорофилл b имеет на один атом кислорода больше и на два атома водорода меньше по сравнению с хлорофиллом a, так как к его второму пиррольному кольцу присоединена альдегидная группа. Именно поэтому молекулярная масса хлорофилла a – 893, в то время как у хлорофилла b она равна 907. В случае замещения в молекуле пигмента атома Mg двумя атомами водорода, образуется соединение буро-оливкового цвета – феофитин, который функционирует как первичный акцептор электронов в фотосистеме II. Сине-фиолетовый максимум поглощения хлорофиллов обусловлен резонансной структурой порфиринового кольца. Способность поглощать свет в красной области спектра связана с наличием магния. По этой причине у феофитина, утратившего атом Mg, красный максимум выражен слабее [18].

Выделенный из листа хлорофилл реагирует с кислотами и щелочами. При воздействии щелочей образуются два спирта – метанол и фитол, а также щелочная соль хлорофиллина. Щелочь отделяет от молекулы фитольный хвост, в результате чего полученная соль теряет способность растворяться в бензине, сохраняя при этом зеленый цвет. Взаимодействие со слабыми кислотами приводит к потере зеленого цвета и образованию феофитина, который образуется в естественных условиях под воздействием неблагоприятных факторов, при осеннем старении листьев. Хлорофиллы не растворяются в воде, но легко растворимы в органических растворителях.

Наряду с зелеными пигментами хлоропласты и хроматофоры содержат каротиноиды, которые представляют собой желтые и оранжевые пигменты с алифатической структурой, являются производными изопрена. Они присутствуют во всех высших растениях и у многих микроорганизмов, в зеленых листьях они обычно невидны из-за преобладания в них хлорофилла. Каротиноиды, содержащие кислород, известны как ксантофиллы. Основными представителями каротиноидов у высших растений являются  $\beta$  – каротин (оранжевый)  $C_{40}H_{56}$  и ксантофилл (желтый)  $C_{40}H_{56}O_2$  [20].

Ввиду их постоянного присутствия в хлоропластах, можно с уверенностью предположить, что они участвуют в процессе фотосинтеза.

Впрочем, не было зафиксировано ни одного случая, когда этот процесс осуществлялся без наличия хлорофилла. Многочисленные исследования показали, что каротиноиды, поглощая определенные участки солнечного спектра, резонансным путем передают энергию этих лучей на молекулы хлорофилла, способствуя использованию лучей, которые хлорофиллом поглощаются слабо (450-570 нм). Передача энергии от возбужденных каротиноидов к хлорофиллу осуществляется с эффективностью 85%. Антенная функция имеет значение для водных экосистем, которые хорошо пропускают кванты синего и зеленого света, но при этом характеризуются недостатком квантов красного света, необходимых для возбуждения хлорофилла.

Значение каротиноидов не ограничивается их участием в передаче энергии на молекулы хлорофилла. Исследования, проведенные русским ученым Д.И. Сапожниковым указывают на то, что в условиях освещения осуществляется трансформация ксантофиллов, например, виолаксантина переходит в зеаксантин, при этом выделяется кислород. Изучение спектра этого процесса показало соответствие спектру поглощения хлорофилла, это дало основание предположить о участии каротиноидов в реакции разложения воды и выделения кислорода в ходе фотосинтеза. Помимо этого, каротиноиды играют также защитную роль, предотвращая разрушение органических веществ на свету, в особенности молекул хлорофилла в процессе фотоокисления. Выполняют пигменты и роль антиоксидантов, предотвращая токсичное действие синглетного кислорода  $^1\text{O}_2$  путем рассеивания энергии его возбуждения в виде тепла. Есть данные о том, что каротиноиды имеют важное значение в половом процессе у растений, влияя на подвижность сперматозоидов [2].

Красные и синие пигменты, встречающиеся у цианобактерий и некоторых водорослей называются фикобилинами. Их структура основана на четырех пиррольных группировках, расположенных в виде открытой цепи. Среди фикобилинов выделяют такие пигменты как фикоцианин, фикоэритрин,

аллофикоцианин. Фикоэритрин представляет собой окисленную форму фикоцианина. В цианобактериях содержится фикоцианин, в то время как для красных водорослей характерно преобладание фикоэритрина [32].

Фикобилины создают устойчивые комплексы с белками (фикобилин-протеиды). Фикобилины локализуются в специальных гранулах (фикобилисомах), образуя агрегаты друг с другом. Они поглощают лучи в зеленой и желтой частях солнечного спектра (500-650 нм), находящихся между двумя основными пиками поглощения хлорофилла. Это позволяет глубоководным красным водорослям осуществлять фотосинтез, вовлекая только слабый голубовато-зеленый свет, прошедший сквозь толщу воды. Анализ спектров поглощения фикобилинов в сравнении с составом света, используемым при фотосинтезе цианобактерий и красных водорослей показывает их сходство. Можно предполагать, что фикобилины аналогично каротиноидам способны поглощать энергию света и передавать ее на молекулу хлорофилла для дальнейшего участия в фотосинтезе [12]. В морской среде обитания фикобилины улавливают широкий спектр света, что позволило цианобактериям и красным водорослям колонизировать глубокие воды, где другие частоты света ослабляются толщиной воды.

## ГЛАВА 2. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1 Объект исследования

В качестве объекта исследования была выбрана пшеница яровая сорта «Злата» (*Triticum aestivum* L.), относящаяся к семейству злаковые (*Poaceae*, *Gramineae*).

Пшеница (*Triticum* spp.) является одной из ведущих зерновых культур в мире. Она составляет около 30% мирового производства зерна и половину мирового экспорта зерна. В более чем 40 странах пшеница является основным продуктом питания, обеспечивающим основные источники калорий и белка для 85% и 82% населения соответственно. Данная культура занимает значительную площадь в сельскохозяйственном производстве Пензенской области, являясь одной из самых популярных зерновых колосовых культур. Общая площадь, выделенная под пшеницу в Пензенской области, составляет 250,7 тыс. га, что составляет 20,2% от общей посевной площади.



Рисунок 4. Проросшие семена *Triticum aestivum* L.

Опыты проводили с проростками яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Злата, выращенными в чашках Петри при комнатной температуре (25°C). Семена выращивали на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой. Для стерилизации семян был использован следующий метод. Стерилизацию проводили в септических условиях. Предварительно семена обрабатывали 0,5%-ным раствором марганцевокислого калия в течение 20 минут для предотвращения поражения бактериальными и грибковыми инфекциями.



Рисунок 5. *Triticum aestivum* L., выращенная при разных спектрах света

При выборе сорта для исследования учитывались биологические особенности и хозяйственная ценность растения:

- Сорт раннеспелый
- Устойчив к полеганию
- Обладает хорошими и стабильными по годам хлебопекарными качествами (содержание клейковины в муке – до 35-38%).

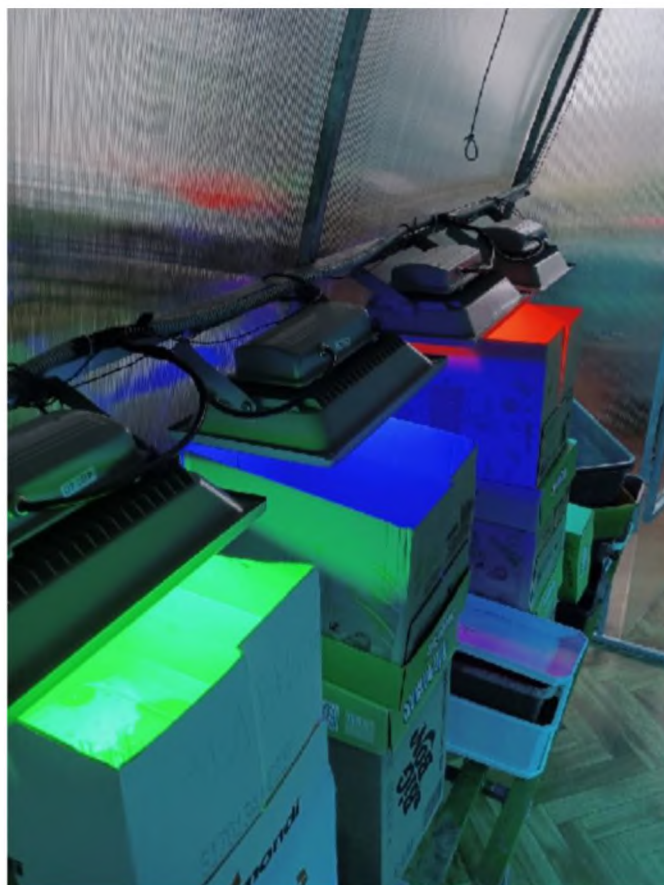


Рисунок 6. Выращивание пшеницы мягкого сорта «Злата» в условиях искусственного освещения

Варианты опыта:

1. Контроль – проращивание зерновок пшеницы и последующее выращивание на дистиллированной воде в условиях мигающего света;
2. Опыт – проращивание зерновок пшеницы и последующее выращивание на дистиллированной воде при досвечивании красным, синим, зеленым светом.

**Биологическое описание пшеницы.** Пшеница имеет следующую систематическую характеристику: класс Однодольные (*Monocotyledoneae*), порядок Мятликоцветные, или Злакоцветные (*Poales*, *Graminales*), семейство Мятликовые (*Poaceae*). *Poaceae*, или мятликовые, семейство растений, которое включает в себя яровую пшеницу, состоит из трех подсемейств: мятликовидных (*Poaceideae*), просовидных (*Panicoideae*) и бамбуковидных (*Bambusoideae*). Род *Triticum*, входящий в подсемейство мятликовидных,

охватывает множество видов.

Внутри рода *Triticum* выделяют мягкую и твердую пшеницу. Твердая пшеница – это *T. durum*, тетраплоидный сорт пшеницы с 14 парами хромосом ( $2n=2x=28$ ; геномы AABB) в отличие от стандартной пшеницы (*T. aestivum*), гексаплоидного вида, содержащего 42 хромосомы, ( $2n=6x=42$ ; геномы AABBDD) с 21 парой хромосом.

**Корневая система.** Корневая система мочковатая. Растение пшеницы имеет два типа корней: семенные корни и корни, образующиеся после прорастания – придаточные корни. Семенные корни обеспечивают основной путь поглощения воды на ранних стадиях развития. В зрелом возрасте корневая система простирается на глубину от 1 до 2 м или более в зависимости от почвенных условий. Большинство корней происходит в верхних 30 см почвы.

**Стебель.** Стебель, также известный как соломина, является основной опорной структурой растения пшеницы. Стебель имеет длину около 60-150 см, который разделен на узлы и междоузлия. У основания стебля образуются побеги.

**Лист.** Каждый лист состоит из оболочки, обволакивающей нижележащий лист, и пластинки. На стыке оболочки и пластинки имеется перепончатая структура, язычок, и пара маленьких волосистых выступов, ушек. Листовые пластинки гладкие у основания и шероховатые у кончика с верхней стороны. Нижняя сторона совершенно гладкая. Последний лист, который образуется на растении пшеницы, называется флаговым листом.

**Соцветие.** Соцветие растения пшеницы известно как колос. Колосок окружен парой чешуек и состоит из 1-5 соцветий. После появления первых листьев верхушка меняет форму и дает начало примерно 20 зачаткам колосков, заканчивающихся верхушечным колоском. Различные структуры колоска формируются в центробежной последовательности: сначала образуются зачатки чешуек, за которыми последовательно следуют соцветия. В конечном итоге образуется около десяти зачатков цветка, после чего верхушка колоска

прекращает активность и дегенерирует. На протяжении всего развития колоса наиболее развитые зачатки образуются в его средней части. Таким образом, существует градиент развития соцветий внутри колоска, причем наиболее зрелые соцветия находятся у основания, в то время как самые дальние соцветия развиваются очень слабо и затем отмирают.

**Плод** – зерновка, имеет разную консистенцию, форму, окраску и величину. Зерновка представляет собой односемянной плод. Спинная сторона (относительно оси колоска) плавно закруглена, брюшная сторона имеет глубокую складку.

**Вегетация.** Яровая пшеница, будучи однолетним растением, имеет продолжительность вегетационного периода, колеблющуюся от 70-80 до 95-110 дней в умеренных широтах, в южных районах вегетация может быть более продолжительной.

Пшеница является растением длинного дня (короткой ночи) – для инициации цветения необходим короткий период затемнения. Цветение происходит только в том случае, если растения находятся под воздействием света более 12 часов в день (например, пшеница, овес, лен).

Относится к СЗ-растениям, у которых фиксация углекислого газа происходит из воздуха.

#### **Требования к условиям выращивания.**

Пшеница адаптирована к различным климатическим условиям. Оптимальный температурный диапазон для идеального прорастания семян пшеницы составляет 20-25°C, умеренное количество осадков в год – 330-900 мм. Пшеницу можно выращивать на всех типах почв, за исключением засоленных или кислых.

Растения пшеницы были дополнительно адаптированы для выращивания в различных условиях. Яровая пшеница высаживается в местах с суровыми зимами и цветет в тот же год, принося зерно примерно через 90 дней. Озимая пшеница выращивается в районах с менее суровыми зимами и всходит только после того, как пройдет холодовую обработку (яровизацию),

поэтому ее сажают осенью, а урожай собирают летом следующего года.

**Хозяйственное значение пшеницы.** Пшеничное зерно является важным сырьем для производства спирта и крахмала, а также может быть использовано в качестве корма для животных. Оно содержит высокий уровень белка (18-24%) и клейковины (28-40%) и обладает отличными хлебопекарными качествами. Мягкая пшеница часто используется для выпечки хлеба, а твердая для приготовления макаронных изделий. Твердая пшеница примечательна тем, что только из нее можно получить высококачественные виды макарон, вермишели, манную крупу.

**Ботаническое описание сорта «Злата».** Сорт «Злата», мягкая яровая пшеница, был разработан в ГНУ МосНИИСХ «Немчиновка» совместно с Рязанским НИИСХ и был признан на выставке «Золотая осень» в Москве в 2010 году.

Родословная сорта: сорт «Злата» был отобран из гибридной популяции F4 (Иволга, Прохоровка) через индивидуальный подбор, и был внесен в Госреестр селекционных достижений в 2009 году.

## **2.2 Методы исследования**

Исследование по изменению содержания пигментов и динамике изменения интенсивности фотосинтеза проводились на базе ПГУ ПИ им. В.Г. Белинского на кафедре «Общая биология и биохимия».

Для определения влияния спектрального состава света на ростовые процессы растений проводили измерение длины побегов и корней, а также фиксировали интенсивность развития побега и корневой системы у проростков пшеницы.

Для определения содержания основных пигментов фотосинтетического аппарата растений схема опыта была следующая:

1. Из проростков пшеницы яровой сорта «Злата» готовилась ацетоновая вытяжка – навеску растительного материала (0,5 г) растирали в ступке с

небольшим количеством (10 мл) 80% ацетона.

2. Полученную вытяжку фильтровали в колбу Бунзена с помощью насоса Комовского.

3. Полученные экстракты переносили в колбу на 50 мл и доводили объем чистым растворителем (80% ацетон).

4. Оптическая плотность определялась на спектрофотометре (рис. 8) при соответствующих длинах волн (для хлорофилла а – 663,6 нм; для хлорофилла b – 646,6 нм; для каротиноидов – 470 нм).

5. Весовые концентрации хлорофиллов (мг/л) в 80% ацетоне рассчитывали следующим образом (R.J. Porra et al., 1989):

$$C_a = 12,25 * A_{663,6} - 2,55 * A_{646,6}$$

$$C_b = 20,31 * A_{646,6} - 4,91 * A_{663,6}$$

$$C_{a+b} = 17,76 * A_{646,6} + 7,34 * A_{663,6}$$

6. Для определения каротиноидов в суммарной вытяжке пигментов (мг/л) была использована следующая формула (Д. Веттштейн, 1987):

$$C_{кар} = (1000 * A_{470} - 3,27 * C_a - 100 * C_b) / 229$$

7. Содержание пигментов определяли с учетом объема вытяжки и массы пробы:

$$F = \frac{c \times V}{1000 \times P}$$

где  $F$  – содержание пигмента в растительном материале, мг/г сырой массы;  $c$  – концентрация пигментов, мг/л;  $V$  – объем вытяжки пигментов, мл;  $P$  – навеска растительного материала, г.



*Рисунок 7. Ацетоновая вытяжка с суммой зеленых и желтых пигментов*



*Рисунок 8. Спектрофотометр Varian Cary 50*



*Рисунок 9. Насос Комовского*

### **Определение интенсивности фотосинтеза**

В опытах использовали по 2 листа пшеницы, один из них служил для определения видимого фотосинтеза, второй для определения поправки на дыхание.

Половинки опытных листьев на растении срезали таким образом, чтобы вторая половина вместе с центральной жилкой оставались целыми. Для того, чтобы установить поправку на дыхание, закрывали половину листа на растении темной, непроницаемой бумагой, тем самым устранив фотосинтез. Происходит убыль углерода органических веществ во время дыхания.

Полученные половинки листьев оставляли на протяжении получаса в дистиллированной воде для того, чтобы клетки листа полностью насытились водой. Далее из срезанных половинок листьев делали высежки, которые помещали в сушильный шкаф при температуре 110°C в течение 2 часов, при этом количество высечек должно быть одинаковым во всех испытываемых группах. После сушки высечки взвешивали.

Через два часа приступали к обработке второй половины листьев, проводя с ними аналогичные процедуры, как и первыми половинками. Изменение веса между первой и второй порцией высечек, взятых из листьев для оценки фотосинтетической активности, позволяло вычислить количество синтезированного органического материала в ходе эксперимента. Путем сравнения массы первых и вторых высечек, полученных для определения поправки на дыхание, определяли количество органического вещества, израсходованного на дыхание и отток ассимилятов [10].

Определение содержания пигментов проводили спектрофотометрическим методом [6].

Измерение активности рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы проводили спектрофотометрическим методом с использованием НАДФ·Н<sub>2</sub> или НАД·Н<sub>2</sub> в качестве кофактора реакции [6].

Интенсивность фотосинтеза определяли фотоэлектроколориметрическим методом [5].

Обработку результатов опытов проводили с использованием пакета программы Excel Windows 2007.

Полученные данные были обработаны с использованием общепризнанных методик [10, 36].

## **ГЛАВА 3. ДИНАМИКА ИЗМЕНЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА ПРИ ДЕЙСТВИИ РАЗНЫХ СПЕКТРОВ СВЕТА**

### **3.1 Действие света на рост и развитие растений пшеницы**

Адаптация растений к изменяющимся условиям окружающей среды – это сложный процесс, включающий изменения биохимических и физиологических процессов роста и развития. Ключевыми компонентами для адаптации растений к новым условиям среды являются фотосинтез, дыхание, минеральное питание и водный баланс. Скорость роста растения оценивается на основе увеличения его массы, объема и размера. Начало основных этапов развития в процессе онтогенеза является критерием для определения скорости развития.

Свет имеет решающее значение в жизни растений. Он является источником энергии, необходимой для осуществления фотосинтеза, основного процесса, протекающего в растениях. Существует логарифмическая зависимость между скоростью фотосинтеза и уровнем освещенности. На начальном этапе она растет с почти линейной зависимостью, затем ее рост замедляется и, в конце концов, достигает светового насыщения (выходит на плато). Это происходит по причине того, что начиная с определенной величины интенсивности фотосинтеза лимитирующими становятся не световые реакции, а темновые. Для разных растений порог насыщения по уровню освещенности различен и по его значению различают светолюбивые, теневыносливые и тенелюбивые культуры.

Пшеница – светолюбивое растение длинного дня, то есть произрастает на открытой местности и не переносит длительного затемнения. У светолюбивых видов насыщение наступает при более высоком уровне освещения (10-40 тыс. люкс) по сравнению с теневыносливыми (1000 тыс. лк). Для них характерны мелкие листья с толстым слоем эпидермиса, который

защищает их от избыточной потери влаги. Листья часто покрыты густым опушением или восковым налетом. Волоски, или трихомы способны отражать поток солнечных лучей, что обеспечивает защиту растения от перегрева. Гелиофиты обладают разными приспособлениями для обеспечения максимального поглощения доступного им света. Листья светолюбивых растений ориентированы вертикально или под большим углом к горизонту, чтобы получать только скользящие лучи света, растения также способны поворачивать листовые пластинки ребром к солнцу в зависимости от высоты его стояния. Наконец, гелиофиты содержат высокое количество хлорофилла, фотосенсибилизатора, который способен концентрироваться по периметру клетки при ярком освещении.

Результаты опытов воздействия разного света на рост проростков пшеницы яровой сорта Злата (*Triticum aestivum* L.) представлены в таблице 1.

*Таблица 1 – Влияние света на рост побега и корней у проростков пшеницы мягкой сорта «Злата» (*Triticum aestivum* L.)*

| Варианты опыта | Высота побега, см | Длина корней, см | Количество корней у одного растения, шт. |
|----------------|-------------------|------------------|------------------------------------------|
| Контроль       | 11,5 ± 0,42       | 9,87 ± 0,17      | 3,7 ± 0,15                               |
| Красный свет   | 13,5 ± 0,34       | 10,17 ± 0,2      | 4,0 ± 0,13                               |
| Синий свет     | 12,8 ± 0,27       | 10,5 ± 0,2       | 4,2 ± 0,1                                |
| Зеленый свет   | 10,6 ± 0,31       | 9,65 ± 0,13      | 3,7 ± 0,15                               |

За счет поглощения красных и синих лучей листьями происходит фотосинтез, в то время как зеленые лучи в большей степени отражаются. Из 100% общей энергии, получаемой листьями, только 5% преобразуется в углеводы для последующего производства биомассы. Потери энергии составляют:

1. На непоглощенных длинах волн – 60%
2. Отражение поверхностью: 8%.
3. Тепловыделение: 8%.

#### 4. Метаболизм: 19%.

Из общего количества радиации, падающей на растительный покров, только часть используется для осуществления фотосинтеза: PAR (фотосинтетически активное излучение).

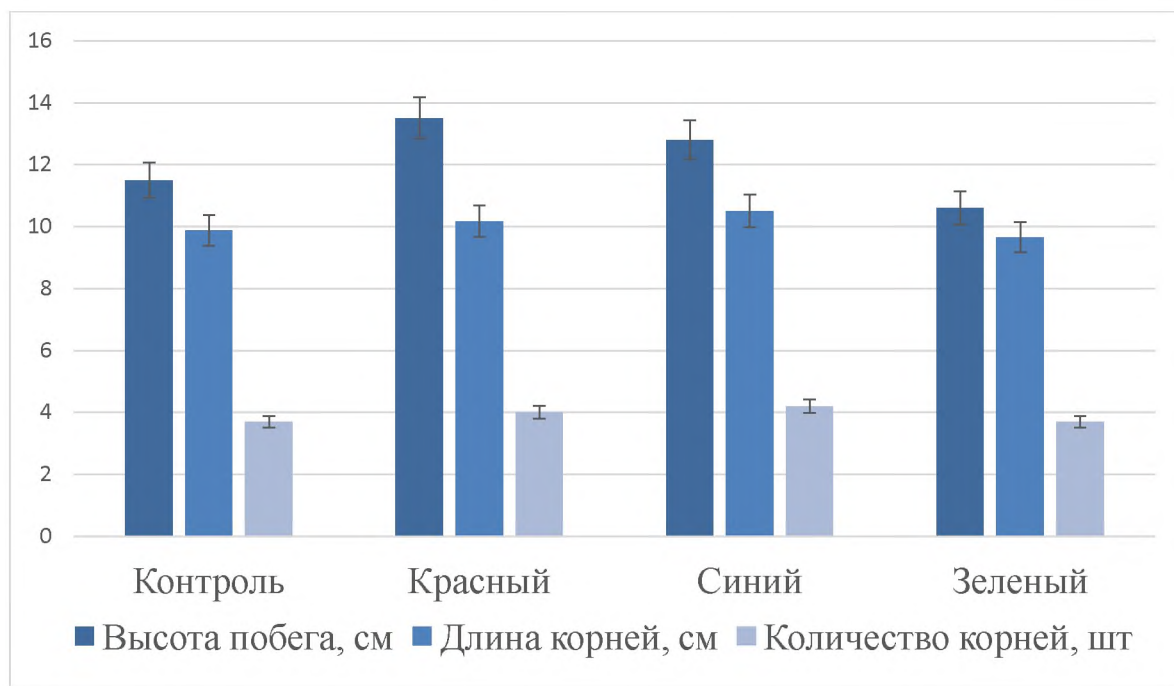


Рисунок 10. Средние показатели роста побегов и корней растений *Triticum aestivum* L. при действии разных спектров освещения

Таким образом, по полученным данным можно сделать вывод о том, что наиболее эффективными для роста и развития растений являются красные и синие лучи (рис. 10). Выращивание проростков в красном спектре привело к значительному росту побегов (на 17%) и корней (на 3%). При досвечивании синим светом – на 11% и 6% соответственно. Результаты подтверждают тот факт, что энергия, поглощенная в данных частях спектра, используется растением наиболее полно в процессе фотосинтеза, что напрямую сказывается на ростовых процессах пшеницы. Наименьший рост побегов наблюдался в опытах с зеленым светом, длина побега уменьшилась на 8% по сравнению с контролем. Однако умеренное добавление этого спектра при искусственном освещении необходимо для более гармоничного роста и развития растений.

Количество корней на одном растении не уменьшалось и оставалось на уровне контроля.

### **3.2 Изменение содержания пигментов у растений пшеницы при действии разных спектров света**

Пигменты являются основными составляющими фотосинтетического аппарата растений. Наиболее распространенными являются хлорофиллы и каротиноиды, включая каротины и ксантофиллы.

Хлорофиллы встречаются только в пигмент-белковых комплексах (ПБК) растений, так как, являясь мощными фотосенсибилизаторами, в свободном виде они могут приводить к повреждению мембран тилакоидов и стромы хлоропластов из-за фотодинамического эффекта.

У высших растений имеется два типа хлорофилла: хлорофилл а (Хла) и хлорофилл b (Хлb). Хла – это основной пигмент организмов, которые осуществляют кислородный фотосинтез. В форме димера он входит в состав реакционных центров кислородных фотосинтетиков, где осуществляет преобразование энергии света в энергию разделения зарядов – первый этап преобразования энергии. В отличие от Хлb, он локализуется как в коровой части фотосистем, так и в светособирающих антенных комплексах в сочетании с Хлb [24].

Хлb распространен у растений менее широко, чем Хла. Фотосистемы не содержат Хлb, он присутствует лишь в светособирающих антенных комплексах. В составе ССК II на его долю приходится от 35% до 43% от общего количества хлорофиллов, а на белках малой антенны – 31-46%. В ССК I хлорофилл b составляет около 22%. Максимумы поглощения хлорофилла а приходятся на длины волн от 660 до 663 нм и от 428 до 430 нм. Хлорофилл b поглощает более короткие волны в красной части спектра и более длинные в синей: от 642 до 644 нм и от 452 до 455 нм соответственно [1, 33].

Каротиноиды являются вспомогательными компонентами

фотосинтетических систем. В хлоропластах каротиноиды нековалентно связываются с белками, образуя нерастворимые в воде комплексы.

С целью определения влияния различных спектров света на синтез пигментов были проведены анализы по количественному определению в листьях контрольных и опытных растений хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов. Результаты опытов представлены в таблице 2.

Таблица 2 – Влияние света на пигментный состав у проростков пшеницы мягкой сорта «Злата» (*Triticum aestivum* L.)

| Варианты опыта | Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/г сырого веса | Содержание хлорофилла <i>b</i> , мг/г сырого веса | Содержание каротиноидов, мг/г сырого веса |
|----------------|---------------------------------------------------|---------------------------------------------------|-------------------------------------------|
| Контроль       | 3,62 ± 0,18                                       | 1,42 ± 0,16                                       | 0,37 ± 0,12                               |
| Красный свет   | 3,88 ± 0,12                                       | 1,76 ± 0,21                                       | 0,40 ± 0,12                               |
| Синий свет     | 3,83 ± 0,3                                        | 1,70 ± 0,2                                        | 0,41 ± 0,1                                |
| Зеленый свет   | 3,67 ± 0,13                                       | 1,47 ± 0,13                                       | 0,37 ± 0,11                               |

Исходя из анализа полученных данных следует, что градиент освещенности оказывает влияние на содержание пигментов, поскольку их средние значения варьируют. Это объясняется адаптивными механизмами клеток фотосинтезирующих тканей растений, которые необходимы для поддержания оптимальной интенсивности фотосинтеза в данных условиях. К тому же, важно подчеркнуть, что содержание трех анализируемых пигментов характеризуется определенным соотношением: преобладает хлорофилл *a*, количество хлорофилла *b* меньше примерно в 1,5-2,5 раза, а каротиноидов – в 3-9 раз, соответственно.

По результатам опыта наибольшее содержание хлорофиллов наблюдается при досвечивании проростков красным и синим светом (рис.11).

Содержание хлорофиллов в опытах с красным светом возросло по сравнению с контролем на 12%. Действие синих лучей оказалось не менее эффективным, зафиксирован прирост на 9,7%. Досвечивание зеленым спектр привело к повышению содержания хлорофиллов на 2% по сравнению с контрольным показателем. Повышение содержания хлорофилла создает условия для повышения продуктивности фотосинтеза и, как следствие, повышения урожайности.

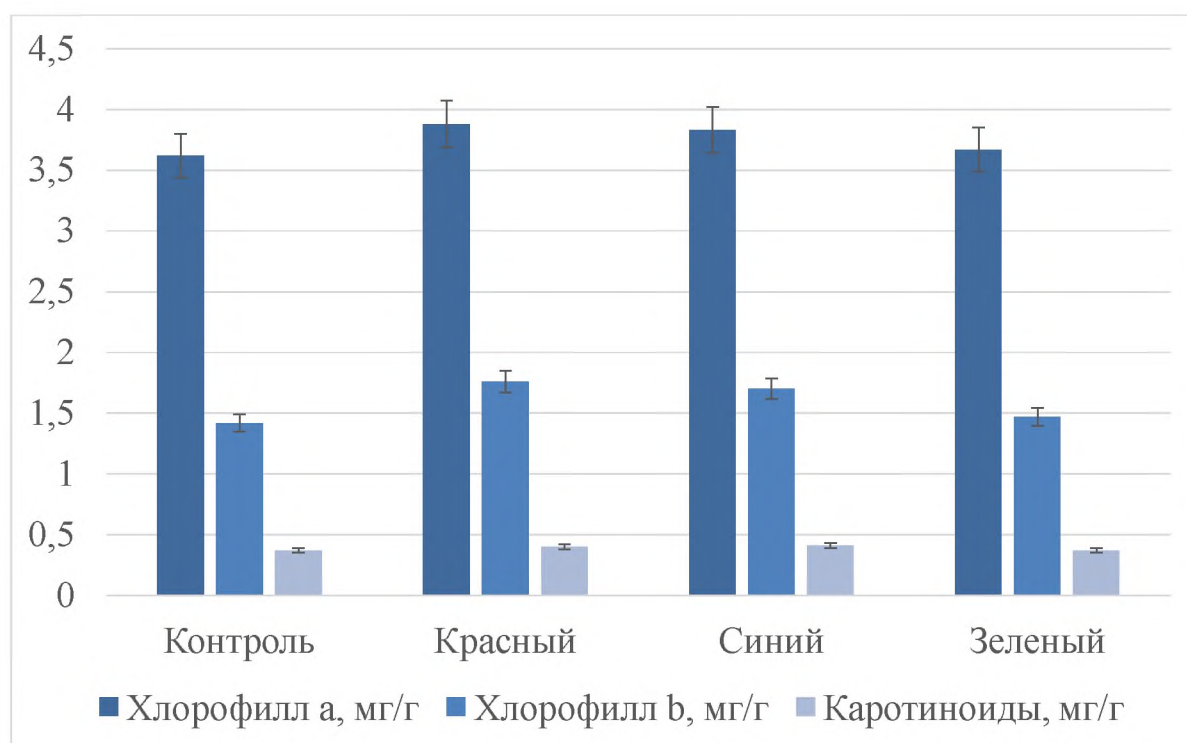


Рисунок 11. Средние показатели содержания пигментов у *Triticum aestivum* L. при действии разных спектров света

Каротиноиды активно улавливают сине-фиолетовые лучи, перенаправляя при этом энергию возбуждения на молекулы хлорофилла. При выращивании проростков пшеницы в синем свете наблюдалось их повышение на 10,8% по сравнению с контрольной пробой. Известно, что каротиноиды обладают защитными свойствами, оберегая разнообразные органические соединения, в том числе хлорофиллы, от деструктивного воздействия световых излучений, а также от активных форм кислорода, образующихся в условиях стресса.

### **3.3 Динамика изменения интенсивности фотосинтеза у пшеницы в зависимости от условий освещения**

Интенсивность фотосинтеза увеличивается вместе с повышением содержания хлорофилла, однако прямой корреляции между этими показателями нет. Термин «ассимиляционное число», введенный в 1918 году Р. Вильштеттером и А. Штоллем, определяет количество углекислого газа (в миллиграммах), поглощаемого единицей содержания хлорофилла в единицу времени. В соответствии с В.Н. Любименко, ассимиляционные числа уменьшаются при повышении уровня хлорофилла и зависят от интенсивности освещения. При слабом освещении, когда скорость световых реакций ограничена, увеличение уровня хлорофилла не приводит к уменьшению ассимиляционного числа. Однако в условиях высокой освещенности увеличение содержания хлорофилла приводит к значительному снижению ассимиляционного числа. Следовательно, количество хлорофилла и интенсивность освещения можно рассматривать как единый фактор, определяющий поглощение света. При высокой интенсивности света даже небольшое количество хлорофилла может поглощать его в количестве, достаточном для достижения светового насыщения [28].

При анализе полученных данных следует учитывать, что на свету растения не только фотосинтезируют, но и дышат. Следовательно, измеренные показатели представляют собой результат двух процессов, или разность между показателями процессов фотосинтеза и дыхания. Это видимый фотосинтез. Наблюдаемое изменение содержания  $\text{CO}_2$  представляет собой разницу между его количеством, поглощенным в процессе фотосинтеза, и количеством, выделяемым во время дыхания. Для того, чтобы перейти к истинной величине фотосинтеза, необходимо вносить поправку, учитывающую интенсивность процесса дыхания [26].

Освещение, при котором растение в ходе фотосинтеза за единицу времени производит столько органического вещества, сколько им расходуется

в процессе дыхания, называется компенсационной точкой. Рост растения возможен только при освещенности, превышающей компенсационную точку [30].

Результаты анализа интенсивности фотосинтеза у проростков пшеницы мягкой сорта «Злата» представлены на рисунке 12.

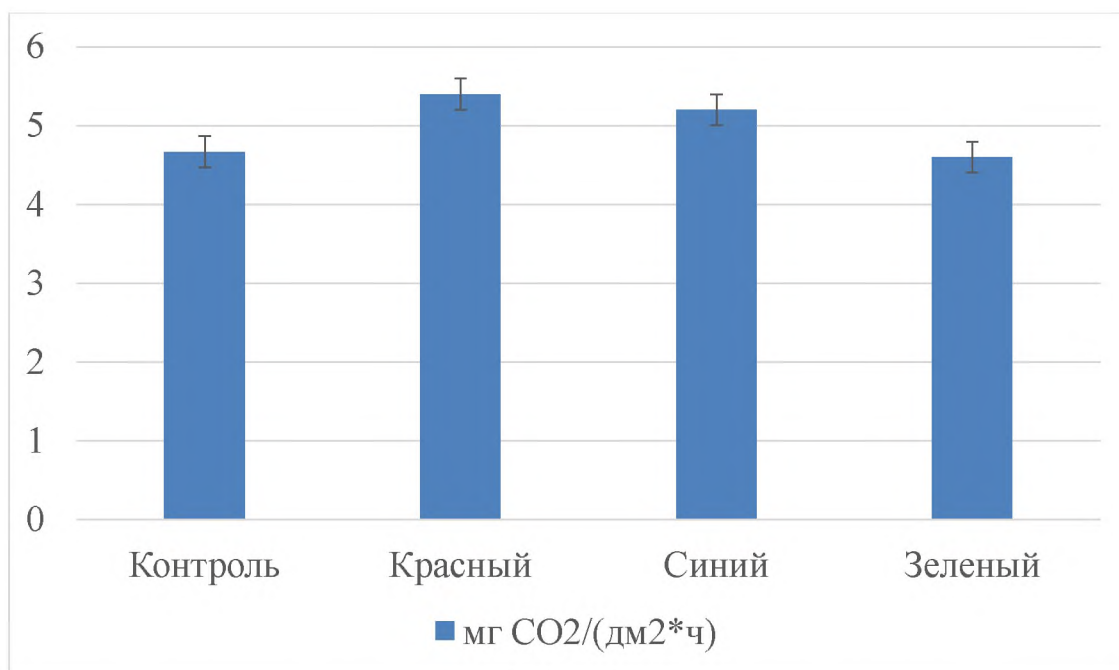


Рисунок 12. Влияние спектрального состава света на интенсивность фотосинтеза (мг CO<sub>2</sub>/(дм<sup>2</sup>•ч)) у проростков пшеницы мягкой сорта «Злата» (*Triticum aestivum* L.)

Таким образом, в ходе исследования было показано, что интенсивность фотосинтеза зависит от спектрального состава света. Наибольшая интенсивность наблюдается при действии красных лучей (5,4 мг CO<sub>2</sub>/(дм<sup>2</sup>•ч), немного ниже показатель при выращивании в синем спектре (5,2 мг CO<sub>2</sub>/(дм<sup>2</sup>•ч). При освещении проростков зелеными лучами интенсивность фотосинтеза оставалась на уровне контроля (4,6 мг CO<sub>2</sub>/(дм<sup>2</sup>•ч).

По полученным данным можно сделать вывод о том, что для экономии энергии и повышения КПД светодиодных ламп достаточно освещать растения только красными и синими лучами, которые наиболее активно используются

в процессе фотосинтеза.

### **3.4 Влияние света на активность рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы**

Один из методов для изучения активности темновых реакций фотосинтеза, в ходе которых осуществляется фиксация углекислого газа и синтез метаболитов, заключается в определении активности ферментов, участвующих в цикле Кальвина.

Особый интерес вызывают ферменты, регулирующие активность темных реакций фотосинтеза в целом. Ключевым ферментом цикла Кальвина, регулирующим активность фотосинтетической ассимиляции углекислого газа, является рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы/оксигеназа (РБФ-карбоксилаза, РубисКО). С помощью этого фермента в цикле Кальвина осуществляется фиксация углекислоты на рибулезобисфосфате (РБФ). Реакция карбоксилирования приводит к образованию двух молекул трифосфоглицериновой кислоты (3-ФГК), которые затем восстанавливаются до трифосфоглицеринового альдегида (3-ФГА) с использованием АТФ и НАДФН<sub>2</sub> [11].

РБФ-карбоксилаза/оксигеназа состоит из двух основных белковых компонентов:

- большая цепь (L, массой 55000 Да);
- малая цепь (S, массой 13000 Да).

Молекулярная масса высока и составляет 560 кДа, состоит фермент из 8 больших (L) (55 кДа) и 8 малых (S) (15 кДа) субъединиц. Его активный центр может связываться как с CO<sub>2</sub>, так и с O<sub>2</sub> и находится в листьях. Более 90% неорганического углерода фиксируется ферментом RuBisCO, он обнаружен в бактериях, археях и эукариотах. Фермент составляет 30-50% растворимого белка в листьях растений, и было подсчитано, что на каждого человека на Земле приходится 5 кг РубисКО. В целом, это делает RuBisCO одним из самых

распространенных ферментов в глобальном углеродном цикле, который буквально питает жизнь на планете.

Результаты измерения активности рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы у проростков пшеницы мягкой сорта «Злата» представлены на рисунке 13.

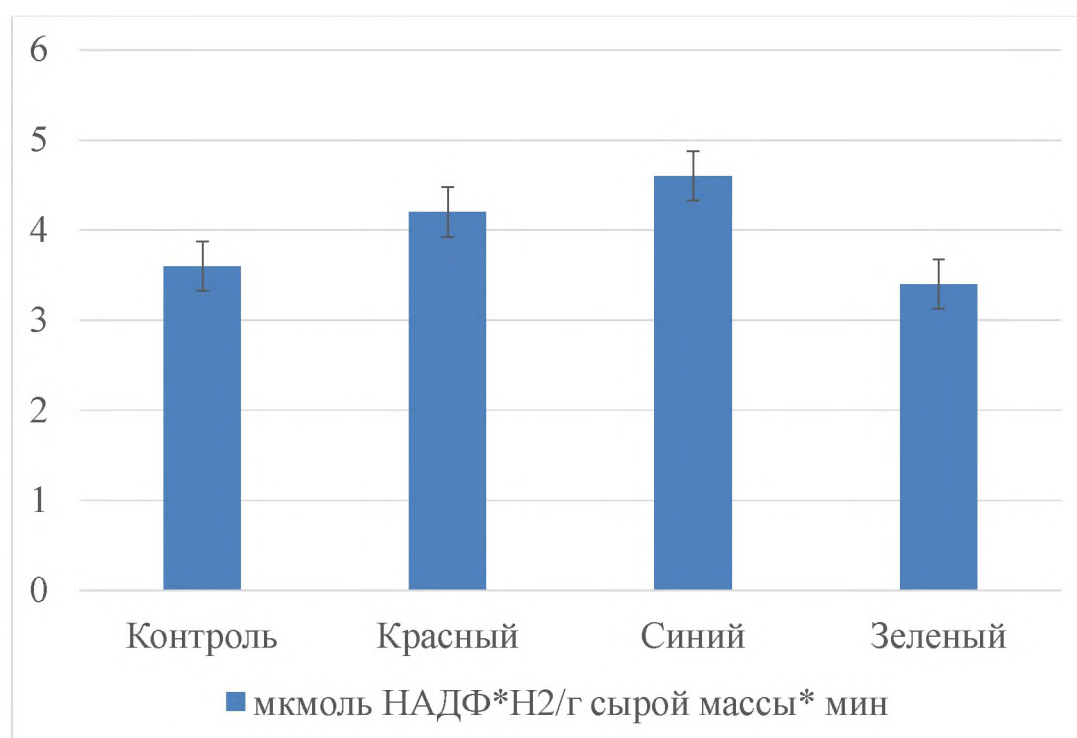


Рисунок 13. Влияние разных спектров света на активность РБФ-карбоксилазы/ оксигеназы (мкмоль НАДФ•Н<sub>2</sub>/г сырой массы\* мин) у проростков пшеницы мягкого сорта «Злата»

Активность рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы максимальна при выращивании в синем свете (4,6 мкмоль НАДФ•Н<sub>2</sub>/г сырой массы\*мин), так как синий свет оказывает регулирующее действие на активность ферментов фотосинтетического превращения углерода, что связано с активирующим действием синего света на синтез белков *de novo*. К тому же, синий свет приводит к открытию устьиц, что способствует активной ассимиляции СО<sub>2</sub>.

При досвечивании проростков пшеницы красным светом активность немного ниже – 4,2 мкмоль НАДФ•Н<sub>2</sub>/г сырой массы\*мин. Это можно

объяснить тем, что красный свет стимулирует синтез растворимых углеводов, а со временем - крахмала, накопление которого ингибирует активность РБФ-карбоксилазы/оксигеназы. При действии зеленого света активность оставалась на уровне контроля (3,6 мкмоль НАДФ•Н<sub>2</sub>/г сырой массы\* мин).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Свет в жизни растений играет определяющую роль, поскольку световая энергия определяет процесс фотосинтеза. Однако, для растений свет это не просто источник энергии для жизнедеятельности, но и ключевой фактор, управляющий их ростом и развитием. Поэтому для выращивания растений с желаемыми характеристиками особенно важно грамотно подобрать условия освещения. Так, красный спектр замедляет процесс деления клеток, способствует их удлинению, а также более раннему цветению и плодоношению. Синий спектр, напротив, тормозит рост стебля, но способствует его утолщению, наращиванию массы зеленых листьев. Зеленая часть спектра способна проникать в более углубленные слои листа, где синие и красные лучи перестают работать, так как в большей степени усваиваются в верхних слоях. При выращивании культур, для которых характерно формирование плотного растительного покрова весьма востребованным будет зеленый спектр. Остальные части спектра растениями практически не используются.

Экономия электроэнергии, умеренная температура излучения, а также возможность настройки длины волны, позволяющая тонко контролировать процессы роста и развития растений, целенаправленно формировать их морфологию и регулировать синтез вторичных метаболитов – это ключевые достоинства светодиодов, отличающие их от других источников освещения. Эти факторы позволяют сократить время полного цикла развития и увеличить количество циклов плодоношения.

Результаты проведенных исследований подтверждают, что будущее освещения в тепличном хозяйстве за светодиодными лампами, в связи с этим начать их внедрение целесообразно уже сегодня.

## ВЫВОДЫ

1. Наибольшее влияние на ростовые процессы у растений яровой пшеницы сорта «Злата» оказывают лучи красного и сине-фиолетового цвета. Это можно объяснить тем, что они обладают наибольшим квантовым выходом среди всех диапазонов волн солнечного спектра. Длина побегов возросла относительно контроля на 17% и 11% соответственно. Наименьший рост побегов наблюдался в опытах с зеленым светом, длина побега уменьшилась на 8% по сравнению с контрольным показателем.

2. В ходе опытов было установлено, что спектр света влияет на содержание пигментов. По сравнению с контрольной пробой содержание хлорофилла при действии синего и красного спектра увеличилось на 9,7% и 12% соответственно. Досвечивание зеленым спектр привело к повышению содержания хлорофиллов на 2%. В опытах с синим светом наблюдалось повышение содержания каротиноидов на 10,8%. Увеличение уровня пигментов является одной из адаптивных физиологических реакций растений, в частности, каротиноиды защищают хлорофиллы от деструкции и действия активных форм кислорода.

3. Интенсивность фотосинтеза оказалась наивысшей в опытах с красным ( $5,4 \text{ мг CO}_2/(\text{дм}^2 \cdot \text{ч})$ ) и синим ( $5,4 \text{ мг CO}_2/(\text{дм}^2 \cdot \text{ч})$ ) светом. При освещении проростков зелеными лучами интенсивность фотосинтеза оставалась на уровне контроля ( $4,6 \text{ мг CO}_2/(\text{дм}^2 \cdot \text{ч})$ ).

4. Активность рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы максимальна при выращивании в синем свете ( $4,6 \text{ мкмоль НАДФ} \cdot \text{H}_2/\text{г сырой массы} \cdot \text{мин}$ ), в красном –  $4,2 \text{ мкмоль НАДФ} \cdot \text{H}_2/\text{г сырой массы} \cdot \text{мин}$ . При действии зеленого света активность оставалась на уровне контроля ( $3,6 \text{ мкмоль НАДФ} \cdot \text{H}_2/\text{г сырой массы} \cdot \text{мин}$ ).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Азизов И.В., Гасымова Ф.И., Ибрагимова У.Ф. и др. Влияние синего и красного света на физиологические и биохимические характеристики растений пшеницы // *Sciences of Europe*. 2019. № 41. С. 3-6.
2. Алехина Н.Д. и др. Физиология растений / Под ред. И.П. Ермакова. М.: Академия, 2007. 640 с.
3. Бахарев И., Прокофьев А., Туркин А. и др. Применение светодиодных светильников для освещения теплиц: реальность и перспектива / *Современные технологии автоматизации*. 2010. №2. С. 76-82.
4. Бугров В.Е. Оптоэлектроника светодиодов. Санкт-Петербург: Национальный исследовательский университет, 2013. 174 с.
5. Викторов Д.П. Практикум по физиологии растений. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1991. 160 с.
6. Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. М: Высшая школа, 1975. 392 с.
7. Гвоздева Е.С., Карначук Р.А. Влияние света на баланс фитогормонов и морфогенез в культуре ткани зародышей пшеницы // *Физиология растений*. 1998. Т.45, № 2. С. 289-295.
8. Дорофеев В.Ю., Медведева Ю.В., Карначук Р.А. Оптимизация светового режима при культивировании оздоровленных растений картофеля *in vitro* с целью повышения продукционного процесса // *Материалы VI Московского международного конгресса, часть 1*. М.: ЗАО «Экспо- биохим- технологии», РХТУ им. Д.И. Менделеева, 2011. С. 238-239.
9. Жиленко С.В., Винничек Л.Б., Аканова Н.И. Эффективность агрохимических приемов при возделывании озимых зерновых культур // *Нива Поволжья*. 2015. №2(35). С. 19-25.
10. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчётов. М.: Наука, 1973. 256 с.
11. Карначук Р.А., Протасова Н.Н., Головацкая И.Ф. Рост растений и

содержание гормонов в зависимости от спектрального состава света // Рост и устойчивость растений. Новосибирск: Наука, 1988. С. 71-75.

12. Кахнович Л.В. Фотосинтетический аппарат и световой режим. Минск: Изд-во БГУ, 1980. 142 с.

13. Константинова Т.Н., Аксенова Н.П., Чайлахян М.Х и др. Взаимное влияние света и гормонов на регуляцию морфогенетических процессов в культуре *in vitro* // Физиология растений. 1987. Т.34, № 4. С. 795- 802.

14. Кошкин Е.И. Частная физиология полевых культур / Под ред. Е.И. Кошкина. М.: КолосС, 2005. 344 с.

15. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. Учебное пособие. Изд. 2-е, перераб. и доп. М.: Высшая школа, 2011. 784 с.

16. Кульчин Ю.Н. Агробιοфотоника – влияние света на развитие растений. Фотон-Экспресс, 2019, 6 (158), С. 64.

17. Курьянова И.В., Олони́на С.И. Оценка влияния различных спектров светодиодного светильника на рост и развитие овощных культур // Вестник НГИЭИ. 2017. №7 (74). С. 35-44.

18. Леман В.М. Курс светокультуры растений. М.: Колос, 1970.

19. Малышев В.И., Шрайбер Г. Инфракрасные лучи в электронике. Большая российская энциклопедия. М., 200 с.

20. Медведев С.С. Физиология растений: учебник. СПб.: БХВ-Петербург, 2012. 512 с.

21. Мокроносов А.Т. Взаимосвязь фотосинтеза и функций роста // Фотосинтез и продукционный процесс/ Под ред. Ничипоровича А.А. М.: Наука, 1988. С. 109-121.

22. Моргунов Д.Н., Васильев С.И. Исследование спектральных характеристик электрических источников света // Вестник аграрной науки Дона. Зерноград: Донской государственный аграрный университет, 2017. Т.2. № 38. С. 1-9.

23. Мошков Б.С. Выращивание растений при искусственном освещении. Ленинград: «Колос», 1966. 288 с.

24. Новикова И.И., Попова Э.В., Колесников Л.Е. и др. Устойчивость к болезням, продуктивность и содержание фотосинтетических пигментов в листьях яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) под влиянием полифункциональных биопрепаратов и комплексов на основе микроорганизмов и хитозана // Сельскохозяйственная биология, Т. 58, № 1, 2023. С. 158-183.
25. Нурминский В.Н., Захаров Ю.Б. Влияние спектрального состава и интенсивности света на фотосинтез растений. Иркутск: Институт географии им. В.Б. Сочавы Сибирского отделения Российской академии наук, 2018. Ч. II. С. 1327-1329.
26. Пигорев И.Я. Фотосинтетический потенциал озимой пшеницы и его реализация в условиях Черноземья России // Вестник Курской ГСХА. №3. 2008. С. 3-6.
27. Полевой В.В. Физиология растений. М.: Высш. шк., 1989. 464 с.
28. Протасова Н.Н., Кефали В.В. и др. Фотосинтетическая активность роста и уровень природных регуляторов у растений, выращенных на свету разной интенсивности. М.: Наука, 1973. 124 с.
29. Протасова Н.Н. Светокультура как способ выявления потенциальной продуктивности растений // Физиология растений. 1987. Т.34. – Вып. 4. 51 с.
30. Субботин Е.П., Гафицкая И.В., Наконечная О.В и др. Влияние искусственного солнечного света на рост и развитие растений – регенератов *Solanum tuberosum* // Turczaninowia. 2018. № 2. 32-39 с.
31. Тихомиров А.А., Шарупич В.П., Лисовский Г.М. Светокультура растений: биофизические и биотехнологические основы. Новосибирск: Издательство СО РАН, 2000. 213 С.
32. Третьяков Н.Н., Кошкин Е.И., Макрушин Н.М. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. 2-е изд. М.: Колос, 2013. 656 с.
33. Тютерева Е. В., Иванова А.Н., Войцеховская О.В. Фотосинтез без хлорофилла b: уникальная организация фотосинтетического аппарата мутанта

ячменя Chlorina 3613. СПб: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ 3», 2014, С. 190- 203.

34. Федулов Ю.П., Подушин Ю.В. Фотосинтез и дыхание растений: учеб. Пособие. Краснодар: КубГАУ, 2019. 101 с.

35. Чарова Д.И., Петрухин И.В. Возможность применения технологии объемного излучения растений в сооружениях защищенного грунта // Инновации в сельском хозяйстве. 2016. №1 (16). С. 28-32.

36. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике: учеб. пособие. Л.: Изд-во Ленинг. ун-та, 1984. 288 с.

37. Шуберт Ф.Е. Светодиоды. Профессиональный справочник. М.: Физматлит, 2008. 496 с.

38. Юдаев И.В., Чарова Д.И. Повышение урожайности овощных культур за счет использования СИД для электродосвечивания растений в сооружениях защищенного грунта. Волгоград, 2014. С. 459-463.

39. Юнович А.Э. Современное состояние и тенденции развития светодиодов и светодиодного освещения // Светотехника. 2007. №6. С. 13-17.

40. Якушкина Н.И., Бахтенко Е.Ю. Физиология растений. М.: «Просвещение», 1980. 449 с.