

ВЛИЯНИЕ СПЕКТРАЛЬНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ СВЕТОВОЙ СРЕДЫ НА ПОГЛОЩЕНИЕ СВЕТА ЛИСТЬЯМИ САЛАТА И ЕГО НЕТТО-ПРОДУКТИВНОСТЬ

© 2020 г. Т.Э. Кулешова*, И.Н. Черноусов**, О.Р. Удалова**, Л.М. Аникина**,
Ю.В. Хомяков**, А.В. Александров**, И.С. Середин***, С.В. Феофанов***,
С.А. Щеглов****, Н.Р. Галь*, Г.Г. Панова**

*Физико-технический институт им. А.Ф. Иоффе РАН, 194021, Санкт-Петербург, Политехническая ул., 26

**Агрофизический научно-исследовательский институт, 195220, Санкт-Петербург, Гражданский просп., 14

***ООО «О2 Световые Системы», 196084, Санкт-Петербург, ул. Новорощинская, 4а

****Санкт-Петербургский национальный исследовательский университет информационных технологий,
механики и оптики, 197101, Санкт-Петербург, Кронверкский проспект, 49

E-mail: www.piter.ru@bk.ru

Поступила в редакцию 29.11.2019 г.

После доработки 10.05.2019 г.

Принята к публикации 21.08.2019 г.

Исследована эффективность поглощения света с различным спектральным составом листьями салата и выбору оптимальных условий световой среды для повышения продуктивности и качества растительной продукции, выращиваемой в условиях искусственного освещения. Салат сорта Тайфун выращивали методом тонкослойной панопоники в автоматизированной вегетационной установке с использованием пяти вариантов различных источников света. Разработанный авторами неповреждающий метод измерения спектров поглощения листьев *in vivo* позволил сделать заключение о влиянии особенностей спектрального состава светового потока на оптические характеристики, отражающие физиологическое состояние растений. С приростом биомассы листа салата на 1 г в течение 10 суток в условиях максимальной продуктивности количество поглощенной энергии фотонов увеличивалось на ~ 140 мкмоль \cdot м⁻² \cdot с⁻¹, значения индекса светопоглощения ниже 70 мкмоль \cdot м⁻² \cdot с⁻¹ соответствовали образцам с минимальными результатами по ростовым характеристикам. Схожесть спектральных характеристик освещения в области фотосинтетически активной радиации ламп ДНаТ и светодиодных светильников, излучающих желтый свет, и практически одинаковой доли фотосинтетически активных фотонов в синей, зеленой и красной областях спектра привели к одинаковому приращению поглощения света в процессе развития растений. Однако значительное отличие в продуктивности салата ($\sim 50\%$), а также росте, развитии и биохимическом составе свидетельствует о лучшем влиянии ламп ДНаТ на свойства растительной культуры. Полученные данные свидетельствуют, что спектр освещения с интенсивностью ~ 25 мкмоль \cdot м⁻² \cdot с⁻¹ в диапазоне 400–500 нм, ~ 150 мкмоль \cdot м⁻² \cdot с⁻¹ в 500–600 нм, ~ 150 мкмоль \cdot м⁻² \cdot с⁻¹ в 600–700 нм приводит к высокой продуктивности салата.

Ключевые слова: интенсивная светокультура, спектры освещения, светодиодные светильники, оптика листа, светопоглощение, нетто-продуктивность.

DOI: 10.31857/S0006302920010147

При выращивании растений в условиях защищенного грунта или в тепличных комплексах с недостатком или отсутствием естественного света ключевыми факторами являются правильно подобранный спектр, интенсивность и длительность искусственно созданного освещения. В литературе подчеркивается, что вопросы оптимизации спектра и интенсивности фотосинтетически активной радиации в производственном процессе растений на разных этапах их вегетации, изуче-

ния возможностей использования света разного спектрального состава в организации направленного биосинтеза биологически ценных соединений различного назначения остаются малоизученными и весьма актуальными. При этом важным аспектом исследований является поиск и обоснование возможности снижения затрат электроэнергии на единицу производимой продукции, которые при реализации интенсивной светокультуры составляют более 40% [1–3]. Пере-

численные аспекты создания и регуляции световой среды становятся реализуемыми при использовании светодиодных источников света. Перспективность их применения в интенсивной светокультуре отмечена многими авторами [4–6]. Появление мощных сверхъярких и модульных светодиодов расширило технические возможности для увеличения продуктивности и эффективности выращивания тепличных культур [7–9]. Однако весь потенциал светодиодов можно использовать, лишь понимая механизм влияния светового потока и спектра излучения в области фотосинтетически активной радиации как на общую физиологию растений, так и на их отдельные виды и сорта. Без этих знаний практическое применение светильников на основе светодиодов не приводит к желаемым результатам, и, более того, исследователи столкнулись с проблемой снижения продуктивности и качества выращиваемой растительной продукции [10].

В основе выбора диапазонов и полос излучения большинства представленных на рынке светодиодных фитосветильников лежит представление о важности двух полос – в синей (450 нм) и красной областях (660 нм) спектра [11], соответствующих максимумам поглощения основных фотосинтетических пигментов растений. Отсутствие в светильниках других полос спектра в диапазоне длин волн фотосинтетически активной радиации – 380–720 нм или неоптимальное их соотношение в так называемых светильниках «полного спектра» является причиной возникновения вышеуказанной проблемы с реализацией продукционного потенциала растений. Для создания светодиодных светильников, обеспечивающих адекватные условия освещения растений, необходимо дальнейшее исследование физиологических эффектов узкополосного освещения с учетом энергетической и регуляторной роли различных спектральных составляющих освещения, а также видоспецифичности реакций растений на изменение спектрального состава света.

Как известно, чувствительным показателем физиологического состояния растений, характеризующим их потребности, особенно в отношении фотосинтетически активного потока фотонов, являются спектральные характеристики прошедшего через листья света, его интенсивности и максимумов на соответствующих длинах волн [12, 13]. Изучение оптических характеристик растений может стать основой для выбора источников освещения с наиболее эффективным спектром излучения для светокультуры.

Спектральные методы исследования жизнедеятельности растений широко распространены и применяются. Спектрофотометрирование почв и растительных покровов является одним из эффективных методов изучения свойств и количе-

ственной оценки состояния сельскохозяйственных полей и посевов [14]. Существуют методы оценки всхожести семян фотометрическим методом: например, в работе [15] вместо измерения электропроводности раствора с выдержанными в нем семенами определяли его оптическую плотность при 360 нм. Одним из наиболее распространенных методов исследования работы пигментного аппарата и воздействия факторов внешней среды на параметры фотосинтеза является анализ параметров флуоресценции хлорофилла [16, 17].

В настоящее время активно разрабатываются методы диагностики поглощения света листьями [18, 19], создаются спектральные библиотеки [20]. Для одновременной регистрации в одном эксперименте коэффициентов отражения, пропускания и поглощения излучения были предложены методы на основе одной интегрирующей сферы, двух и полусферы [13, 14]. По характеру диффузного отражения и светоотражающей анизотропии возможно изучение структуры поверхности листьев, величина светопропускания связана с прозрачностью листьев, а по величине поглощенной световой энергии можно судить об особенностях усвоения излучения в зависимости от длины волны.

Для анализа спектров поглощения света растениями *in vivo* необходимо обеспечить возможность экспрессных многодневных измерений спектров отражения и пропускания света у живых листьев, неоднородных по длине и ширине, на одном растении или их популяции на протяжении роста и развития без причинения вреда растению, что является технически сложной задачей – должны быть реализованы следующие параметры: 1) одновременная регистрация в одном эксперименте отражения и пропускания излучения; 2) эффективный захват диффузно-отраженного или проходящего света; 3) фиксация и позиционирование тестируемого образца; 4) варьирование спектра и интенсивности излучения источника света в физиологически значимых для растений диапазонах.

Таким образом, цель данной работы заключалась в разработке, апробации методики и экспериментальной установки, позволяющей измерять спектры поглощения листьев *in vivo*, и исследовании влияния спектральных характеристик излучения на поглощение света листовой поверхностью растения, их рост, нетто-продуктивность и качество формируемой растительной продукции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в вегетационном опыте в регулируемых условиях на базе биополигона Агрофизического НИИ (Санкт-Петербург). Объектом изучения служили растения салата

(*Lactuca sativa L.*) сорта Тайфун, так как параметры его листьев напрямую связаны с нетто-продуктивностью и характеризуют выход продукции. Растения выращивали методом тонкослойной паноупоники в автоматизированной вегетационной установке площадью 6 м², при полностью искусственном освещении [21, 22]. В качестве источника минерального питания, подаваемого в растительни, использовали раствор Кнопа [23].

В исследовании оценивали влияние световой среды различного спектрального состава на поглощение света листьями салата и его нетто-продуктивность. Установка для выращивания была условно разделена светонепроницаемыми перегородками на пять световых зон, источниками света в которых служили лампы ДНаТ-400 и светодиодные светильники с различным спектральным составом излучения, обозначенные далее следующим образом: 1) S – дуговая натриевая трубчатая лампа, 2) Y – светодиодный аналог ДНаТ-400 (ООО «О2 Световые системы» и Агрофизический НИИ, Санкт-Петербург), излучающий желтый свет с максимумами излучения на длинах волн 450, 500 и 595 нм и соотношением интенсивностей этих пиков 1 : 3 : 13, 3) P – аналог используемых на данный момент в тепличных комплексах светодиодных светильников (ООО «О2 Световые системы», Санкт-Петербург), излучающий розовый свет и имеющий максимумы излучения на длинах волн 450 и 665 нм с соотношением интенсивностей 1 : 2, 4) W – светодиодный светильник с промышленным белым светом с соотношением максимумов 1 : 1 на длинах волн 450 и 600 нм, 5) B – промышленный светодиодный светильник с белым светом и с соотношением максимумов 1 : 3 на длинах волн 450 и 600 нм. Фактически Y отличается от светильников W и B большей интенсивностью излучения в зеленой и красной частях спектра, а светильник P имеет смещенный максимум в красной области с 600 до 665 нм.

В табл. 1 приведены измеренные с помощью интегрирующей сферы и ПЗС-спектрометра CCS200 (Thorlabs, США) и усредненные по всей поверхности выращивания спектры излучения использованных светильников. На основе предложенного в работе [24] алгоритма и полученных экспериментально спектров излучения рассчитана плотность фотосинтетически активной радиации во всем видимом диапазоне и в условно разделенных на синюю (400–500 нм), зеленую (500–600 нм) и красную (600–700 нм) части спектра.

Для освещения растений величину облученности от различных источников света установили равную 70–75 Вт/м² фотосинтетически активной радиации, продолжительность светового периода – 14 ч в сутки. Поддерживали относительную влажность воздуха 65–70% и температу-

ру воздуха в пределах 20–22°C днем и 18–20°C – ночью.

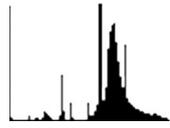
Для получения спектров поглощения листьев растений *in vivo* была разработана и собрана экспериментальная установка [25] (рис. 1). За основу была взята система измерения оптических свойств тканей с помощью двух интегрирующих сфер [26] – исследуемый образец помещается между сферами, одна из которых (ИС1) регистрирует отраженный свет, а другая (ИС2) – прошедший.

Интегрирующие сферы с внутренним диаметром 50 мм сконструированы в СПбПУ и выполнены на 3D-принтере из АБС-пластика. Окраска внутренней поверхности сфер произведена в соответствии с приложением Д ГОСТ Р 55702–2013, оптические свойства отестированы по сравнению с эталонной поверхностью сферы EVERFINE (EVERFINE Corporation, Китай). Спектральный коэффициент отражения краски в видимом диапазоне составил $85 \pm 5\%$. В качестве источника излучения света в схеме использовали специализированный светодиодный светильник разработки российской инженеринговой компании «О2 Световые системы» (Санкт-Петербург) с регулируемым каналами излучателей (светодиодов), рассчитанными под фотосинтетически активный диапазон и позволяющий работать в физиологически важных для растения областях спектра с максимумами в диапазонах длин волн 650–670 нм, 720–740 нм, 440–460 нм, 415–435 нм, а также белый спектр с коррелированной цветовой температурой 4500 К. Интенсивность излучения каждого канала управляется драйвером, что позволяет формировать необходимый спектр и световой поток при воздействии на объект исследования. Световой поток от светильника собирается с помощью плоско-выпуклой линзы и через коллиматор 74-UV (Ocean Optics, США) с расходимостью пучка менее 2° заводится в интегрирующую сферу ИС1, таким образом, освещается исследуемая область образца диаметром 12 мм. Детектором служит оптический оптоволоконный ПЗС-спектрометр CCS200 (Thorlabs, США) с диапазоном регистрации спектра 200–1000 нм и шагом длины волны <2 нм, соединенный с интегрирующими сферами с помощью оптоволоконка BFL200HS02 (Thorlabs, США) диаметром 200 мкм. Исследуемый образец помещается между двумя сферами, одна из которых (ИС1) регистрирует отраженный от объекта свет, другая (ИС2) – прошедший сквозь него свет. Коэффициент поглощения листа $A(\lambda)$ рассчитывается по формуле

$$A(\lambda) = 1 - R(\lambda) - T(\lambda), \quad (1)$$

где $R(\lambda)$ – коэффициент отражения образца, равный отношению отраженного потока излучения к потоку, упавшему на тело, $T(\lambda)$ – коэффициент пропускания образца, равный отношению пото-

Таблица 1. Величина плотности фотосинтетически активной радиации и скорость усвоения листьями салата света различного спектрального состава

Источник света	Спектральный состав излучения источников света в диапазоне 400–700 нм	PPFD, мкмоль · м ⁻² · с ⁻¹			Поглощение 400–700 нм 21-й день → 31-й день			Спектры поглощения света в диапазоне 400–700 нм на 21-й и 31-й дни развития растений
		400–500 нм	500–600 нм	600–700 нм	400–500 нм, %	500–600 нм, %	600–700 нм, %	
S, лампа ДНаТ		341 ± 24 (+72 в ИК)			42 ± 5% → 57 ± 3% 143 → 194 мкмоль · м ⁻² · с ⁻¹			
		29	185	127	19 → 23	10 → 14	13 → 20	
Y, желтый		342 ± 24			41 ± 6% → 56 ± 9% 140 → 191 мкмоль · м ⁻² · с ⁻¹			
		23	156	163	19 → 22	9 → 14	13 → 20	
P, розовый		332 ± 23			39 ± 4% → 51 ± 11% 129 → 170 мкмоль · м ⁻² · с ⁻¹			
		61	123	148	18 → 21	9 → 11	12 → 18	
W, белый		325 ± 23			58 ± 13% → 62 ± 8% 189 → 201 мкмоль · м ⁻² · с ⁻¹			
		69	150	106	23 → 24	14 → 16	20 → 21	
B, белый		334 ± 23			50 ± 1% → 62 ± 3% 167 → 207 мкмоль · м ⁻² · с ⁻¹			
		39	162	133	22 → 24	10 → 16	18 → 22	

Примечание. PPFD – плотность фотосинтетически активной радиации (photosynthetic photon flux density).

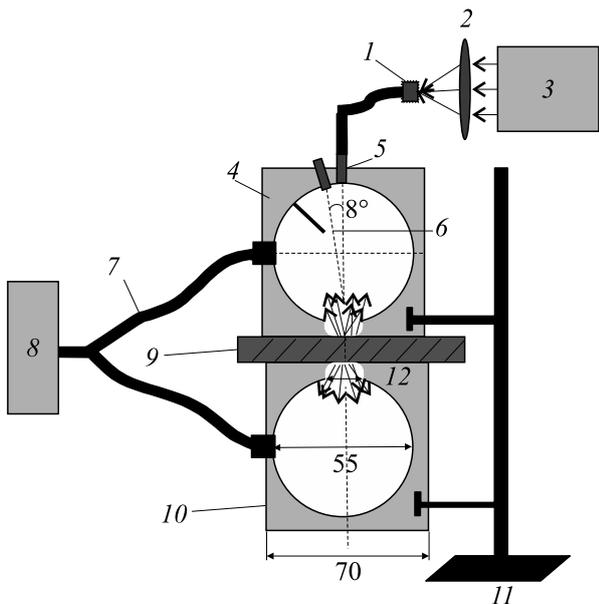


Рис. 1. Схема экспериментальной установки для измерения спектров пропускания и отражения листьев растений, включающей в себя: 1 – косинусный корректор, 2 – собирающую линзу, 3 – источник света, 4 – интегрирующую сферу ИС1, 5 – коллиматор, 6 – шторку, 7 – оптоволокно, 8 – спектрометр, 9 – образец, 10 – интегрирующую сферу ИС2, 11 – штатив.

ка излучения, прошедшего через среду, к потоку излучения, упавшему на ее поверхность.

Зоны отбора проб из среды роста салата схематично показаны на рис. 2а, для каждого варианта освещения и концентрации раствора взяты по пять тестируемых объектов, выборка тестируе-

мых объектов произведена по всей зоне роста. Спектры поглощения регистрировали для области площадью 115 мм² для центральной части листа на 21-й день развития (рис. 2б), для центральной части и верхушки на 31-й день развития (рис. 2в).

Для оценки влияния параметров освещения на поглощение света листьями салата мы предложили использовать первую оценочную версию величины, потенциально описывающей приращение поглощения света на прирост биомассы и обозначенный нами в дальнейшем как индекс светопоглощения *I*. За первоначальное поглощение принято среднее значение между поглощением света 21-дневным листом салата, имеющего общую площадь, сравнимую с окном интегрирующей сферы, и центральной частью 31-дневного листа, предположительно не отличающегося по своей структуре от той же области более раннего периода развития. Разница между поглощением «новой» и «старой» частей листа ΔA нормируется на значение накопленной за период между измерениями биомассы Δm . Таким образом, на данном этапе индекс светопоглощения определяет величину поглощения фотосинтетически активного потока фотонов, необходимого для прироста 1 г биомассы за исследуемый диапазон времени роста при заданных условиях освещения, и рассчитывается по следующей формуле:

$$I = \frac{\Delta A}{\Delta m} = \frac{A_{31U} - \frac{A_{31D} + A_{21D}}{2}}{m_{31} - m_{21}}, \quad (2)$$

где *I* – индекс светопоглощения (мкмоль · м⁻² · с⁻¹), *A*_{31U} – интегральное поглощение света в диапазо-

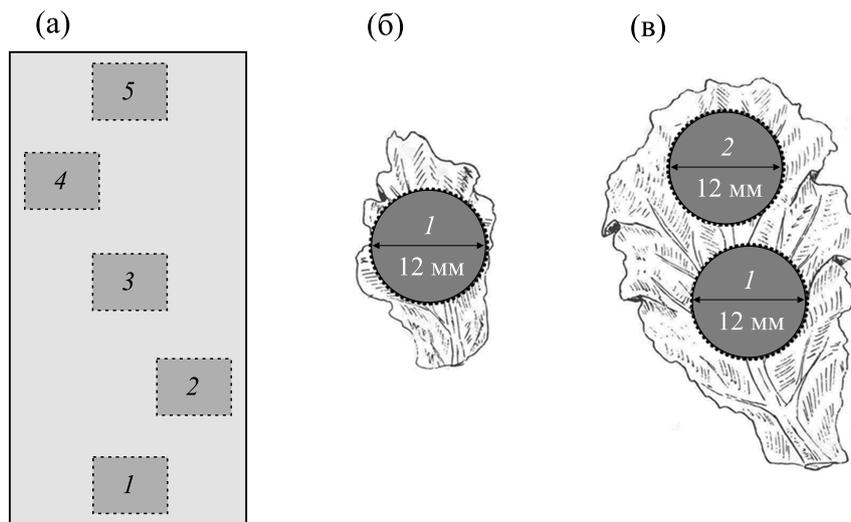


Рис. 2. Зоны (1–5) отбора проб из среды роста салата (а); условная область измерения поглощения света на листовой пластине салата – в центральной части листа на 21-й день развития (б) и в центральной части и верхушке листа на 31-й день развития (в).

Таблица 2. Влияние источников света различного спектрального состава на рост и продуктивность растений салата в регулируемых условиях биополигона Агрофизического НИИ

Источники света*	Высота растений		Площадь листа		Сухое вещество листьев		Сухое вещество корней		Масса надземной части	
	см	% от контроля	см ²	% от контроля	%	% от контроля	%	% от контроля	г/м ²	% от контроля
S	20.6 ± 1.0	100	97.2	100	3.7	100	7.4	100	5990	100
Y	18.0 ± 0.7	87	70.7	73**	4.2	114	6.3	85**	3350	56**
P	17.1 ± 0.6	83**	74.3	76**	3.9	105	6.6	89	3090	52**
W	13.3 ± 0.4	65**	41.2	42**	4.8	130**	6.3	85**	1920	32**
B	12.9 ± 0.5	63**	30.6	32**	5.4	146**	6.7	91	2250	38**

Примечание. * – Источники света: S – лампы ДНаТ-400; Y – светодиодный аналог ДНаТ; P – аналог светодиодных фитосветильников с максимумами излучения на длинах волн 450 и 665 нм; W – светодиодный светильник с промышленным белым светом; B – светодиодный светильник с промышленным белым светом. ** – Значение достоверно отличается от контрольного на 5%-м уровне значимости.

не 400–700 нм верхушкой 31-дневного листа ($\text{мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$), A_{31D} – интегральное поглощение света центральной частью 31-дневного листа ($\text{мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$), A_{21D} – интегральное поглощение света центральной частью 21-дневного листа ($\text{мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$), m_{31} – масса исследуемого листа 31-дневного салата (г), m_{21} – масса исследуемого листа 21-дневного салата (г).

Реакция овощных культур на моделируемые условия световой и корнеобитаемой среды оценивалась по показателям роста, нетто-продуктивности и биохимическому составу получаемой растительной продукции. На протяжении вегетационных периодов также проводили фенологические наблюдения. Уборку салата проводили на 31-е сутки от высева семян. При уборке учитывали массу растений, длину, ширину максимального развитого листа, высоту растений, число листьев, определяли содержание нитратов и других биохимических показателей.

Биохимический состав растительной продукции, характеризующий ее качество и безопасность, определяли в аккредитованной на техническую компетентность и независимость Испытательной лаборатории Агрофизического НИИ Россельхозакадемии (Санкт-Петербург) в соответствии с требованиями современных норма-

тивных документов и по общепринятым методикам [27–29].

Дисперсионный и регрессионный анализы, а также другая статистическая обработка обобщаемых данных выполнены с помощью программного обеспечения MS Excel 2010 и Statistica 8. В тексте и таблицах приведены средние арифметические значения параметров и их доверительные интервалы при 95%-м уровне вероятности по t -критерию.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты анализа данных по росту, развитию, продуктивности растений салата и качеству его растительной продукции свидетельствуют, что в большинстве своем они имели достоверно более высокие значения у растений, выращенных под лампами ДНаТ по сравнению с таковыми под светодиодными светильниками при одинаковых облученности и условий микроклимата (табл. 2). В связи с этим значения показателей роста, продуктивности растений салата, качества его растительной продукции под лампами ДНаТ были выбраны как референтные. Так, по показателям роста, в частности, по высоте растения, сформированные под лампами ДНаТ, превышали в виде выраженной тенденции или достоверно (на 13–

Таблица 3. Биохимический состав растительной продукции салата в зависимости от спектра облучения растений под различными источниками света в регулируемых условиях биополигона Агрофизического НИИ

Содержание	Источники света*				
	S	Y	P	W	B
Витамин С, мг/100 г.н.в.	16.61	11.99**	12.65**	8.10**	11.09**
Сумма сахаров, % а.с.в.	19.31	13.61**	11.31**	12.89**	16.04
Нитраты, мг/кг н.в.	1560	2154**	1920**	3043**	1423
Азот, % а.с.в.	3.51	3.64	4.11**	4.28**	3.72
Фосфор, % а.с.в.	0.58	0.72**	0.76**	0.57	0.61
Калий, % а.с.в.	7.7	8.18	9.25**	11.20**	8.36
Кальций, % а.с.в.	2.29	1.95**	2.35	2.02	2.31
Магний, % а.с.в.	0.604	0.567	0.625	0.468**	0.587
Свинец, мг/кг а.с.в.	<0.10	<0.10	<0.10	<0.10	<0.10
Кадмий, мг/кг а.с.в.	<0.010	<0.010	<0.010	<0.010	<0.010

Примечание. * – Источники света: S – лампы ДНаТ-400; Y – светодиодный аналог ДНаТ; P – аналог светодиодных фитосветильников с максимумами излучения на длинах волн 450 и 665 нм; W – светодиодный светильник с промышленным белым светом; B – светодиодный светильник с промышленным белым светом. ** – Значение достоверно отличается от контрольного на 5%-м уровне значимости.

37%) таковые под светодиодными светильниками; по площади листьев – на 27–68%; по массе надземной части на квадратном метре или продуктивности – на 44–62%. Следует отметить, что существенно более низкие значения оцениваемых показателей были у растений под промышленными светильниками белого света W и B. Растения под светодиодными светильниками с желтым (Y) и розовым (P) светом имели несколько лучшие значения показателей роста и продуктивности, чем под светодиодными светильниками W и B, но также значимо уступали таковым под лампами ДНаТ. Судя по изменению процентного содержания сухого вещества, в корнях растений под светодиодными источниками оно преимущественно несколько ниже, а в листьях – выше, чем под лампами ДНаТ-400. С учетом более низких показателей роста и продуктивности выявленные закономерности позволяют предположить, что растения в менее благоприятных условиях световой среды под тестируемыми светодиодными светильниками пытаются адаптироваться к ним посредством синтеза и накопления в листьях различных соединений защитного плана, как это отмечается в литературе для растений, выращиваемых под источниками света с высокой интенсивностью излучения в сине-фиолетовой области спектра [30].

Данные оценки биохимического состава растений свидетельствуют о более низком содержании витамина С, сахаров в листьях салата, выращенного под светодиодными светильниками по сравнению салатом, выращенным под лампами ДНаТ-400 (табл. 3). При этом в листьях, за исключением варианта с промышленными светильниками белого света, отмечается более высокое содержание нитратов, даже превышающее значения ПДК или близкое к ее граничным значениям в остальных вариантах с светодиодными светильниками. Следует отметить также несколько более высокое содержание макроэлементов – общего азота, фосфора, калия – в надземной части салата при падении показателей роста и продуктивности под светодиодными светильниками, по сравнению с растениями под лампами ДНаТ-400.

Выявленные различия в показателях роста, развития, продуктивности и в биохимическом составе растений салата, сформированных под лампами ДНаТ-400 и под светодиодными светильниками с различным спектральным составом, обусловлены особенностями его влияния на процессы поглощения и усвоения света листьями растений. В ходе вегетационного периода салатов, освещаемых различным спектром излучения, на 21-й и 31-й дни развития, были сняты спектры поглощения света центральной частью и верхушкой листовой поверхности (табл. 1). Рас-

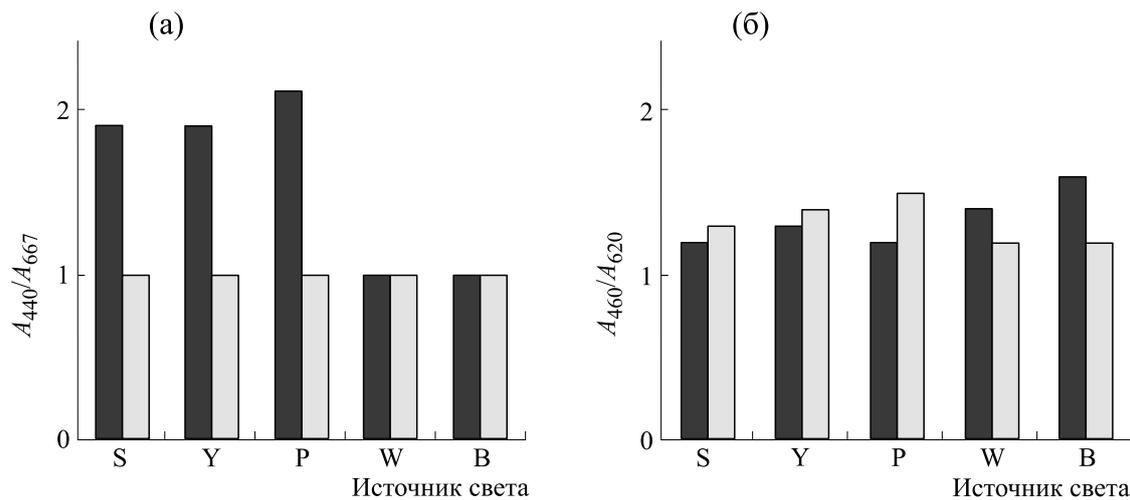


Рис. 3. Отношения коэффициентов максимального поглощения, соответствующих разным длинам волн — A_{440}/A_{667} (а) и A_{460}/A_{620} (б) для листовой поверхности 21-дневного (темные столбики) и верхушки листа 31-дневного салата (светлые столбики), освещаемого лампой ДНаТ S и светодиодными светильниками с различными спектрами освещения Y, P, W и B.

считано количество поглощенного листьями фотосинтетически активного потока фотонов, растущее с увеличением возраста растения, спектр поглощения условно разделен на синий (400–500 нм), зеленый (500–600 нм) и красный (600–700 нм) диапазоны, для которых также рассчитан процент поглощенного светового потока на разных стадиях развития.

Измеренные значения суммарного поглощения в диапазоне длин волн от 400 до 700 нм варьируют от 42 до 62 %, причем наибольшая доля поглощения приходится на синюю область от 400 до 500 нм и составляет 18–24%, для красной (600–700 нм) области характерны значения от 12 до 22% и в зеленой (500–600 нм) области листья обладают наименьшим поглощением — 9–16%. При освещении лампами ДНаТ, желтым и розовым светом интегральное поглощение света листьями схоже на 21-й и на 31-й день развития в центральной части листьев, но увеличивается в области их верхушки. Этот экспериментальный результат коррелирует с представлением о нарастании биомассы листа — на 31-й день «старая» часть листа поглощает так же, как и раньше (на 21-й день), а новая — верхушка поглощает больше энергии квантов для ускорения развития. Однако такая динамика не наблюдается при освещении белым светом — значения поглощения практически для всех случаев идентичны. Это объясняется замедленным ростом и отставанием в развитии листьев салата в этом варианте облучения. Также заметна разница в соотношении поглощения по областям спектра. На 31-й день верхушка листа почти сравнивает поглощение света в синей и красной областях — разница составляет <3%, при этом поглощение в зеленой части спектра остается пропор-

ционально соотношениям для центральной части 21-дневного и 31-дневного листьев.

Получено различие в форме спектральных кривых для образцов, освещаемых ДНаТ (S), желтым (Y), розовым (P) и двумя вариантами белого (W, B) источниками света. В области 470–640 нм различия в интенсивностях достигают 15%, хотя при этом величины коэффициентов поглощения на основных максимумах длин волн 440 и 667 нм в большинстве случаев совпадают. Также важно отметить разницу между спектрами поглощения 21-дневных и 31-дневных растений: в первом случае на спектрах видно наличие более четко выраженных максимумов на длинах волн 480, 500, 590 и 620 нм.

Наибольшее различие между вариантами выражено в соотношении максимальных интенсивностей поглощения, соответствующих максимумам поглощения хлорофилла *a* (440 нм и 667 нм) и хлорофилла *b* (460 нм и 620 нм). В качестве характеристики, определяющей форму полученных спектральных кривых, мы использовали отношение максимумов коэффициентов поглощения: A_{440}/A_{667} и A_{460}/A_{620} , соответствующие длинам волн 440 нм к 667 нм и 460 нм к 620 нм (рис. 3).

Соотношение поглощения света с длинами волн 440 и 667 нм A_{440}/A_{667} , потенциально связанных с количеством хлорофилла *a*, с увеличением периода развития растения уменьшается и на 31-й день для всех вариантов отношение этих максимумов становится равным единице. Преобладающее на более ранних этапах роста поглощение света синей части спектра для вариантов со светильниками S, Y, P выравнивается с поглощением красного диапазона в конце вегетационного

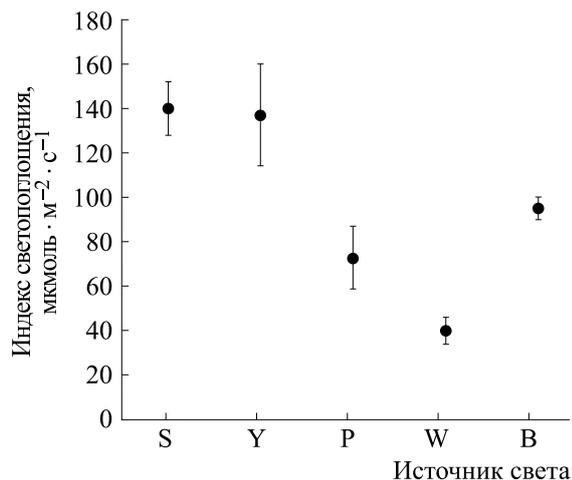


Рис. 4. Индекс светопоглощения — приращение поглощения света на прирост биомассы для салата, освещаемого источниками света с различным спектральным составом: S — лампами ДНаТ-400, Y — светодиодным аналогом ДНаТ, P — аналогом используемых в тепличных комплексах светодиодных светильников, W — светодиодным светильником с белым светом и соотношением максимумов 1:1, B — светодиодным светильником с белым светом и соотношением максимумов 1 : 3.

периода. Различия в соотношении A_{460}/A_{620} , потенциально характеризующих содержание хлорофилла b , менее выражено для всех вариантов, однако заметна тенденция к увеличению его значения с ростом растения для источников света S, Y, P и уменьшение для светильников W, B.

Для того чтобы охарактеризовать, каким образом меняется поглощение с ростом растения, нами был введен индекс светопоглощения (формула (2)), рассчитанные значения которого для тестируемых вариантов приведены на рис. 4. Интересно отметить совпадение значений индекса при освещении салата натриевой лампой и ее светодиодным аналогом. Данные условия были наиболее эффективными и привели к быстрому приросту биомассы и лучшему развитию растения. Из этого можно сделать вывод, что с приростом биомассы листа салата на 1 г в течение 10 суток оптимальным является увеличение количества поглощенной энергии фотонов на ~ 140 мкмоль · м⁻² · с⁻¹.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для понимания механизма поглощения фотонов листьями растений и выявления роли длины волны световой энергии был проведен эксперимент, который заключался в облучении растений салата светом с различным спектральным составом и регистрации поглощенного светового потока. В ходе исследования была выявлено влияние

спектров освещения на спектры поглощения листьев растений в процессе их развития, что позволяет предложить использовать анализ спектра поглощения листа растения как один из вариантов фитомониторинга. Разработанный и использованный в работе метод спектрометрического анализа с помощью системы из двух интегрирующих сфер хорошо применим и достаточно удобен для измерения спектров поглощенной энергии листьями салата в ходе их жизнедеятельности и дает возможность получать информацию о поглощении излучения от источника освещения и связанных с этим фотосинтетических реакциях.

Взятый в качестве референтного спектр освещения дуговой натриевой трубчатой лампы действительно показал лучшие результаты по показателям нетто-продуктивности салата и поглощению света листьями растений. В связи с тем, что для описания эффективности поглощения света листьями на определенной длине волны нет общепринятой количественной характеристики, мы использовали значения, полученные для образцов, освещаемых лампами ДНаТ, как контрольные. Самые приближенные к ним результаты наблюдали при использовании светодиодных светильников Y, разработанных ООО «О2 Световые системы» совместно с Агрофизическим НИИ и ориентированных по своим спектральным свойствам на лампы ДНаТ.

Данные по показателям роста, продуктивности и биохимическому составу салата позволили сделать следующие заключения о влиянии световой среды на растения. Максимальные высота, площадь листьев, продуктивность растений, а также более высокие качественные характеристики растительной продукции были зафиксированы при освещении растений лампами ДНаТ при одинаковых облученности растений и условий микроклимата. Под светодиодными светильниками Y и P высота растений была снижена на 20%, а под светильниками W и B — отличалась почти на 40%. Более сильные отличия заметны в размере площади листьев, где разница между параметрами растений, освещаемых светильниками S и светодиодными источниками W и B, достигает почти 70%. Это говорит о замедленном развитии салата при его облучении белым светом, излучаемым промышленными светильниками W и B. В результате такое снижение показателей роста и развития растений салата под влиянием тестируемых светодиодных источников света закономерно приводит к снижению значений продуктивности на 44–62%. При этом растения под светодиодными светильниками с желтым (Y) и розовым (P) светом имели несколько лучшие значения показателей роста и продуктивности, чем под светодиодными светильниками W и B, но значительно уступали таковым под лампами ДНаТ. Более низкое содержание сухого вещества в кор-

нях и более высокое его накопление в листьях растений, сформированных под тестируемыми светодиодными источниками света У, Р, W и В, при существенно более низкой массе надземной части салата, предположительно свидетельствует об образовании и накоплении в них веществ защитной природы. Образование этих веществ связано с расходом энергии и ресурсов и отрицательным образом отражается на продуктивности и качестве урожая растительной продукции. Косвенным подтверждением этого факта является увеличенное поглощение листьев в области 470–640 нм для растений, освещаемых белым светом. Возможно, это связано с повышенным содержанием пигментов, выполняющих защитные функции и синтезирующихся в стрессовых условиях – каротиноидов с максимумом поглощения в районе 480 нм и антоцианов, поглощающих в области 500–520 нм.

О неоптимальности спектрального состава тестируемых светодиодных светильников по сравнению с лампами ДНаТ свидетельствуют и данные оценки биохимического состава растений, а именно: отмечается снижение содержания витамина С и содержания сахаров в листьях салата (табл. 3). При этом в них, за исключением варианта с промышленными светильниками белого света, отмечается более высокое содержание нитратов, даже превышающее значения ПДК или близкое к ее граничным значениям в остальных вариантах с светодиодными светильниками. Несколько более высокое содержание макроэлементов – общего азота, фосфора, калия – в надземной части салата при падении показателей роста и продуктивности под светодиодными светильниками, по сравнению с таковым под лампами ДНаТ-400, позволяет предположить более низкую интенсивность физиологических процессов фотосинтеза, роста и развития, где данные соединения используются и трансформируются, а также о расходовании пластичных веществ растений салата в процессах его адаптации к неблагоприятным световым условиям среды обитания.

Данные по поглощению света листьями салата в зависимости от спектра их освещения (табл. 1) можно охарактеризовать следующим образом. Поглощение в синей (400–500 нм), зеленой (500–600 нм) и красной (600–700 нм) областях спектра варьирует в пределах 40–49%, 19–25%, 30–39% от интегрального соответственно на 21-й день развития и 37–42%, 22–28%, 35–36% – на 31-й день. Хотя излучение от источников света во всех вариантах в синем диапазоне (400–500 нм) меньше, чем в зеленом и красном, поглощение фотонов энергией 2,5–3,1 эВ листьями выше других и достигает почти половины от суммарного. Для 21-дневного салата отмечено большее поглощение излучения в красной части спектра (на 6–8%) при освещении обоими вариантами белого света.

Через 10 дней разница в поглощении в области 600–700 нм для всех вариантов не превышает 4%. В большинстве случаев действие этого диапазона связывают с морфологическими изменениями и стимуляцией роста растений, однако в проведенных нами экспериментах отмечено отставание в развитии для образцов, потреблявших большее количество «красных» фотонов на ранних этапах. В диапазоне 500–600 нм для верхушки 31-дневного листа салата характерно большее поглощение света в вариантах освещения светодиодными светильниками W и В. Известно, что зеленый свет необходим оптически более плотным листьям, так как обладает высокой проникающей способностью. Благодаря этому излучение данного диапазона достигает нижних ярусов и восполняет находящимся там листьям недостающую для протекания фотосинтеза энергию. Также в образцах салата, облучаемых светодиодными светильниками W и В с белым светом, содержание сухого вещества больше, чем в других образцах, что говорит о более плотной структуре листа. Максимальная доля поглощения в области 400–500 нм свойственна для растений, освещаемых белым светом и показавших наименьшие показатели по продуктивности. На первый взгляд, данный эффект повышенного поглощения в синем диапазоне спектра напрямую не коррелирует с более интенсивным излучением источника света в области 400–500 нм. Большее поглощение листьями растений в этой части спектра, с одной стороны, может быть связано с протеканием гравитропических реакций, а с другой – с работой фотосинтетического аппарата. Высота салата, выращенного под лампой S, светильниками У и Р достигает 20 см, тогда как для образцов, освещаемых светильниками W и В и поглощающих меньшее количество света в диапазоне 400–500 нм от интегрального, высота составляет 10–13 см.

Рассмотрим классическое представление организации светособирающего комплекса пигментов как антенны, представив упрощенную модель антенного комплекса и условно разделив входящие в нее пигменты на поглощающие в синей (400–500 нм), зеленой (500–600 нм) и красной (600–700 нм) областях спектра (рис. 5). Для возбуждения реакционных центров P_{680} и P_{700} , осуществляющих превращение энергии света в химическую, необходимо поглощение фотонов с энергиями 1.82 и 1.77 эВ. При поглощении светособирающими пигментами квантов больших энергий (например, в синем диапазоне 2.48–3.09 эВ) электроны переходят на орбитали с более высоким энергетическим уровнем, и перенос энергии на нижние уровни (первый синглетный уровень реакционного центра и переход в основное состояние) возможен только с потерей энер-

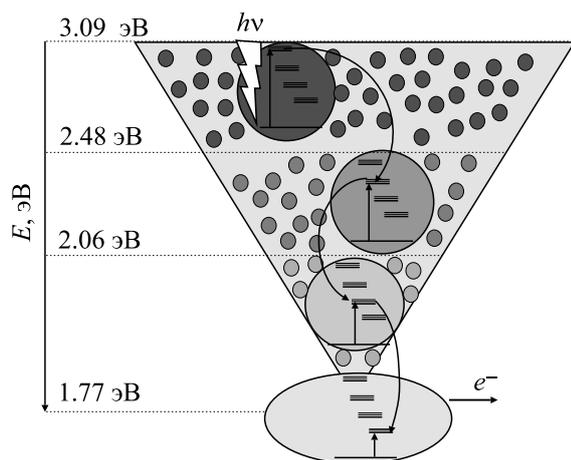


Рис. 5. Схема передвижения и превращения энергии по антенному комплексу от светособирающих пигментов к реакционному центру с переходами между возбужденными состояниями пигментов после поглощения синего, зеленого и красного света.

гией — выделением в виде света или тепла. Перенос энергии от одной молекулы пигмента к другой или к реакционному центру осуществляется с большой скоростью ($\sim 10^{-10} - 10^{-12}$ с), но только между близлежащими молекулами. Несомненно, такая организация значительно увеличивает эффективность усвоения света за счет обеспечения пигмент-белковыми комплексами захвата фотонов разных длин волн и транспорта энергии возбуждения в реакционные центры. Однако, во-первых, «лишняя» энергия, испускаемая в виде флуоресценции или теплоты, не используется на фотосинтез. Во-вторых, в соответствии с полученными экспериментальными данными, при избыточном интегральном поглощении (167 и 188 $\mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ для вариантов со светильниками W и B) наблюдается замедленное развитие, что, возможно, связано с тем, что пигменты, возбужденные коротковолновым светом не успевают передавать энергию на пигменты, которые также перешли в возбужденное состояние, но при поглощении фотонов с большей длиной волны. Возникает конкуренция за перенос энергии на фотоактивный пигмент.

Рассчитанный коэффициент A_{440}/A_{667} , определяющий «сглаженность» спектра поглощения — чем он ближе к единице, тем меньше разность между доминирующими максимумами, подтверждает, что преобладание поглощения в синей области приводит к более развитой миграции энергии по фотосинтетической пигментной матрице. Так как с увеличением этого коэффициента растет продуктивность растений, можно предполо-

жить, что поглощение одинакового количества квантов разных энергий ведет к стимуляции и развитию пигментного аппарата, что в свою очередь повышает фотосинтез и скорость развития растений.

Важно отметить, что непотраченная на фотосинтез энергия используется растениями на осуществление других процессов. Об этом свидетельствует различие в поглощении светочувствительными пигментами в растворе от поглощения листьями *in vivo*, наиболее заметное в зеленой области спектра.

На основании проведенных комплексных исследований установлено наибольшее положительное влияние ламп ДНаТ на рост, продуктивность и качество растений салата сорта Тайфун при выращивании его в регулируемых условиях интенсивной светокультуры, что связано с более эффективным поглощением и усвоением света листьями растений по сравнению с наблюдаемым под тестируемыми светодиодными источниками света с различным спектральным составом. Среди последних наиболее близкое к референтному влияние на растение отмечается под светодиодными светильниками — аналогами ДНаТ, наименьшее — под светильниками с белым светом W и B. Светодиодные светильники по степени положительного влияния на растения их спектрального состава света расположились в ряду: аналог ДНаТ \geq аналог тепличных светильников с максимумами излучения на длинах волн 450 и 665 нм $>$ белый светодиодный светильник с соотношением максимумов излучения на длинах волн 450 нм к 600 нм $1 : 3 >$ белый светодиодный светильник с соотношением максимумов излучения на длинах волн 450 нм к 600 нм $1 : 1$.

С приростом биомассы листа салата на 1 г в течение 10 суток оптимальным является увеличение количества поглощенной энергии фотонов на ~ 140 $\mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Такой вывод был сделан исходя из того, что это значение характерно для референтного варианта, взятого за эталон и показавшего наилучшие результаты практически по всем показателям. Такое же значение приращения поглощения было получено для варианта освещения светодиодным светильником Y, ориентированным по спектральным характеристикам в области фотосинтетически активной радиации на ДНаТ. Необходимо отметить, что значение индекса светопоглощения ниже 70 $\mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ соответствует образцам с минимальными результатами по продуктивности и ростовым характеристикам.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что спектр освещения, излучающий ~ 25 мкмоль \cdot м⁻² \cdot с⁻¹ в диапазоне 400–500 нм, ~ 150 мкмоль \cdot м⁻² \cdot с⁻¹ в диапазоне 500–600 нм, ~ 150 мкмоль \cdot м⁻² \cdot с⁻¹ в диапазоне 600–700 нм приводит к высокой продуктивности салата. Схожесть спектральных характеристик освещения в области фотосинтетически активной радиации ламп ДНаТ и светодиодных светильников У, излучающих желтый свет, и практически одинаковой доли фотосинтетически активных фотонов в синей, зеленой и красной областях спектра привела к одинаковому приращению поглощения света (~ 140 мкмоль \cdot м⁻² \cdot с⁻¹) в процессе развития растений. Однако значительное отличие в продуктивности салата ($\sim 50\%$), а также росте, развитии и биохимическом составе свидетельствует о лучшем влиянии ламп ДНаТ на свойства растительной культуры. Возможно, это связано с наличием излучения в ИК-диапазоне, исследование влияния которого является предметом изучения в дальнейших экспериментах.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. S. Kurihara, T. Ishida, M. Suzuki, and A. Maruyama, *Focusing on Modern Food Industry* **3**, 1 (2014).
2. O. Hitoshi, H. Tatsuya, K. Kouji, and N. Yoshifumi, *Environ. Control Biol.* **53** (2), 93 (2015).
3. J. E. Park and K. Nakamura, *Environ. Control Biol.* **53** (2), 89 (2015).
4. N. Yeh and J. P. Chung, *Renewable and Sustainable Energy Reviews* **13** (8), 2175 (2009).
5. Y. Qi-chang, *J. Agricultural Sci. Technol.* **6**, 42 (2008).
6. С. А. Ракутько и А. Е. Пацуков, *Світлотехніка та електроенергетика* **2**, 18 (2013).
7. А. В. Аладов, Е. Д. Васильева, А. Л. Закгейм и др., *Светотехника* **3**, 8 (2010).
8. G. Tamulaitis, P. Duchovskis, Z. Bliznikas, et al., In *Abstr. Book of 4th Int. Conf. on Solid State Lighting* (Int. Soc. for Optics and Photonics, 2004), pp. 165–173.
9. D. T. Nhut, T. Takamura, H. Watanabe, et al., *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* **73**, 43 (2003).
10. О. В. Аверчева, Ю. А. Беркович, А. Н. Ерохин и др., *Физиология растений* **56**, 17 (2002).
11. Anderson Jr, W. Grant, and L. S. Capen, U.S. Patent № 6921182. Washington, DC: U.S. Patent and Trademark Office (2005).
12. А. А. Шахов, В. С. Хазанов и С. А. Станко, *Ботан. журн.* **46** (2), 222 (1961).
13. А. Б. Брандт и С. В. Тагеева, *Оптические параметры растительных организмов* (Наука, М., 1967).
14. И. С. Лискер, в кн. *Физические методы и средства получения информации в агромониторинге* (АФИ, Л., 1987), сс. 3–21.
15. М. В. Архипов, В. Н. Савин, Е. В. Канаш и др., в кн. *Биофизика растений и фитомониторинг* (АФИ, Л., 1990), сс. 186–208.
16. В. С. Лысенко, Т. В. Вардуни, В. Г. Сойер и В. П. Краснов, *Фундаментальные исследования* **1** (4), 112 (2013).
17. G. H. Krause and E. Weis, *Annu. Rev. Plant Biol.* **42** (1), 313 (1991).
18. M. Möttus, A. Novi, and M. Rautiainen, *Appl. Optics* **56** (3), 563 (2017).
19. Е. М. Басарыгина, О. Г. Лицингер и Т. А. Путилова, *АПК России* **24** (5), 1141 (2017).
20. A. Novi, P. Raitio, and M. Rautiainen, *Silva Fenn.* **51**, 1 (2017).
21. Ю. И. Желтов и Г. Г. Панова, Патент РФ на полезную модель №108705, Бюл. Федеральной службы по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам, № 27 (2011).
22. G. G. Panova, I. N. Chernousov, O. R. Udalova, et al., *Reports of the Academy of Agricultural Sciences [Doklady RASHN]* **4**, 17 (2015).
23. В. А. Чесноков, Е. Н. Базырина, Т. М. Бушуева, *Выращивание растений без почвы* (Изд-во ЛГУ, Л., 1960).
24. Т. Э. Кулешова, М. Н. Блащенко, Д. О. Кулешов и Н. Р. Галль, *Научное приборостроение* **26** (3), 35 (2016).
25. Т. Е. Кулешова, I. S. Seregin, S. A. Cheglov, et al., *J. Phys.: Conf. Ser.* **1135**, 012013 (2018).
26. J. W. Pickering, S. A. Prahl, N. Van Wieringen, et al., *Appl. Optics* **32** (4), 399 (1993).
27. В. А. Тутельян и Е. Н. Беляев, СанПиН 2.3.2.1078-01 (2001).
28. А. И. Ермаков, В. В. Арасимович и Н. П. Ярош, *Методы биохимического исследования растений* (Агропромиздат (Ленинградское отд-ние), Л., 1987).
29. И. М. Скурихина и В. А. Тутельяна, *Руководство по методам анализа качества и безопасности пищевых продуктов* (Брандес – Медицина, М., 1998).
30. Е. В. Вязов и Н. В. Шалыго, Докл. Нац. Академии наук Беларуси **59** (2), 87 (2015).

The Influence of Spectral Properties of Lighting Environments on Light Absorption by Lettuce Leaves and Net Photosynthesis of Lettuce

T.E. Kuleshova*, I.N. Chernousov**, O.R. Udalova**, L.M. Anikina**, Yu.V. Khomyakov**,
A.V. Aleksandrov**, I.S. Seredin***, S.V. Feofanov***, S.A. Shcheglov****,
N.R. Gall*, and G.G. Panova**

**Ioffe Physical-Technical Institute, Polytekhnicheskaya ul. 26, St. Petersburg, 194021 Russia*

***Agrophysical Research Institute, Grazhdanskiy prosp. 14, St. Petersburg, 195220 Russia*

****LLC "O2 Lighting Systems", ul. Novoroshchinskaya 4, St. Petersburg, 196084 Russia*

*****Saint Petersburg National Research University of Information Technologies, Mechanics and Optics, Kronverkskiy prosp. 49, St. Petersburg, 197101 Russia*

In the current study, we investigated the effect of light with different spectral composition on lettuce leaf light absorption and found optimal light conditions to enhance the yield and quality of plant species grown under artificial light. "Typhoon" lettuce exposed to five different light intensities was grown by the method of small-volume panoponics in an automated greenhouse. The method developed by researchers of this study was employed to estimate in vivo light absorption in lettuce leaves. The use of this method does not cause an injury to the plant. Based on data obtained, we conclude that spectral properties of lighting environments can influence leaf optical traits reflecting the physiological status of plants. When the plant productivity was maximum, the biomass of lettuce increased by 1 g for 10 days with the percentage photon of light absorbed up to $\sim 140 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, the plant had worse growth characteristics under light intensity of below $70 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Because light spectral characteristics of high-pressure sodium arc lamp and LED producing yellow light were similar in the range of photosynthetic active radiation and photosynthetic active photon flux density was almost equal in the blue, green, and red spectral regions, plants had similar light absorption during the growth cycle. At the same time, there is significant increase in yield of lettuce ($\sim 50\%$), as well as better plant growth, development and biochemical composition under HPS lamps. Differences observed under different artificial light showed that HPS lamp produced a light spectrum which was more suitable for photosynthesis. The data obtained indicate that the lighting spectrum emitting $\sim 25 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ in the range of 400–500 nm, $\sim 150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ in 500–600 nm, $\sim 150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ at 600–700 nm leads to high lettuce productivity.

Keywords: intensive photoculture, lighting spectra, LED, leaf optical properties, light absorption, net photosynthesis