

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Фундаментальной биологии и биотехнологии

Институт

Водных и наземных экосистем

Кафедра

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

подпись

инициалы, фамилия

«_____»

_____ 2017 г

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

06.03.01 – Биология

код- наименование направления

Изучение физиологических особенностей *Tradescantia fluminensis* Vell. в
условиях различного спектрального состава света.

тема работы

Руководитель

подпись, дата

проф. каф. водных и
наземных экосистем, д.б.н
должность, ученая степень

Н.А. Гаевский

инициалы, фамилия

Выпускник

подпись, дата

И.А. Галант

инициалы, фамилия

Красноярск 2017

Содержание

Оглавление

Введение.....	3
1 Обзор литературы	5
1.1 Светодиоды их применение в растениеводстве.....	5
1.1.1 Классификация светодиодов.....	5
1.1.2 Применение светодиодных ламп при выращивании комнатных растений	6
1.1.3 Перспективы использования светодиодных облучателей.....	7
1.2 Фотосинтетически активная радиация (ФАР)	9
1.2.1 Влияние количества света на фотосинтетический аппарат растений .	15
1.2.2 Влияние света на рост и развитие растений.....	17
1.2.3 Фоторецепторы растений.....	17
1.3 Пестролистность	22
1.3.1 Получение пестролистных форм.....	22
1.3.2 Типы пестролистности	22
1.4 Химеризм у растений.....	27
1.4.1 Периклинальные, мериклинальные и секторные химеры	29
2 Объект и методы исследования.....	31
2.1 Объект исследования	31
2.2 Методы исследования.....	34
3 Результаты и обсуждения.....	Ошибка! Закладка не определена.
Заключение	37
Список использованных источников.....	38

Введение

Пестролистные растения являются удобной моделью для изучения процессов закладки и развития вегетативных органов растений. Для листьев пестролистных форм характерно наличие генотипических разнородных тканей различающих способности к фотосинтезу. Пестролистные формы многих растений являются немало важным элементом декора.

Пестролистными или так же «химеры» называют растения, в окраске листьев которых помимо зелёного присутствуют и другие цвета (белый, розовый, кремовый, лимонный и пр.) У многих комнатных растений появление пестролистности явилось следствием вирусной инфекции.

В клетках растения содержатся хлоропласты, в которых заключены некоторые пигменты окраски, основным из которых является хлорофилл - он и делает растительную клетку зелёной. Отсутствие в клетке хлорофилла меняет её окраску, а совокупность таких клеток делает некоторые участки листа отличными по цвету от основного фона. Помимо хлорофилла листья растений содержат оранжево-желтые пигменты ксантофилл и каротин, которые также участвуют в процессе фотосинтеза. Некоторые растения содержат еще сине-красный пигмент антоциан, но он не участвует в синтезе питательных веществ. Желтые и кремовые листья содержат хлорофилл в гораздо меньшей концентрации, чем зеленые. Этого бывает достаточно для жизни растения, при условии, что оно получает много света. Растения со светлыми и золотисто-зелеными листьями растут медленнее, чем их зеленолистные сородичи. Чаще всего пигменты отсутствуют только в части листа, а оставшаяся часть сохраняет зеленую окраску. Такие листья называют пестрыми. Белые или желтые участки располагаются беспорядочно, в виде крапа, или образуют узор, обычно вдоль жилок или по краю листа. При подходящих условиях растение сохраняет пестролистность всю свою жизнь. Исключение составляют растения, у которых пестролистность развивается от

недостатка питательных веществ и исчезает вскоре после восполнения их запасов [1].

Таким образом, пестролистность обусловлена, отсутствием или недостатком хлорофилла в группе растительных клеток., а так же присутствием других пигментов: жёлтую окраску определяет каротин, красную - ксантофилл, розовую - антоциан. Белый цвет свидетельствует об отсутствии красящего пигмента.

Цель: Изучить влияние спектрального состава и интенсивности света на физиологические особенности *Tradescantia fluminensis* Vell.

Задачи:

1. Исследовать действие света различного спектрального состава и интенсивности на рост и морфологические показатели *T. fluminensis*.
2. Исследовать количественные показатели устьиц.
3. Исследовать пигментный состав
4. Исследовать фотосинтетическую активность

Работа выполнена в лаборатории кафедры водных и наземных экосистем СФУ.

1 Обзор литературы

1.1 Светодиоды их применение в растениеводстве

Светоизлучающие диоды (СИД) имеют технические преимущества перед традиционными источниками освещения и представляют перспективные технологии для тепличного выращивания растений.

Светодиод (англ. light-emitting diode, LED) - полупроводниковый прибор, создающий оптическое излучение в видимой области спектра [2]. Светодиод состоит из полупроводникового кристалла на подложке, корпуса с контактными выводами и оптической системы. Свечение возникает при рекомбинации электронов и дырок в области *p-n*-перехода при пропускании электрического тока (из-за перехода электронов с одного энергетического уровня на другой). Светодиоды излучают свет в узком спектре, который определяется полупроводниковым материалом. В продажу в основном поступают светодиоды различных цветов: синий, голубой, зеленый, янтарный, красно-оранжевый, красный и т.д. [3]. Срок службы СИД составляет более 50000 часов.

Появление и развитие светодиодов в растениеводстве позволяет предполагать, что в ближайшие годы светодиоды могут стать одним из основных источников облучения в защищенном грунте. Научно и практически доказано, что для освещения растений можно использовать источники света на основе светодиодов различного цвета свечения.

Современная промышленность выпускает светильники на основе светодиодов синего и красного цвета. Они способны повысить урожайность и качество продукции.

1.1.1 Классификация светодиодов

В корпусе светодиода находится один (однокристалльные светодиоды) или несколько кристаллов (многокристалльные светодиоды, или матрицы).

Современные светодиоды (СИД) можно разделить на несколько групп по потребляемой мощности и рабочему диапазону токов: индикаторные, сверхяркие и мощные.

В растениеводстве применяются мощные СИД. Мощные СИД имеют самые большие размеры кристаллов и наибольшие значения световой отдачи (более 50 лм/Вт для белого цвета). Основным применением мощных светодиодов является различное осветительное оборудование. Отдельно стоит остановиться на светодиодных модулях.

СИД -модули представляют собой сборку из многих кристаллов, соединенных в последовательно-параллельные цепочки на одной плате. Выпускаются в виде плат с контактами для пайки и отверстиями для крепления. В последнее время светодиоды стали классифицировать и по применению. Светодиоды должны удовлетворять определенным требованиям к световому потоку и цветовой температуре [4].

1.1.2 Применение светодиодных ламп при выращивании комнатных растений

При выращивании комнатных растений зачастую требуется сочетания естественного света с искусственным в качестве досветки. Существует множество ламп искусственного досвечивания, правда, не все они могут быть полезными для комнатных цветов. К примеру, люминесцентные лампы не рекомендуется использовать в качестве подсветки для домашней растительности. Спектр таких устройств не может обеспечить необходимое освещение цветам.

Независимо от того, какой тип подсветки выбран, грамотная организация искусственного досвечивания осуществляется с учетом оптической длины волн.

Оптимальное светодиодное освещение для растений бывает двух видов:

Подсветки с синим спектром в диапазоне от 430 до 455 нм. Данные приборы используют в период активного роста и развития растений. УФ-лучи способствуют синтезу ингибиторов роста, которые непосредственно влияют на укрепление, полноценное формирование и увеличение плотности растений.

Подсветки с красным спектром - 600 нм. Эта светодиодная лампа для растений используется на этапе формирования цветочных бутонов на протяжении всего периода цветения. Красно-оранжевый свет стимулирует активное развитие и созревание плодов, наращивание зеленой массы и корневой системы.

В синем спектре другие диапазоны не пригодны в качестве дополнительного освещения домашних цветов. Соотношение синего и красного спектра для каждого растения на определенном этапе роста и развития будет разным. Поэтому, выбирая светодиодные светильники для растений, необходимо досконально ознакомиться с требованиями комнатных растений к освещению, а также, с характеристиками досвечивающих приборов. При выборе такого освещения не стоит забывать и о площади помещения, в котором произрастают комнатные цветы [5].

1.1.3 Перспективы использования светодиодных облучателей

Широкую популярность в последние годы получили новые светоизлучающие диоды (СИД) - узкополосные источники облучения, выполненные на основе полупроводниковых кристаллов. СИД создают уникальные возможности для развития светокультуры растений, в том числе для разработки методов тонкой регуляции физиологических процессов в растениях [6]. Всесторонняя физиологическая оценка воздействия СИД на рост и развитие растений представляет фундаментальный вопрос физиологии в области светокультуры растений [7].

Для источника света, используемого в таком энергоемком процессе, как дополнительное освещение растений, необходимо иметь, возможно,

более высокий КПД в области ФАР. Для современных натриевых ламп высокого давления он составляет 32–33%, для СИД находится пока на уровне 25 - 30 % и выше [8, 9].

СИД не превышают по размерам обычные пальчиковые лампы накаливания, поэтому блоки этих ламп весьма компактны. Образованная таким набором светящаяся поверхность может давать облученность около 100 Вт/м^2 в области ФАР. В настоящее время наиболее распространены светодиодные облучатели, изготовленные на базе галлий-алюминий-арсенида (GaAlAs) и излучающие в красной области спектра. В последние годы появились светодиоды на базе различных галлий-нитридных комплексов (GaN, InGaN, AlGaN), дающие излучение в синей области спектра. Так же разработаны лампы излучающие в зеленой, желтой и оранжевой областях спектра. Однако все они дают менее интенсивный поток излучения, чем светодиоды, излучающие в красной области спектра. Это объясняется несовершенством полупроводниковых материалов [10].

Таким образом, важной особенностью светодиодов является их способность излучать кванты практически в любой части видимого спектра. Применение люминофоров позволяет ещё более разнообразить набор спектральных характеристик излучения от светильников на базе СИД. Это делает перспективным применение светодиодных светильников для выращивания растений в интенсивной светокультуре при условии научного обоснования выбора оптимальных цветовых комбинаций для конкретных видов и сортов растений [11].

Кроме того, такие источники освещения решают вопрос генерации света большой яркости с очень малым потреблением энергии на его производство, что позволит существенным образом уменьшить затраты на энергопотребление. Таким образом, использование светодиодов - одна из инновационных ресурсосберегающих технологий в растениеводстве. Внедрение данной технологии - это актуальная необходимость нашего

времени, как в регионах с малым количеством солнечных дней, так и в регионах с повышенным радиационным фоном.

Следует отметить основные достоинства и недостатки светодиодных облучателей применительно к специфике тепличного хозяйства. К достоинствам СИД относятся:

- высокая световая отдача (более 100 лм/Вт для белых СД);
- высокий срок службы (до 30 тыс. час.);
- узкая область спектра в диапазоне ФАР;
- высокий КПД и коэффициент использования светового потока облучателей на основе СИД;
- возможность размещения облучателей с СИД непосредственно над растением или непосредственно в ценозе;
- безопасность и экологичность для человека и окружающей среды [12].

1.2 Фотосинтетически активная радиация (ФАР)

Свет является источником энергии для фотосинтеза. Пигменты фотосинтетического аппарата, функциональные комплексы мембран хлоропластов осуществляют поглощение и первичную трансформацию энергии квантов в форму АТФ и НАДФН - продуктов, используемых в углеродных циклах для синтеза органических веществ из углерода углекислого газа. Вместе с тем количество и качество получаемой растением лучистой энергии определяет саму структуру фотосинтетического аппарата, а также оказывает регуляторное воздействие на его функциональную активность. При изучении действия оптического излучения на растения всегда необходимо учитывать, что в физиологических процессах участвуют только та часть излучения, которая поглощается растительными тканями [13].

Выращенные методом светокультуры растения, используя лучистую энергию искусственных источников освещения, не создают новых запасов энергии на земле, как это происходит в процессе фотосинтеза при естественном облучении, а лишь трансформируют лучистую энергию облучателей в химическую энергию растений. Полнота поглощения лучистой энергии растениями зависит главным образом от спектрального состава излучения и оптических свойств листьев, которые определяются в основном толщиной листовой пластинки и концентрацией пигментов [14].

Оптимизация спектрального состава света для фотосинтеза в значительной степени сказывается на ходе продукционного процесса. Поэтому исследования спектральной эффективности фотосинтеза - один из путей решения проблемы оптимизации световых условий для протекания продукционного процесса. Такие исследования проводятся на различных уровнях организации фотосинтетического аппарата [15].

Ключевым моментом взаимодействия растения со световым потоком является процесс поглощения последнего. Только поглощённая энергия способна запасаться в растении в виде химических связей, что и определяет формирование урожая. Эффективность утилизации лучистой энергии сильно зависит от оптических свойств растительного организма [16]. Основными фитоэлементами, поглощающими лучистую энергию, являются листья. В меньшей степени лучистую энергию способны поглощать, а тем более утилизировать, стебли растений, а в ряде случаев - хозяйственно-полезные органы: плоды, колосья, ягоды и т. д. [17].

Основными пигментами высших растений, обеспечивающими поглощение лучистой энергии и её использование на построение биомассы, являются зелёные пигменты - хлорофиллы а и b. Менее эффективную роль в поглощении и преобразовании энергии на фотосинтез играют жёлтые пигменты - каротиноиды. Содержание хлорофилла говорит о фотосинтетическом потенциале сорта; содержание каротиноидов свидетельствует в первую очередь о потенциале устойчивости листьев к

фотострессу, т. е. о возможности нейтрализовать атомы активного кислорода, образующегося при избытке солнечной энергии, поступающей в клетки листа. Помимо этого, высокое содержание каротиноидов в клетках листа указывает на устойчивость растений к стрессорам, например, к весенним повреждающим факторам[18].

Скорость прироста хлорофилла колеблется в зависимости от сортовых особенностей растений, и так же как продуктивность фотосинтеза генетически обусловлена [19]. Хлорофиллы поглощают в основном в синей (400 -500 нм) и красной (600 -700 нм) областях спектра, каротиноиды преимущественно в синей области спектра (рис. 1) [16]. На рисунке 1 спектры поглощения пигментов представлены в «чистом» виде, после выделения из зелёных листьев. В нативном состоянии, то есть при естественной агрегации внутри листа, эти пигменты играют основную роль в селективном поглощении света листовой пластинкой. Сейчас накоплены многочисленные данные по спектрам поглощения света листьями различных растений. Обобщение этих данных позволяет говорить о спектральной кривой поглощения «среднего» зелёного листа.

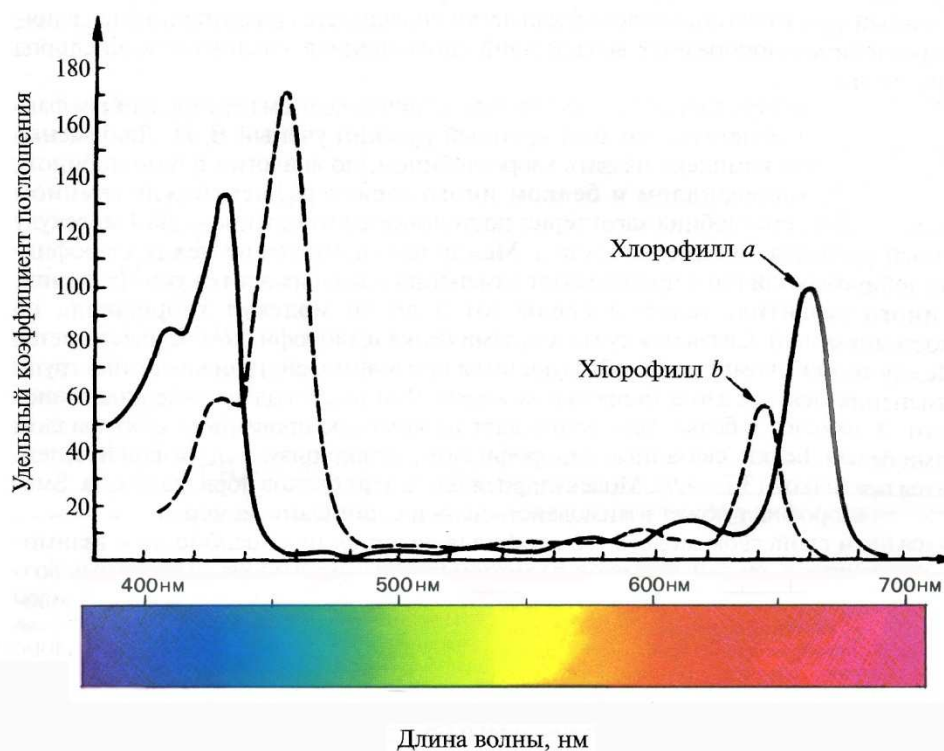


Рис.1. Спектры поглощения хлорофиллов, а и b [17].

В УФ области спектра (300-400 нм) поглощение лучистой энергии очень высоко и достигает 90-99 %. Оно обусловлено тем, что основные клеточные структуры: протоплазма и клеточная оболочка - сильно поглощают в этой области спектра. Именно поэтому поглощение ультрафиолетовых лучей практически одинаково для листьев различных видов растений. В области ФАР поглощение света весьма велико и имеет два чётких максимума - в синей (400 -500 нм) и красной (600 -700 нм) областях. Эти максимумы обусловлены, в первую очередь, содержанием в листьях хлорофиллов а и b. «Размытость» максимумов поглощения у зелёного листа в сравнении с максимумами поглощения выделенных в чистом виде хлорофиллов (рис.1) связана с сильным рассеянием света в толще листа. В среднем в синей и красной областях спектра поглощается около 80-90 % падающего излучения[16].

Это послужило причиной того, что при выращивании растений в условиях светокультуры использовались источники освещения, в которых либо вообще не содержалось зелёных лучей, либо их содержание сводилось к

минимуму. Позже эта точка зрения подверглась коррекции. Зелёные лучи, обладая высокой проникающей способностью, обеспечивают световой энергией листья более низко расположенных ярусов, куда синие и красные лучи почти не проникают. Поэтому поглощающая способность листа не только в синей и красной, но и в зелёной области спектра несёт определённую функциональную нагрузку и имеет свой биологический смысл [20].

Возникающие пики поглощения связаны с поглощением водой, содержание которой в листьях может достигать 90%, а иногда и выше. Начиная примерно с 2000 нм, поглощение радиации становится практически неселективным и достигает 96 -98 % от падающего. Таким образом, фактически все рассмотренные спектральные диапазоны оптического излучения хорошо поглощаются листьями растений. Однако возможное использование поглощённой энергии на различные процессы жизнедеятельности растений крайне неравноценно и определяется конкретным спектральным диапазоном. [16] . Так, в УФ области спектра (300-400 нм) поглощённая энергия нужна для обеспечения в основном регуляторных процессов, поэтому она требуется в небольших количествах. И содержание лучей коротковолновой части УФ диапазона в солнечном излучении также незначительно. Биологический же смысл высокой поглощательной способности листа связан, вероятно, с необходимостью более полного улавливания этих небольших количеств энергии [21].

При использовании искусственного облучения растений в условиях светокультуры ситуация резко меняется. Искусственные источники света позволяют создавать высокоинтенсивные потоки лучистой энергии, как в длинноволновой, так и в коротковолновой областях УФ радиации. Поэтому для условий светокультуры существует ограничение - источники света не должны содержать больше нескольких процентов коротковолнового УФ излучения от интегрального лучистого потока [22]. Как отмечалось выше, поглощающая способность листа в видимой области спектра сильно зависит

от содержания хлорофиллов. Очевидно, что светло-зелёные листья будут поглощать меньше световой энергии, чем тёмно-зелёные. Однако существуют пороговые концентрации хлорофиллов в расчёте на единицу поверхности листа, начиная с которых коэффициенты поглощения излучения в видимой области спектра практически не меняются [23].

Для листьев растений, сформировавшихся в условиях светокультуры, коэффициент поглощения белого света (400-700 нм) не зависит от содержания хлорофиллов, начиная с концентрации 3-3,5 мг/дм², а для синих и красных лучей - начиная с 2,5-3 мг/дм². По данным И. А. Шульгина для зелёных лучей пороговая концентрация хлорофиллов составляет 3 - 3,5 мг/дм². Им же показано, что для относительно слабо поглощаемых зелёных лучей коэффициент поглощения не зависит от толщины листа, начиная с толщины 120 - 180 мкм. Следует полагать, что для сильно поглощаемых синих и красных лучей такие пороговые значения толщины листьев ещё меньше. Важно, что большинство видов растений имеют толщину листьев, превышающую эти пороговые значения [16].

Ещё одним важным показателем является оводнённость листьев. Доказано, что увеличение содержания воды в листьях более 70 % способствует уменьшению их поглощательной способности, так как структура листа становится более рыхлой, а «проскок» квантов света без взаимодействия со структурой листа - более вероятным. Таким образом, достижение рассмотренных предельных значений концентрации хлорофиллов, толщины листьев и содержания в них воды ограничивают поглощение света средним листом в области ФАР величиной 80 -85 % [24].

Установлено, что у растений листья в пространстве располагаются так, чтобы при дефиците света максимально поглощать падающую энергию, а при избытке уменьшать световое поглощение. Это наглядно видно у растений в ценозах[25]. Например, у ценозов пшеницы верхние листья, получающие много света, имеют ориентацию, близкую к вертикальной, а листья средних и нижних ярусов, получающие меньшее количество световой

энергии, имеют более горизонтальную ориентацию. В условиях искусственного облучения растений, когда источники света расположены, как правило, неподвижно относительно растений, правильный выбор углов падения световых лучей на ценоз может оказать большое влияние на рациональное использование света растениями [26].

1.2.1 Влияние количества света на фотосинтетический аппарат растений

Помимо спектра излучения ФАР, падающего на растение, немалое значение имеет и интенсивность этого излучения, т.е. количество квантов ФАР, достигающих растений. Воздействие интенсивности потока квантов на фотосинтезирующие растения изучено гораздо шире, чем действие его спектрального состава. В благоприятных условиях минерального питания и освещения у растений формируется листовая поверхность, а также активизируется фотосинтетическая деятельность, способные полностью обеспечить ростовые и репродуктивные процессы, закодированные в геноме. В неблагоприятных световых условиях у растений в процессе эволюции выработались компенсаторные механизмы, восполняющие недостаток одного параметра другим [27]. Так, при низких интенсивностях света невысокий фотосинтез частично компенсируется усиленным ростом площади листьев, в то время как при высоких интенсивностях света меньшая листовая поверхность может компенсироваться повышенной скоростью ассимиляции CO₂. В итоге относительно улучшается количественный баланс поглощенной энергии как у теневых, так и у световых растений. Н.Н. Протасова отмечает, что длительное выращивание растений при высоких или низких интенсивностях света обеспечивает развитие компенсаторных механизмов, носящих адаптивный характер. Так, высокие интенсивности ФАР вызывают резкое торможение роста осевых органов, при этом включаются специфические ингибиторные механизмы, проявление которых на слабых интенсивностях не наблюдалось.

Свет высоких (насыщающих) интенсивностей вызывает снижение содержания в растениях фитогормонов и накопление флавоноидных соединений и природных ингибиторов роста [28]. При этом меняется скорость роста и продуктивность растений. При оптимальных интенсивностях света соотношение ингибиторов роста и 19 фитогормонов хорошо сбалансировано - происходит оптимальная саморегуляция ростовых процессов. При длительном выращивании растений при различных интенсивностях света вплоть до насыщающих, равных максимальным солнечным -500 Вт/м² ФАР, при 16-ч фотопериоде по мере возрастания интенсивности света увеличиваются скорость фотосинтеза и размер листовой поверхности. Однако при интенсивностях, превышающих 250 Вт/м² ФАР, тормозится рост площади листьев и подавляется рост стебля [29].

Для удобства оценки и стандартизации получаемых результатов для условий светокультуры на основании экспериментальных данных можно дать следующие определения трем основным диапазонам применяемых интенсивностей ФАР. 1. Низкая интенсивность ФАР (минимально допустимая) - диапазон интенсивностей, при котором рост вегетативных органов происходит, но не образуются полноценные генеративные органы. При этом фотосинтез имеет низкие показатели. Для светолюбивых растений это интенсивности в диапазоне 15-30 Вт/м². 2. Оптимальная интенсивность ФАР - диапазон интенсивностей, при котором наблюдается максимальное накопление биомассы в единицу времени. При этом она составляет 50-70%. Фотосинтез и рост хорошо сбалансированы. Для светолюбивых растений это диапазон ФАР 150-220 Вт/м². 3. Насыщающая интенсивность ФАР - максимальная интенсивность света, при которой достигается выход фотосинтеза на плато светового насыщения, т. е. максимальный фотосинтез. При этом, наблюдается торможение роста стебля и других осевых органов - растения приобретают низкорослую форму. Кх высокий, но общей биомассы накапливается меньше, чем при оптимальной интенсивности, так как рост заторможен (400 Вт/м² и более)[29].

Таким образом, интенсивность света, а также совокупность технико - экономических показателей источников являются важнейшими факторами, определяющими скорость, качество процессов фотосинтеза, роста и продуктивности растений [30].

1.2.2 Влияние света на рост и развитие растений

Исходя из теории фотосинтетической продуктивности [31] рост, накопление биомассы и общая продуктивность растений определяется функциональной активностью (ФСА). Поэтому спектральный состав и интенсивность света, оказывая влияние на структурно - функциональное состояние ФСА, могут влиять на продукционный процесс растений. Вместе с тем влияние количества и качества света на рост, развитие и морфогенез растений может осуществляться через фоторецепторные системы, участвующие в регуляции морфогенетических программ в растении. Кроме того, сам фотосинтетический аппарат, реагируя на спектральные составляющие света и его интенсивность, является важным участником процессов восприятия внешнего светового сигнала и его трансформации в растении[32].

Таким образом, свет несет важную информацию, используемую растениями для регуляции роста и развития, что свидетельствует о его сигнальной роли [33].

1.2.3 Фоторецепторы растений

Процессы фоторегуляции жизнедеятельности растений, контролируются излучением в ближней ультрафиолетовой, синей и красной областях спектра[34]. Присутствие в лучистом потоке небольшого количества этих лучей, часто способно инициировать или изменить ход важных физиологических процессов в растении, вызвать начало цветения или, наоборот, опадание соцветий (от чего существенно зависит величина будущего урожая), усилить или затормозить ростовые процессы и т. д.

Процесс фоторегуляции у растений запускается фоторецепторами. К настоящему времени у растений открыт ряд фоторецепторов. Фитохром является рецептором красного и дальнего красного света, криптохром и фототропин - рецепторами синего света и ультрафиолета А [35].

Фитохром. Фитохром, состоящий из двух частей (хромофора, поглощающего свет, и белковой основы), может находиться в активном и неактивном физиологическом состоянии и, соответственно этому, запускать либо блокировать те или иные физиологические процессы. Установлено, что фитохром регулирует у растений процесс цветения, прорастание семян, направленность различных биосинтезов и т. д. Фитохром в неактивном состоянии имеет максимум поглощения на длине волны $\lambda = 660$ нм, а в активном - при $\lambda = 730$ нм. Эти формы легко переходят друг в друга. Так, при освещении светом с $\lambda = 660$ нм, неактивная форма фитохрома (Φ_{660}) переходит в активную форму с максимумом поглощения $\lambda = 730$ нм (Φ_{730}). А при освещении активной формы фитохрома излучением с $\lambda = 730$ нм наблюдается обратный процесс (рис. 2) [20].

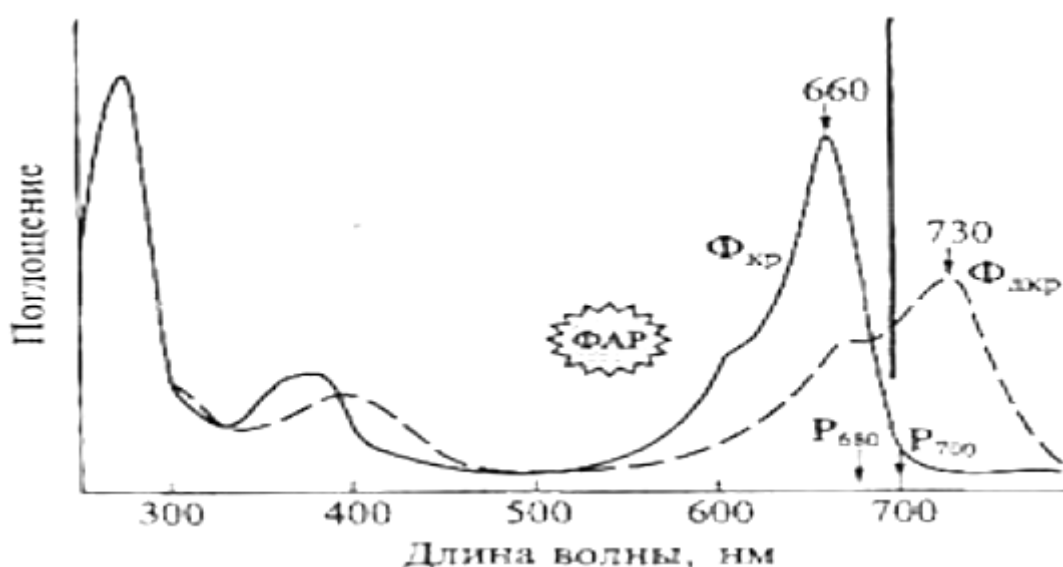


Рис.2. Спектр поглощения активной (Φ_{730}) и неактивной (Φ_{660}) форм фитохрома [36].

Активная и неактивная формы фитохрома несколько отличаются по своим спектральным характеристикам. На рис. 3 приведены спектры поглощения этих форм фитохрома [16]. Видно, что спектры поглощения

сильно перекрываются. Однако есть ряд важных особенностей. Установлено, что при облучении светом с $\lambda = 660$ нм образуется около 75 % Ф730 и 25 % Ф660. Это связано с тем, что неактивная форма фитохрома имеет более интенсивное и более селективное поглощение на $\lambda = 660$ нм, чем форма Ф730, поэтому выход активной формы существенно выше. При облучении светом с длиной волны 730 нм образуется около 2 % Ф730 и 98 % Ф660. Образование незначительного количества Ф730 в этом случае связано с очень низким поглощением лучей на $\lambda = 730$ нм у формы Ф660. Другой важной особенностью фитохрома является наличие у него поглощательной способности не только в красной, но и в сине-фиолетовой области спектра, хотя эффективность поглощения синих лучей ниже, чем красных. Даже в зелёной области (500 - 600 нм), согласно данным рис. 3, имеется некоторое поглощение энергии, а это указывает на то, что в этой области спектра могут проявляться (хотя и предположительно) фитохромные эффекты [37].

Рассмотренные спектральные свойства фитохрома дают основания считать, что фитохромные эффекты фоторегуляции могут происходить при облучении растений в широком диапазоне видимого облучения. Для условий светокультуры - это весьма важный вывод, так как все серийные источники искусственного света, используемые в светокультуре, имеют излучение в широком спектральном диапазоне видимого излучения [38].

Разумеется, при естественном освещении у растений также имеется активная форма фитохрома. Установлено, что в этом случае соотношение Ф660:Ф730 может меняться в зависимости от соотношения различных спектральных областей в потоке излучения источников света [20].

Криптохром. Если бы фитохром был единственным фоторецептом у растений, то тогда все фоторегуляторные реакции в красных лучах усиливались бы в сравнении с синими лучами. Однако ряд физиологических реакций растений усиливается при облучении синим светом в сравнении с красным. Поэтому возникло предположение, что наряду с фитохромом имеется ещё, как минимум, один фоторегуляторный пигмент, который

назван криптохром. Этот рецептор влияет на множество физиологических процессов, таких, например, как движение устьиц, состояние цитоплазмы в клетках и другие процессы [16]. На свету в хромофоре происходит реакция переноса электрона, которая меняет конформацию рецептора и запускает сигнальный каскад [39]. Показано также, что криптохромы способны к автофосфорилированию под действием синего света [40]. Во многих случаях криптохромы работают совместно с фитохромами [41].

Фототропины. Ещё один класс рецепторов синего света. Они представляют собой белок с двумя флавиновыми хромофорами на N-конце и серин-треониновой киназой на C-конце. Они участвуют в формировании фототропического ответа а также в регуляции устьичных движений, движений хлоропластов [42] и модуляции экспрессии генов фотосинтетических белков [43] роста гипокотыля, семядолей и листьев [44]. Ряд физиологических ответов на свет регулируется скоординированным действием нескольких фоторецепторов. Фототропизм и движения хлоропластов контролируются в основном фототропинами, но амплитуда ответа определяется фитохромами и криптохромами [45]. Механизмы совместного действия фоторецепторов ещё до конца не ясны. Показано, что одни и те же гены могут быть активированы разными фоторецепторами, что свидетельствует о наличии общих компонентов в сигнальных путях этих фоторецепторов [46]. Кроме того, в последнее время в ряде работ обсуждается возможность наличия у растений отдельного рецептора зелёного света, не связанного с криптохромной системой [20].

Таким образом, с точки зрения обеспечения в условиях светокультуры всего разнообразия фоторегуляторных реакций, в падающем на растения потоке излучения обязательно должны присутствовать синие и красные лучи. Прямая потребность в зелёных лучах из современных представлений о фоторегуляторных механизмах у растений не вытекает [26].

Однако необходимо помнить, что, помимо обеспечения нормального протекания фоторегуляторных процессов, нужно обеспечить достаточный

уровень светового питания растений, то есть учитывать субстратную роль света. Это накладывает свои особенности на соотношение спектральных потоков излучения ФАР, оптимальное для различных видов растений и условий их выращивания [47].

1.3 Пестролистность

1.3.1 Получение пестролистных форм

История открытия типов пестролистности началась 31 декабря 1956 года, когда миссис Томми Луиз Оуден заказала листья сорта White Pride у Клайда. Листья были получены 7 января 1957 года и укоренены. В марте миссис Оуден заметила, что у одной из полученных побегов очень необычная листва - у каждого листа была бело-кремовая кайма. Миссис Оуден вырастила 9 поколений сорта-мутанта, чтобы окончательно убедиться в его устойчивости.

Однако долгое время, более 10 лет, не удавалось получить ни одного нового пестролистного сорта. Попытки опыления сорта White Pride были не успешными, возникли предположения о стерильности сорта. Селекционер Хэролд Рейнард оказался самым настойчивым: он много раз пытался скрестить Томми Лоу, пока, наконец в 1969 году его усилия не увенчались успехом. Теперь известно, что репродуктивные органы сорта Томми Лоу деформированы из-за влияния гена махровости и преобразования пестика и тычинок в лепестки. Семена, полученные Рейнардом, попали в руки Линдон Лайена, который посеял их и получил новые пестролистные сорта.

Фрэнк и Энн Тинари, хорошо известные селекционеры, вывели зеленолиственный сорт, названный ими Lilian Jarret. Произошла мутация, в результате которой появился новый сорт Lilian Jarret Supreme. Данный сорт тоже подвергся мутационным изменениям, в результате которых проявилась новая разновидность пестролистности, отличающаяся от известных ранее. Ее назвали пестролистностью Лилиан Джеррет. Случилось это 1961 году [48].

1.3.2 Типы пестролистности

Пестролистность (variegation) [франц. mosaïque - мозаика, пестрая смесь; лат. Pigmentum - краска] - мозаичность пигментации, пестролистность.

Нерегулярность окраски (пигментации) частей растений - наиболее известна пестролистность листьев, обусловленная поражением вирусами (вирус табачной мозаики и т.п.); причинами, помимо вирусной инфекции, могут быть пластидные мутации [49].

Пестролистность, неравномерная окраска листьев, образующая своеобразный рисунок. Она может зависеть от анатомических различий (образование воздухоносных полостей под кожицей листа, неравномерное распределение волосков, отсутствие устьиц); Так же от образования в отдельных клетках пигментов - антоцианов, сообщающих красную окраску, или фитомеланинов, придающих черный цвет; от утраты хлорофилловыми зернами красящих веществ, отчего на листе возникают светло-зеленые, желтые или белые участки. Пестролистность может быть присуща виду или разновидности растений. Рисунок носит характер неправильных пятен, колец или имеет др. форму; он может быть сосредоточен вдоль жилок листа, по его краю или распределен по всему листу. Если пестролистность - результат соматической мутации, то пестролистные растения - химеры, у которых разные ткани имеют неодинаковую генетическую природу. Пестролистные растения широко используются как декоративные, а также в генетических исследованиях и при изучении формообразования, особенно если пестролистность основана, на изменении окраски хлорофилловых зерен, что часто зависит от взаимодействия генов ядра с генами хлорофилловых зерен [50].

Растительная клетка состоит из микроскопических гранул (пластид), находящихся в прозрачной жидкой среде - цитоплазме и ядра. Ядро занимает малую часть клетки, однако именно оно с определенным набором хромосом является носителем наследственной информации. Любое изменение на генном уровне - ведет к мутации, иначе говоря, наследственному изменению. Однако часть мутационных признаков может передаваться через цитоплазму. В цитоплазме находятся хлоропласты. В хлоропластах содержатся некоторые пигменты окраски, основным из которых является

хлорофилл, он придает клетке зеленую окраску. Поэтому отсутствие в клетке хлорофилла изменяет ее окраску, а совокупность таких клеток делает отдельные участки листа другими по цвету. Таким образом, пестролистность обусловлена отсутствием в клетке хлорофилла. В растительной клетке помимо хлорофилла присутствуют и другие пигменты: желтую окраску придает каротин, красную - ксантофилл, розовую - антоциан, а белый цвет свидетельствует об отсутствии любого красящего пигмента.

В настоящее время неизвестно, на что больше влияет мутация - на способность вырабатывать хлорофилл или на количество хлоропластов в клетке, которых становится не достаточно, чтобы клетка стала зелеными.

Таким образом, пестролистность - дефект в производстве хлорофилла и распространяется, как продукт деления клетки (цитоплазматическая наследственность). Для передачи этого признака потомству необходимо, опылять только пестролистное растение, т.к. именно женские клетки содержат наибольшее количество цитоплазмы.

Здесь имеет место так называемая цитоплазматическая наследственность. При скрещивании материнское растение обязательно должно быть пестролистным (клетки, вырабатывающие хлорофилл, передаются только по женской линии), а если оба растения пестролистные, то потомство будет точно пестролистным.

Часто можно наблюдать явление, когда лист окрашен пятнами, зеленый цвет не равномерен, лист окрашен в участки светло- и темно- зеленого цветов. Это явление связано с нарушением синтеза красного пигмента в клетках листа и отношения к пестролистности не имеет.

Типы пестролистности:

Пестролистность Томми-лоу (TL) - однажды появившиеся участки пестролистности остаются на листе на всю его жизнь. Окаймляющая локализация пестролистности, связана с тем, что новые клетки активнее всего нарастают на основных жилках, особенно центральной, и по мере взросления листа возвращают себе естественные способности по синтезу

хлорофилла, причем старые клетки не восстанавливают этой способности. Этот тип чувствителен к высоким температурам и большому содержанию азота в почве, передается при скрещивании, но пестролистными должны быть материнское растение или оба родителя. Этот тип пестролистности был получен первым, в базе регистрации американских сортов сенполий, обозначается термином *variegated* (т.е. просто пестролистный). Остальные типы - мозаичный и кроновый - особо отмечаются - терминами *mosaic variegated* и *crown variegated*.

Кроновая пестролистность характеризуется хаотичным расположением цветных участков на поверхности листа, цвета мягко перетекают друг в друга. Наиболее интенсивно окрашены молодые листья, которые с возрастом теряют цветную окраску, становясь полностью зелеными. Основное отличие от других типов - лист появляется пестрым, а потом зеленеет. Очевидно, что на молодых тканях нарушен синтез хлорофилла, каждая клетка листа (старая или молодая) со временем восстанавливает способность синтеза, и лист становится зеленым. Этот тип очень чувствителен к условиям содержания - при повышенных температурах и высоком количестве азота пестролистность легко пропадает. Характерно отсутствие четких границ у цветных вставок, цвета мягко перетекают друг в друга. Наиболее известны сорта *Apache Watercolor* (J.Munk), *Rob's Cool Fruit* (Robinson). В базе AMVL сорта маркируют "crown variegated" или «variegated»

Мозаичная пестролистность - характеризуется наличием крупных цветных участков, образующих произвольный мозаичный рисунок. Они располагаются в центральной части листа, но могут захватывать и всю листовую пластину. Характерно наличие разнообразно окрашенных цветных участков на одном листе. Мозаичная пестролистность устойчива к внешним условиям (слабо подверженный влиянию высоких температур и высокому содержанию азота) и сохраняется на листе всю его жизнь. Такая пестролистность - результат серьезного генетического дефекта или мутации; при скрещивании немногие детки доживают до зрелого возраста, поэтому

такая пестролистность считается либо бесплодной (стерильной), либо очень трудной для использования в селекционной работе.

Спонтанная пестролистность - временный признак, который может появляться на одном листе или на всех сразу и постепенно исчезать по мере отрастания новых листьев. Отличительная черта - четкие границы между белыми и зелеными участками, в основном они делятся центральной жилкой и располагаются по разные ее стороны. Самый неустойчивый тип пестролистности, нежелательный признак выставочных растений. Может наследоваться, но чаще детки равномерно окрашены в зеленый цвет. Есть версия, что эта пестролистность вызвана вирусом, но подтверждения этому нет.

Листовые химеры - появились совсем недавно. По мнению В.Н. Калгина, председателя Сенпольного совета России, это особый вид мозаичной пестролистности, с особо крупными цветными участками, причем с повторяющимся рисунком на каждом листе. Листовые химеры бывают пестролистными и не пестролистными. Существуют листовые химеры с повторяющимся рисунком на листьях из светлых и темных зеленых пятен. Большая вероятность, что это листовая химера, но не пестролистная, т.к. нарушения в синтезе хлорофилла не происходит, а сбой идет только в синтезе красного пигмента, придающего зеленому более темный оттенок. Такие рисунки из пигментированных участков - перспективное направление селекции листьев. Интересно, что листовые химеры, как и все остальные, размножаются пасынками. Скорее всего, они не размножаются цветоносами, о меристеме тоже ничего не известно. Но даже пасынкование не дает 100%-ной гарантии повторения признаков [51].

1.4 Химеризм у растений

Химера (в биологии) - организм, состоящий из наследственно различных клеток или тканей; частный случай мозаицизма. Возникает в результате мутаций, рекомбинаций, нарушений клеточного деления [52]. Химеры могут возникать в природе в результате спонтанных мутаций соматических клеток, в экспериментальных условиях (обработка мутагенами, полиплоидогенами, колхицином, другие воздействия), а также среди растений-регенерантов и в результате прививок. Химеры более распространены у растений, размножаемым вегетативным способом, так как лишь при этом способе химерность сохраняется достаточно долго. При половом размножении возможно наследование химерности, возникающей при нестабильности аллелей. В этом случае наследование признаков не подчиняется менделеевским законам и считается нестабильной мутацией. В природе химеры редки, возникают, как правило, в результате случайной гибридизации и механических повреждений[52].

Современные методы получения химер довольно разнообразны: прививка, воздействие колхицином (получение химер с клеточным набором, содержащим разное количество хромосом), облучение, действие различных химических мутагенов. Учёные на основе изучения тканей всех встречающихся у растений спонтанных и искусственных химер подразделили их на 3 типа. Если одна ткань (старая или новая, мутированная) находится в оболочке, состоящей из другой ткани, такая химера называется периклиальной. Если вновь возникшая ткань может лежать среди старой в форме клиновидно вдвинутого участка, такая химера называется секториальной. Если мутированная ткань содержится лишь в нескольких наружных слоях сектора, то такая химера называется мериклиальной. На (рис.3.) схематично показано расположение мутированной и старой ткани на поперечном разрезе стебля для разных типов химер. В прививочных химерах в качестве другой, отличной от тканей привоя, выступает ткань подвоя.

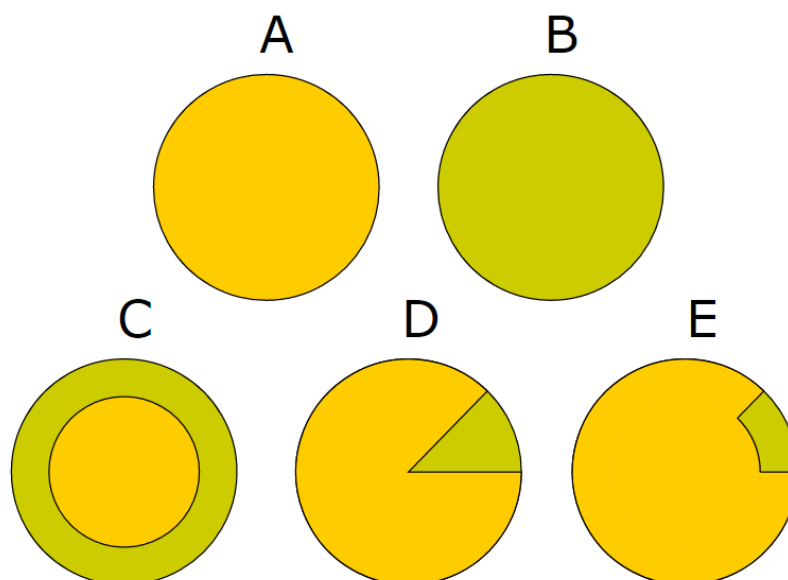


Рис.3. Схема взаимного расположения тканей в прививочных химерах разных типов. А, В - «родительские» растения на поперечном разрезе. С-Е: взаимное расположение тканей на поперечном разрезе в С - периклиальной, D - секториальной, Е - мериклиальной химерах [52].

Прививочные химеры образуются из выросших придаточных почек, появляющихся в месте соединения подвоя и привоя, побегов. Такие прививочные химеры представляют собой смешение ткани подвоя с тканью привоя с формированием целого дерева, а в некоторых случаях даже плодов.

В мериклиальной прививочной химере один или более слоёв сектора клеток подвоя или привоя окружают ткань привоя или подвоя.

В секториальной прививочной химере имеются сегменты ствола, состоящие из ткани привоя и из ткани подвоя, простирающиеся от места соединения по стволу и ветвям к листьям. Листья и плоды, происходящие из почек на линии соприкосновения сегментов подвоя и привоя, могут иметь сегменты ткани подвоя и ткани привоя. Листья и плоды, образовавшиеся из почек, расположенных полностью на сегментах ткани одного подвоя, будут такими же, как и у подвоя, в то время как листья и плоды, образовавшиеся из почек, расположенных полностью на сегментах ткани одного привоя, будут такими же, как у привоя.

У мериклиналильных прививочных химер ткань подвоя или привоя частично окружает ткань привоя или подвоя. В этом случае листья и плоды могут подвергаться таким же воздействиям, как листья и плоды секториальной прививочной химеры, некоторые из листьев и плодов могут иметь сегменты ткани обоих видов [53].

1.4.1 Периклиналильные, мериклиналильные и секторные химеры

Химерные растения могут быть систематизированы на основе размещения и пропорции измененных клеток к неизменным в апикальной меристеме. Периклиналильные химеры - наиболее важный тип, так как они относительно устойчивы и могут быть вегетативно размножены. Мутация дает периклиналильную химеру, если мутировавшая клетка находилась около апикального купола и так, что образующиеся от нее клетки сформировали полный слой из измененного типа. В результате меристема содержит один слой, который генетически отличается от остальной меристемы. Если, например, мутация происходит в L.I, то эпидермальный слой побега, который вырастет после мутации будет нового генетического типа.

Классический пример периклиналильной химеры L.I - ежевика без шипов. Эпидермальный слой у этого типа не производит никаких шипов. Эпидермис без шипов покрывает остальные слои стебля, чей генотип содержит информацию для образования колючек. Что может быть продемонстрировано индукцией побегов от корней. Адвентивные побеги, которые образуются на корневых черенках, нехимерны и поэтому возвращаются к исходному генотипу с шипами.

Мериклиналильные химеры (рис.5.) получают, когда потомки измененной клетки не полностью накрывают апикальный купол. Измененный клеточный слой может поддерживаться только на одной стороне меристемы. В результате химерные побеги или листья развиваются только с одной стороны оси побега, в то время как те, которые дифференцируются на другой стороне меристемы будут нормальными,

нехимерными. Большинство клеток в меристеме мериклиального типа формируют сравнительно небольшую долю клеток, которые можно обнаружить только на маленькой части одного листа. Также как и в случае с периклиальными химерами, мериклиальные химеры ограничиваются одним клеточным слоем. Секторные химеры (рис.4.) получают из мутаций, которые затрагивают целый сектор апикальной меристемы, простирающийся через все клеточные слои вглубь. Этот тип химер непостоянен и может давать нехимерные побеги и листья. И нормальный и химерный типы могут быть получены, в зависимости от места на апексе от которого дифференцируется конкретный лист или побег [54].

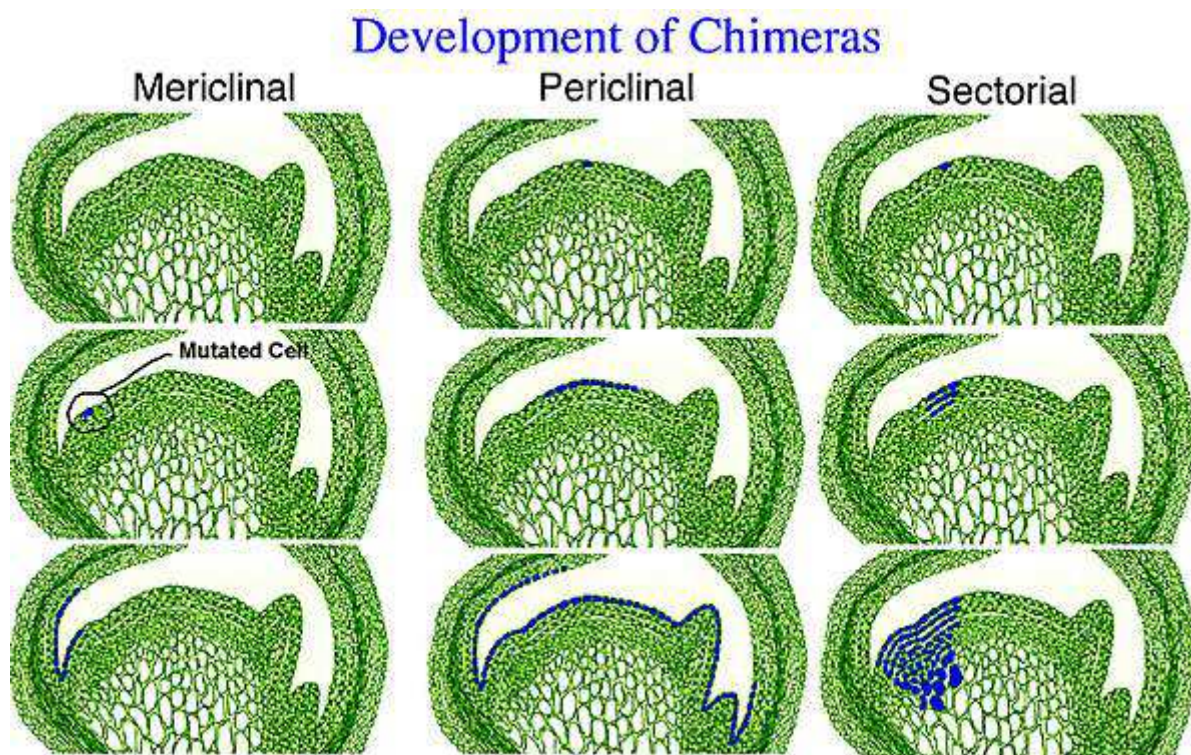


Рис.4. Типы химер: 1 мериклиальные, 2 переклиальные, 3 секторные [54].

Таким образом, пестролистность обусловлена, отсутствием или недостатком хлорофилла в группе растительных клеток., а так же наличием других пигментов. Задача рассмотреть зависимость морфофизиологических параметров от качества и интенсивности светодиодных светильников.

2 Объект и методы исследования.

2.1 Объект исследования

Использовали традесканцию приречную *Tradescantia fluminensis* Vell . Для эксперимента было использовано одно маточное растение, на котором среди пестролистных побегов был побег с зелеными листьями. Таким образом, генотипы пестролистных форм были одинаковыми за исключением мутаций. Маточное растение было разделено на черенки (2-3 листа) и поставлено на укоренение. После образования корней (рис.5.) растения высаживали в горшочки объемом 250 мл, наполненные субстратом (7частей земли, 2,5 песка и 0,5древесной золы.) Растения выращивали в светоизолированных боксах (рис.6.)со светодиодными источниками света и один вариант был поставлен на окно с дневным светом. Выращивали при комнатной температуре, фотопериод составлял 16 часов, при ежедневном поливе.



Рис.5. Черенки традесканции на второй неделе эксперимента.



Рис.6.Естественный свет и боксы с разным спектральным составом. 1 дневной свет; 2 синий СИД; 3-зеленый СИД; 4- белый СИД; 5 – красный СИД. (фото автора)

Спектральные характеристики светодиодных светильников.

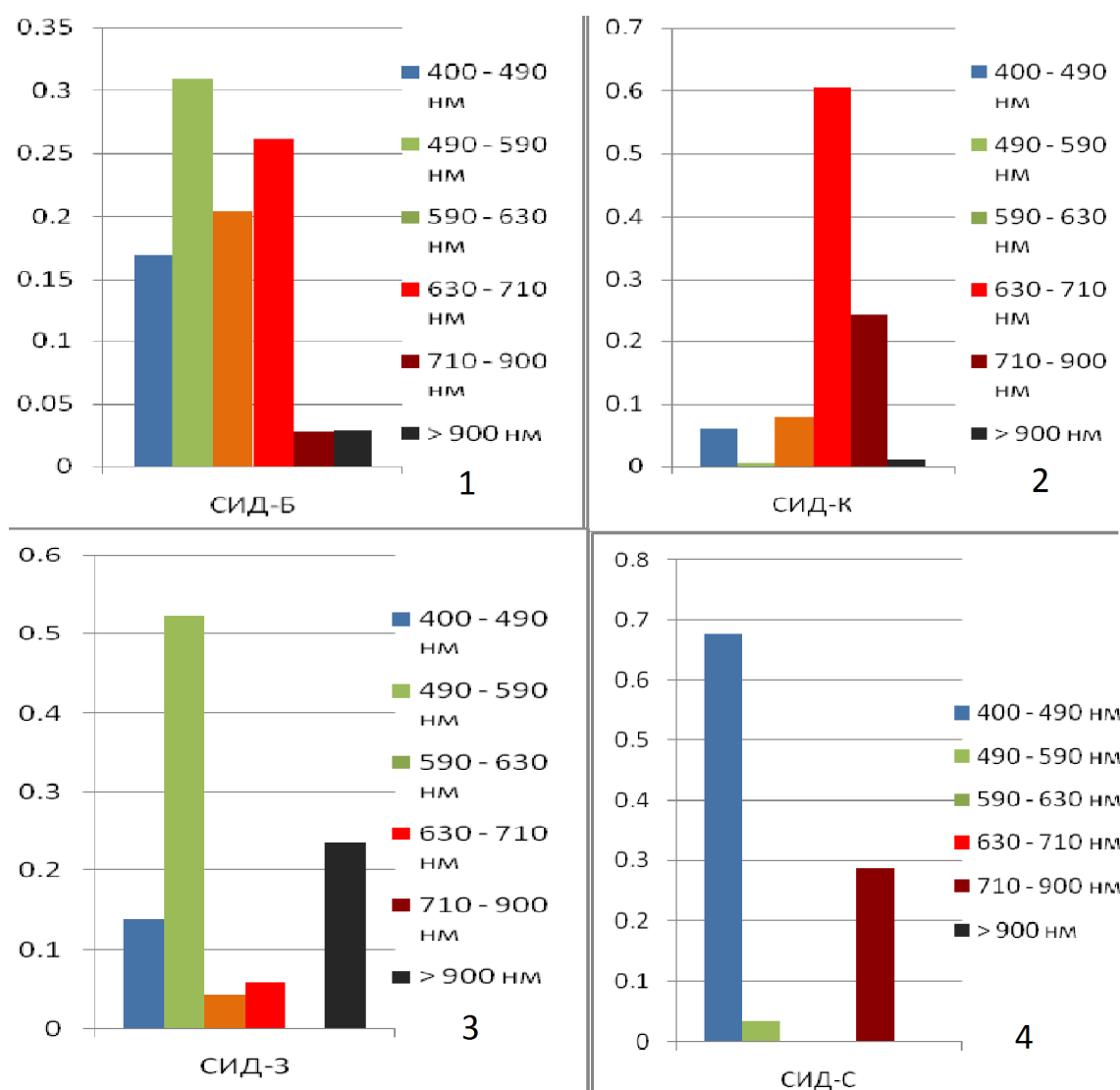


Рис.7. Распределения светового потока в процентах между спектральными диапазонами. 1-СИД белый; 2-СИД красный; 3- СИД зеленый; 4 -СИД синий.

Таблица 1– КПД светодиодных светильников.

	СИД синий	СИД зеленый	СИД красный	СИД белый
Доля ФАР%	59	64	71	91
Интенсивность мкмоль квантов/м ² сек.	78,7	100,6	834,4	742,7

2.2 Методы исследования

Морфология

Проводили измерения размеров листа и расстояние междоузлий на основе цифрового изображения при помощи программы ImageJ. Массу побегов и листьев измеряли с помощью электронных весов с точностью до 0,001 г.

Устьичный аппарат

Устьицы исследовали на верхней и нижней стороне листа. Размеры устьичного аппарата, расчёт количества устьиц на единицу площади листа в мкм^2 , параметры устьиц осуществляли с применения цифрового микроскопа с цифровой камерой Levenhuk.

Содержание антоцианов.

Относительное содержание антоцианов (Ант) определяли спектрофотометрическим методом. Высечки равного диаметра (13 мм) растирали в 1%-ном растворе щавелевой кислоты. Полученный раствор фильтровали через мембранный фильтр. Спектрофотометрическим методом определяли оптическую плотность при длинах волн 530, 657 и 720 нм. Относительное содержание антоцианов рассчитывали по формуле [55]:

$$\text{Ант} = (D_{530} - 0,25 \times D_{657}) \times D_{720},$$

Содержание хлорофиллов а, b и каротиноидов.

Зеленые фрагменты листа массой от 50-100 мг. Помещали в пробирки и заливали 5 мл 96% этилового спирта. Нагревали на водяной бане 60 минут, при температуре 75°C . Массу высечки измеряли, на электронных аналитических весах с точностью до 1 мг. После охлаждения, измеряли оптическую плотность экстракта при длинах волн 470, 649, 665 и 720 нм на приборе SPEKOL 1300.

Концентрацию пигментов (мкг/мл) высчитывали по формулам:

$$\text{Хл а} = 13,7 \times (D_{665} - D_{720}) - 5,76 \times (D_{649} - D_{720})$$

$$\text{Хл b} = 25,8 \times (D_{649} - D_{720}) - 7,6 \times (D_{665} - D_{720})$$

$$\text{Каротиноиды} = ((D_{470} - D_{720}) - (\text{Хл а} \times 0,001666) - (\text{Хл б} \times 0,03315)) / 0,21$$

Фотосинтез.

Фотосинтез оценивали по параметрам световой кривой (рис.8.) на флуориметре Junior Pam (Walz) . Прибор регистрировал: тангенс угла наклона (α); максимальное насыщение (ETR_{max}); оптимальную интенсивность (E_k).

Рис .6. Флуориметре Junior Pam (Walz)

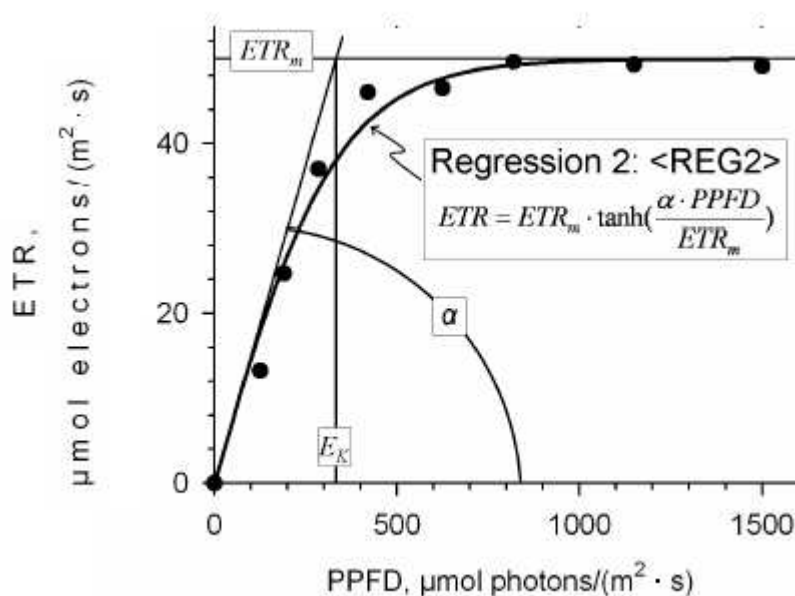


Рис.8. Функциональная модель световой кривой фотосинтеза.

Статистическая обработка данных

Эксперимент проводили в двух биологических повторностях длительностью 4 месяца. В работе представлены средние значения изучаемых параметров и их ошибки. Достоверность различий средних значений определяли на основе Критерия Стьюдента.

Заключение

1. Показана возможность путем изменения количества и качества света управлять морфологическими характеристиками *T. fluminensis*: биомассой, длиной побегов, формой и размерами листа и количеством антоцианов. Относительно слабо варьируют такие признаки как: соотношение зеленых и белых зон у пестролистной формы, размеры и количество устьиц на единицу поверхности. Эти данные могут быть использованы флористами для применения традесканции в озеленении.

2. Ограничения в площади фотосинтетической поверхности у пестролистных форм по сравнению с зелеными растениями частично компенсируется увеличением размеров листа и увеличением скорости фотосинтеза.

3. Отсутствие различий между лишенными хлорофилла и зелеными зонами по содержанию антоцианов, размерами и плотностью устьиц требует продолжения исследования направленных на механизмы регуляции экспрессии генов, связанных с синтезом антоцианов и образованием устьиц.

Список использованных источников

1. Безверхов И.М. Элементы цветоведения и цветовые характеристики декоративных растений. [Электронный ресурс]/ Безверхов И.М// Москва 2009, №7 - Режим доступа: <http://pandia.ru>
2. Светодиод/[электронныйресурс] -Режим доступа: <http://dic.academic.ru>
- 3 Юнович . А.Э Светодиоды и их применение для освещения/. Юнович А.Э под редакцией Ю.Б. Айзенберга.// Москва Знак - 2011. 280 с.
4. Туркин А.Н Полупроводниковые светодиоды./ Туркин А.Н.//Журнал Полупроводниковая светотехника -2011, №5.
5. Вороникин А.А Светодиодные лампы для комнатных растений[Электронный ресурс] / А.А Вороникин //Москва -2005, №43- Режим доступа: <http://letovsadu.ru>
6. Беркович Ю.А., Космические оранжереи: настоящее и будущее/ Беркович Ю.А., Кривобок Н.М., Смолянина С.О., Ерохин А.Н/ Космические оранжереи: настоящее и будущее//. Москва: изд-во «Слово», 2005. - 367 с.
7. Аверчева, О.А. Физиологические эффекты узкополосного красно-синего освещения растений: автореф. дис.канд.биол. наук: 03.01.05 / Аверчева Ольга Владимировна. - М., 2010. - 25 с
8. Прикупец, Л.Б Светодиодные облучатели и перспективы их применения в теплицах / Прикупец, Л.Б /Теплицы России//Воронеж -2010. - № 1. - С. 52-55.
9. Yorio, N.C Improving Spinac, Radish and Lettuce Growth under Red Light-Emitting Diodes (LEDs) with Blue Light Supplementation /. Yorio, N, Goins, G.D., Kagie, H.K., Wheeler, R.M., Sager, J.C. // HortScience. - 2001. - V.36. - P.380-383.
10. Goins, G.D., Photomorphogenesis, Photosynthesis, and Yield of Wheat Plants Grown under Red Light-Emitting Diodes (LEDs) with and without Supplemental Blue Lighting/ Goins, G.D, Yorio, N.C., Sanwo, M.M., Brown, C.S. // J. Exp. Bot. - 1997. - V. 48. - P. 1407-1413.

11. Аверчева, О.А. Физиологические эффекты узкополосного красно-синего освещения растений: автореф. дис.канд.биол. наук: 03.01.05 / Аверчева Ольга Владимировна. - Москва, 2010. - 25 с
12. Cuello, J., , Hybrid Solar and Artificial Lighting(HYSAL): Next - Generation Lighting Strategy for Bioregenerativ Life Support / . Cuello, J., Darren, J., Sadler, Ph., Nakamura, T.// SAE Technical paper. -1999. - № 1. - P. 210.
13. Тихомиров, А.А., Светокультура растений/ Тихомиров, А.А., Шарупич, В.П., Лисовский, Г.М/Биофизические и технологические основы // Уч. пос. - Новосибирск: Изд. СО РАН, 2000. - 213 с.
14. Зайцева, Т.А., Формирование структуры и развитие функциональной активности фотосинтетического аппарата в клетках разных зон роста первичного листа пшеницы под влиянием света различного спектрального состава /Зайцева, Т.А., Луговцева, К.А. // Физиология и биохимия культурных растений. - 1994. - Т. 26. - С. 444-450.
15. Беркович, Ю.А. Космические оранжереи: настоящее и будущее/ Беркович, Ю.А.,Кривобок, Н.М., Смолянина, С.О., Ерохин, А.Н. // Москва: ООО Фирма «Слово» -2005, 367 с
16. Шульгин, И.А. Световой режим в теплицах. / Шульгин, И.А. / Световой режим в теплицах // Гавриш. - 2001. - №5. - С. 27-29
17. Третьяков, Н.Н. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений/ Третьяков, Н.Н., Кошкин, Е.И., Макрушин, И.М. и др /под ред. Н.Н. Третьякова//Москва.: КолосС, 2000. - 640 с.
18. Гудковский, В.А. Окислительный стресс – основная причина снижения продуктивности и устойчивости к вредным организмам плодовых растений / В.А. Гудковский, Н.Я. Каширская, Е.М. Цуканова // Основные итоги и перспективы научных исследований ВНИИС им. И.В. Мичурина// Сб. науч. тр. - Мичуринск, 2001. - Т. 2. - С.3-21.
19. Овсянников А.С. Изучение фотосинтетической активности листового аппарата яблони и вишни в связи с урожаем: дисс. канд. биол. Наук: 03.00.12 / Овсянников Андрей Сергеевич. - Москва, 1967. - 144 с.

20. Головацкая И.Ф. Морфогенез растений и его регуляция. /Головацкая И.Ф./Фоторегуляция морфогенеза Ч. 1// Томск: 2016. — 172 с.
21. Красновский, А.А. Фоторецепторы растительной клетки и пути светового регулирования / А.А. Красновский II Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений // Под ред. А.Л. Курсанова, Н.П. Воскресенской. - Москва.: Наука, 1975. - 5-15 с.
22. Карначук, Р.А. Регуляторная роль света разного спектрального состава в процессах роста и фотосинтетической активности листа растений: автореф. дисс.д-ра биол.наук: 03.00.12 / Карначук Раиса Александровна. - Москва, 1989. - 42 с.
23. Шевелуха, В.С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе / В.С Шевелуха// Москва: Колос, 1992. - 594 с.
24. Дроздова, И.С., Совместное действие фоторегуляторных реакций, вызываемых красным и синим светом, на фотосинтез и морфогенез растений редиса // Дроздова, И.С., Бондарь, В.В., Воскресенская, Н.П./ Физиология растений. //Москва- 1987. - Т.34, вып. 4. - С.786-793.
25. Клешнин, А.Ф. Роль света в жизни растений/ Сер. III, № 29.// - М.: Изд-во «Знание», 1955. - 32 с.
26. Воскресенская, Н.П. Принципы фоторегулирования метаболизма растений и регуляторное действие красного и синего света на фотосинтез / Воскресенская, Н.П/ Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений. //Москва. Наука, 1975. -16- 36 с
27. Куперман, И. А. Физиологические механизмы адаптации и устойчивости растений / И.А. Куперман. // Новосибирск: Наука, 1972. - 5 с.
28. Протасова, Н. Н., Фотосинтез и рост высших растений, их взаимосвязь и корреляции/ Протасова, Н. Н., Кефели, В.И./Физиология фотосинтеза. - Москва.: Наука, 1982. -251 с
29. Протасова, Н.Н. Светокультура как способ выявления потенциальной продуктивности растений / Протасова, Н.Н./ Физиология растений.//Москва1987. - Т.34, вып. 4. - С. 812-822.

30. Говоров, П. П., Источники света для выращивания овощей в условиях закрытого грунта/ Говоров, П. П., Велит, И. А., Щиренко, В. В., Пилипчук, Г. В.. /Учебное пособие «Светотехника и источники света». //Тернополь, 2011. - 79 с.
31. Ничипорович, А.А. Физиология фотосинтеза и продуктивность растений / Физиология фотосинтеза / Под ред. Ничипоровича А. А.// -Москва.: Наука, 1982. - 7-33 с.
32. Terzagi, W.B., Light-Regulated Transcription // Terzagi, W.B., Cashmore, A.R Annu. Rev. Plant Physiol.// Plant Mol. Biol. - 1995. - V. 46. - P. 445-474.
33. Тараканов, И.Г. Фоторегуляция в адаптивных стратегиях овощных растений: дис.докт. биол. наук: 03.00.12 / Тараканов Иван Германович. - М., 2007. - 152 с.
34. Воскресенская, Н.П., Действие синего, красного и зеленого света на содержание белка, нуклеиновых кислот и хлорофилла в молодых растениях ячменя // Воскресенская, Н.П., Нечаева, В.П. /Физиология растений.// - 1967. - Т.32. вып. 14. - С. 299-307.
35. Chen, M., Light Signal Transduction in Higher Plants / Chen, M Chory, J., Fankhauser, C.//Annu. Rev. Gen. - 2004. - №38. - P. 87-117.
36. Алехина, Н. Д. Физиология растений: учеб. для студентов вузов / Н. Д. Алехина, Ю. В. Балнокин, В. Ф. Гавриленко и др.// -М.: Издательский центр «Академия», 2005. - 114 с
37. Зайцева, Т.А., Формирование структуры и развитие функциональной активности фотосинтетического аппарата в клетках разных зон роста первичного листа пшеницы под влиянием света различного спектрального состава // Зайцева, Т.А., Луговцева, К.А. Физиология и биохимия культурных растений. - 1994. - Т. 26. - С. 444-450.
38. Ефремова, Е.А. Влияние селективного света на морфогенез и гормональный баланс кукурузы, инфицированной мозаичным вирусом карликовости: дис.канд биол. наук: 03.00.05, 03.00.12 // Ефремова Елена Александровна. - Томск., 2003. - 124 с.

39. Giovanni, B., Light-induced electron transfer in a cryptochrome blue-light photoreceptor // Giovanni, B, Byrdin, M., Ahmad, M., Brettel, K //Nat. Struct. Biol. - 2003. - V. 10. - P. 489-490
40. Shalitin, D., Blue light-dependent in vivo and in vitro phosphorylation of Arabidopsis cryptochrome 1 // Shalitin, D., Yu, X., Maymon, M., Mockler, T., Lin, C. Plant Cell. - 2003. - V. 15. - P. 2421-2429
41. Casal, J.J. Phytochromes, cryptochromes, phototropin: photoreceptor interactions in plants /.Casal, J.J. / Photochem. Photobiol. - 2000. - V. 71. - P. 1-11
42. Briggs, W.R., Phototropins 1 and 2: versatile plant blue-light receptors // Briggs, W.R.,Christie, J.M.// Trends Plant Sci. - 2002. -V.7. - P. 204-210.
43. Ohgishi, M., Functional analysis of each blue light receptor, cry1, cry2, phot1, and phot2, by using combinatorial multiple mutants in Arabidopsis / Ohgishi, M., Saji, K., Okada, K., Sakai, T. // Proc.Natl. Acad. Sci. - 2004. - V. 101. - P. 2223-2228.
44. Folta, K.M., Unexpected roles for cryptochrome 2 and phototropin revealed by high-resolution analysis of blue light-mediated hypocotyls growth inhibition / Folta, K.M., Spalding, E.P.//Plant J. - 2001. - V. 26. - P. 471-478.
45. Yanovsky, M.J.,. Living by the calendar: how plants know when to flower / Yanovsky, M.J.,. Kay, S.A// Nat. Rev. Mol. Cell Biol. - 2003. - V. 4. - P. 265-275.
46. Quail, P.H. An emerging molecular map of the phytochromes // Plant Cell Environ. - 1997. - V. 20. - P. 657-666.
47. Тихомиров, А.А Специфика реакций растений разных видов на спектральный состав ФАР при искусственном освещении / Тихомиров, А.А. Золотухин, И.Г., Лисовский, Г.М., Сидько, Ф.Я./ Физиология растений.// - 1987. - Т. 34. - С. 774-785
48. Патянина А. Типы пестролистности// Патянина А [Электронный ресурс] //Воронеж 2009 - Режим доступа: <http://www.krasta.ru>
- 49.Арефьев В.А Англо-русский толковый словарь генетических терминов / Арефьев В.А ,Лисовенко Л.А //Москва: Издательство ВНИРО, 1995г.

50. Кабанова И Пестролистные сенполии//Кабанова И/.. [Электронный ресурс] //Москва- 2012г Режим доступа: <http://www.supersadovnik.ru>
51. Большой энциклопедический словарь //Издательство: Большая Российская энциклопедия, 2000 г.
52. Петров В.А. Химеравбиологии/ Петров В.А. /[Электронный ресурс]// Москва -2008 -Режим доступа<https://ru.wiki2.org>
53. В. Н. Шаламов Химеризм у ратений/ В. Н. Шаламов// [Электронный ресурс]//Ж. Уральский садовод № 46, 2014г. Режим доступа: <http://sadisibiri.ru>
54. ORIGIN, DEVELOPMENT, AND PROPAGATION OF CHIMERAS/R. Daniel Lineberger//Department of Horticultural Sciences Texas.
55. Close D. C. Foliar anthocyanin accumulation may be a useful indicator of hardiness ineucalypt seedlings / Close D. C., Beadle C. L., Battaglia M.//Forest Ecology and Management. 2004. V. 198. №1–3. P. 169–181.