FOTO-FIZIO-LOGINIŲ

tyrimų būklė ir jų taikymo perspektyvos augalininkystėje

FOTO-FIZIO-LOGINIŲ

tyrimų būklė
ir jų taikymo
perspektyvos
augalininkystėje

FOTO-FIZIO-LOGINIŲ

tyrimų būklė ir jų taikymo perspektyvos augalininkystėje

GALIMYBIŲ STUDIJA

Vilnius | 2015

UDK 581.1:633
Fo-264

STUDIJĄ RENGĖ

PAVELAS DUCHOVSKIS
AUŠRA BRAZAITYTĖ
GIEDRĖ SAMUOLIENĖ
AKVILĖ VIRŠILĖ
VIKTORIJA VAŠTAKAITĖ

Viršeliuose – *Shutterstock* nuotr.

© Lietuvos mokslų akademija, 2015
ISBN 978-9955-9371-9-7

Turinys

Įvadas | **7**

1. Fotofiziologiniai darbai optimizuojant įvairių augalų pasėlių ir sodų fotosintezės parametrus | **8**
2. Augalų fotosintezės produktyvumo ir pirminių metabolitų valdymas | **23**
3. Augalų fotomorfogenezės valdymas | **32**
   - 3.1 Daržovių daigų šviesokultūros optimizavimas | **32**
   - 3.2 Šviesokultūra *in vitro* sistemoje | **40**
   - 3.3 Augalų žydėjimo iniciacijos fotofiziologiniai efektai | **47**
4. Žalingų nitratų redukcijos fotofiziologiniai efektai | **53**
5. Augalų antrinio metabolizmo procesų, antioksidacinio potencialo bei biologiškai aktyvių junginių kaupimosi valdymo galimybės | **63**

Išvados, rekomendacijos | **70**

Literatūra | **72**

Įvadas

Šviesa yra svarbiausias veiksnys, lemiantis augalų gyvybinius procesus. Fotofiziologija tiria augalo gyvybinius procesus, jautrius šviesos parametrams: spektrui, srautui, fotoperiodui, kryptingumui ir kt. Augalai turi pigmentines sistemas, reaguojančias į fotoperiodo trukmę, sugeriančias tam tikrų bangų ilgių šviesą, kuri dalyvauja svarbiausiame gyvos materijos procese – fotosintezėje, taip pat morfogenezės, judėjimų (fototaksis) bei kitų fiziologinių procesų valdyme. Fotosintezės metu sintetinamos organinės medžiagos ir surišama bioenergija yra pagrindas gyvybei Žemėje egzistuoti. Tai pagrindinis procesas, užtikrinantis auginamų augalų derlių ir augalines žaliavas maisto, cukraus, tekstilės, farmacijos, statybos, baldų pramonei.

Augalų fotofiziologiniai tyrimai Lietuvoje vykdomi įvairiais aspektais. Plėtojami ir fundamentiniai, ir taikomieji tyrimai. Pastaraisiais metais suintensyvėjo taikomieji fotofiziologiniai darbai, ypač skirti augalininkystei, sodininkystei, daržininkystei ir agrobiotechnologijoms intensyvinti. Optimizuoti kai kurių augalų pasėlių ir sodų fotosintezės parametrai, leidžiantys valdyti derliaus elementų formavimą ontogenezėje technologinėmis priemonėmis.

Didelį impulsą fotofiziologinių darbų plėtrai davė nauji kietakūniai šviesos šaltiniai bei jų pagrindu kuriami šviestuvai augalams švitinti. Tai ypač svarbu šiltnamių augalų šviesokultūrai ir agrobiotechnologijos darbams *in vitro* sistemoje. Kietojo kūno šviesos šaltiniai leidžia optimizuoti šviesos spektrą, fotonų srauto tankį ir kitus parametrus didžiausiam fotosintezės produktyvumui pasiekti, optimizuoti augimo ir raidos santykį ontogenezėje. Ypač įdomias galimybes teikia fotofiziologiniai metabolizmo valdymo efektai. Sudarant nedidelį fotostresą galima nukreipti augalo metabolizmą maistiniu požiūriu vertingų medžiagų sintezės link arba redukuoti žalingus nitratus daržovėse.

Ši studija skirta anksčiau minėtiems darbams apibendrinti ir pristatyti bei tolesnių mokslinių paieškų gairėms nubrėžti.

1. Fotofiziologiniai darbai optimizuojant įvairių augalų pasėlių ir sodų fotosintezės parametrus

Žemės ūkio augalai agroekosistemoje konkuruoja dėl šviesos, vandens ir mineralinių medžiagų. Optimizuojant pasėlio parametrus pirmaisiais ontogenezės tarpsniais galima pasiekti aukštą produktyvumo potencialą, o taikant tinkamas technologines priemones vėlesniais augimo ir vystymosi tarpsniais – didele dalimi realizuoti šį potencialą. Stebint pasėlio fotosintetinių parametrų dinamiką per vegetaciją galima laiku pastebėti neigiamas grynojo fotosintezės produktyvumo kitimo tendencijas ir taikyti tinkamas priemones padėčiai pataisyti. Fotofiziologiniai tyrimai taip pat prasmingi vertinant naujų augalų genotipų fotosintetinį potencialą skirtingais ontogenezės tarpsniais ir agroekosistemų tvarumą kintant klimatui (Šlapakauskas, Duchovskis, 2008).

Lietuvos agroklimato sąlygomis tokie tyrimai pradėti tik 8–9-tame praėjusio amžiaus dešimtmetyje. Pasėlių, sodo ir daržo augalų fotosintezės parametrų pokyčių tiriant įvairias agrotechnologines priemones išsamesni bei gilesni tyrimai tapo galimi tik atsiradus naujai techninei bazei – lapų ploto, lapų ploto indekso, CO_2 apykaitos, chlorofilo indekso, chlorofilų fluorescensijos matuokliams, pradėjus taikyti spektrofotometrinę fotosintezės pigmentų nustatymo metodiką. Šiandien tokie tyrimai įmanomi ne tik mokslo institucijose, bet ir agroversle.

Pastaraisiais dešimtmečiais fotosintezės parametrai įvairių mokslininkų buvo įvertinti skirtingų lauko augalų pasėliuose. Daugiausia tirti šie javų parametrai vertinant įvairių technologinių priemonių ir aplinkos veiksnių poveikį bei genotipų skirtumus. 1999–2002 m. Lietuvos žemdirbystės institute (LŽI) (dabar Lietuvos agrarinių ir miškų mokslo centro Žemdirbystės institutas, LAMMC ŽI) tirta 13 lietuviškų paprastojo miežio vasarinės formos veislių ir jose nustatytos pagrindinės ūkiškai vertingos savybės bei fotosintezės pigmentų kiekis krūmijimosi ir vamzdelėjimo tarpsniais. Tyrimais išskirtos daugiau pigmentų turinčios veislės; didesni fotosintezės pigmentų

kiekiai nustatyti augalų vamzdelėjimo metu. Pastoviausia koreliacija buvo augalų krūmijimosi metu tarp chlorofilų *a* + *b* kiekio ir grūdų skaičiaus varpoje bei vienos varpos grūdų masės (Leistrumaitė, Paplauskienė, 2004). 1999–2000 m. šiame institute analogiškai įvertintos paprastojo miežio vasarinės formos dihaploidinės linijos. Nustatyta, kad linijos 7533-24 ir 7456-39 kaupė daugiau chlorofilų ir buvo derlingesnės (Paplauskienė ir kt., 2001). 2008–2009 m. atlikti keli paprastojo miežio vasarinės formos tyrimai, kurių tikslas buvo nustatyti pasėlio tankumo bei herbicidų įtaką lapijos chlorofilo indeksui ir įvertinti grūdų derliaus ryšį su įvairiais vystymosi tarpsniais užfiksuotu chlorofilo indeksu. Šiais tyrimais nustatyta, kad tankesniame pasėlyje, veikiami konkurencinės įtampos, augalai lapijoje sukaupė mažesnį chlorofilo kiekį. Chlorofilo indeksui didžiausią įtaką darė sėklos norma ir augimo tarpsnis. Daugianarės koreliacijos metodu nustatytas esminis paprastojo miežio vasarinės formos veislių derliaus ryšys su chlorofilų indeksu, o daugeliu atveju herbicidų naudojimas stiprino ši ryšį (Janušauskaitė ir kt., 2009, 2010). Vėlesniais metais tirta skirtingų paprastojo miežio vasarinės formos veislių, augusių įvairaus tankumo pasėliuose, fiziologinių parametrų priklausomybė nuo meteorologinių veiksnių. Nustatyta, kad įvairaus pasėlio tankumo efektas skirtingų veislių miežių fotosintezės parametrams labiau išryškėjo esant pakankamai drėgmei palyginus su sausra. Veislės skyrėsi atsparumu meteorologiniams veiksniams, o pagal fotosintezės parametrus tinkamiausias tankumas buvo 400 aug. m^{-1} (Janušauskaitė ir kt., 2013). 2004–2006 m. Lietuvos žemės ūkio universitete (LŽŪU, dabar Aleksandro Stulginskio universitetas (ASU) buvo įvertintas fotosintetiškai aktyvios (FAS) ir UV-B (ultravioletinės) spinduliuotės poveikis augalams skirtingo tankumo paprastojo miežio vasarinės formos pasėlyje. Šiais tyrimais nustatyta, kad intensyviausiai saulės spinduliuotė (FAS ir UV-B) sulaikoma vasarinių miežių plaukėjimo ir pieninės brandos tarpsniais, t. y. atitinkamai intensyvaus augimo – sausųjų medžiagų masės kaupimosi metu. Formuojant tankesnį paprastojo miežio vasarinės formos pasėlį (6,2 mln. ha^{-1} sėklos) nustatyta dėsningai intensyvesnė sulaikyta saulės spinduliuotė dėl didėjančio lapų ploto (Romaneckienė ir kt., 2008). ASU 2012–2013 m. įvertintas aminorūgščių poveikis paprastojo miežio vasarinės formos lapų fotosintezės pigmentams esant skirtingam armens sluoksnio drėgmės režimui ir nustatyta, kad aminorūgščių efektyvumas šių pigmentų pokyčiams vasarinių miežių lapuose priklausė nuo dirvožemio armens drėgnio (Mažuolytė-Miškinė ir kt., 2013; 2014). Paprastojo miežio

vasarinės formos fotosintezės parametrai taip pat buvo įvertinti tiriant tokių antropogeninių ir aplinkos veiksnių parametrus kaip aliuminio koncentracijos (Ramaškevičienė ir kt., 2001; Ramaškevičienė, 2003), ozono (Dėdelienė, Juknys, 2008), temperatūros ir substrato drėgmės (Šabajevienė ir kt., 2008a), šiltėjančio klimato veiksnių (Juknys ir kt., 2012).

2004–2008 m. LŽŪU doktorantė A. Pečkytė tyrė salyklinius miežius ir parengė daktaro disertaciją „Salyklinių miežių agrobiologinio potencialo bei derliaus kokybės priklausomumas nuo mineralinių ir lapų trąšų“ (2009), kurios vienas tikslų buvo ištirti minėtų trąšų įtaką chlorofilų *a* ir *b* kiekiui ir jų santykiui lapuose, asimiliaciniam lapų plotui, fotosintezės potencialui, fotosintezės produktyvumui ir biologinio derliaus struktūros elementams. Nustatyta, kad šiuos fotosintezės rodiklius labiausiai didina mikroelementinės lapų trąšos su laisvosiomis amino rūgštimis bei kalio lapų trąšos, išpurkštos pasėliuose, pagrindinio tręšimo metu tręštuose kompleksinėmis arba vienanarėmis, o papildomo tręšimo – ir azoto-kalio trąšomis. Papildomas tręšimas krūmijimosi tarpsniu mikroelementinėmis lapų trąšomis su laisvosiomis aminorūgštimis bei plaukėjimo tarpsnio pabaigoje kalio lapų trąšomis lėmė geresnį salyklinių miežių fotosintezės rodiklių formavimąsi ir didino derlių (Pečkytė, 2009).

2002–2003 m. LŽI įvertinta naujai išvestų paprastojo kviečio žieminės formos veislių chlorofilų fluorescencija. Konstatuota, kad šis rodiklis leidžia nustatyti veislių skirtumus, tačiau tam, kad metodo naudojimas būtų tikslesnis, veisles ar selekcines linijas reikia grupuoti pagal subrendimo laiką (Šlapakauskas, Ruzgas, 2005). 2007–2008 m. matuotas paprastojo kviečio žieminės formos perspektyvių selekcinių linijų lapų ploto indeksas. 2007 m. pastebėta, kad genotipai, turintys didesnį lapų ploto indeksą, augant viršutiniam lapui bei vamzdelėjant, subrandino smulkesnius grūdus. Linijos, kurioms esant pieninės brandos tarpsnio būdingas didesnis lapų ploto indeksas, 2007 m. pasižymėjo didesniu natūriniu svoriu. Kitais metais tokių priklausomybių nenustatyta. Nustatyta tendencija, kad vėlesniais vystymosi tarpsniais didesnį lapų plotą turinčios veislės brandina didesnį grūdų derlių, bet daryti naujų genotipų atranką pagal lapų ploto indeksą nepatikima (Liatukas ir kt., 2009). Paprastojo kviečio žieminės formos lapų ploto indeksas šiame institute tirtas 2007–2009 m. siekiant įvertinti tradicinį bei ekologinį auginimą ir klimato pokyčių poveikį. Nustatyta, kad žieminių kviečių lapų ploto indeksas, nepaisant kontrastingų oro sąlygų skirtingais metais, išlaikė panašius dėsningumus, tačiau skyrėsi tarp tradicinio

bei ekologinio pasėlio. Santykinai maža azoto koncentracija augalų biomasėje intensyvaus augimo pradžioje buvo rodiklis, kad mityba azotu buvo pagrindinis limituojantis veiksnys lapų ploto indeksui, lapų ploto trukmei ir grūdų derliui (Lazauskas ir kt., 2012). 2005–2006 m. bei 2009–2010 m. ASU buvo tirtas azoto trąšų poveikis paprastojo kviečio žieminės formos fiziologiniams parametrams ir produktyvumui. Nustatyta, kad papildomas tręšimas azoto trąšomis stabdo fotosintezės pigmentų degradaciją, pratęsia aktyvios fotosintezės periodą ir užtikrina efektyvesnį asimiliatų transportą į sėklas ir tai nulemia derlių (Tranavičienė ir kt., 2007; Vagusevičienė ir kt., 2012). Skystų humininių trąšų poveikis paprastojo kviečio žieminės formos fotosintezės parametrams buvo tirtas šiame universitete 2010–2011 m. ir nustatytos teigiamos tendencijos. Geresnis efektas buvo gautas apvėlus sėklas humininėmis trąšomis palyginti su daigų purškimu (Baležentienė ir kt., 2012).

2008–2009 m. LŽI buvo įvertinta tręšimo intensyvumo įtaka vasarinių kvietrugių produktyvumui ir lapijos chlorofilo indeksui. Tyrimų duomenys parodė, jog visais vystymosi tarpsniais javų lapijos chlorofilo indeksui tręšimas turėjo esminės įtakos. Chlorofilo indekso ir grūdų derliaus koreliacinis ryšys, priklausomai nuo įvairių metų meteorologinių salygų, buvo nevienodo esmingumo ir stiprumo (Janušauskaitė, 2009).

Nuo 2002 metų LŽŪU R. Veličkos ir jo kolegų pradėti rapsų pasėlio tankumo bei tręšimo eksperimentai. Vertinant šiuos rapsų agrotechnologinius elementus remtasi fotosintezės parametrais. Šie tyrimai apibendrinti straipsniuose ir R. Kostecko disertacijoje „Skirtingu intensyvumu tręštų vasarinių rapsų (*Brassica napus* L.) biopotencialo formavimosi dėsningumai įvairaus tankumo pasėliuose“ (2012), kurios tikslas buvo nustatyti pasėlio tankumo ir tręšimo įtaką vasarinių rapsų pasėlio produktyvumui. Šiais tyrimais nustatyta, kad tankėjant pasėliui ir netręštuose, ir tręštuose vasariniuose rapsuose fotosintetiškai aktyvios spinduliuotės (FAS), pasiekiančios dirvos paviršių, ¼ ir ½ pasėlio ardo, kiekis mažėja. Tręšimas šį kiekį iš esmės sumažina. Tręšiant vasarinius rapsus mineralinėmis trąšomis augalai fotosintezės produktyvumo maksimumą žydėjimo tarpsniu pasiekia retesniame pasėlyje (100,1–200 vnt. m^{-2}), o netręšiant – tankesniame pasėlyje (250,1–350 vnt. m^{-2}). Tręšimas mineralinėmis trąšomis iš esmės didina rapsų asimiliacinį lapų plotą ir fotosintetinį potencialą, fotosintezės pigmentų kiekiui neturi esminės įtakos, o grynąjį fotosintezės produktyvumą mažina (Velička ir kt., 2007a; 2007b; Marcinkevičienė ir

kt., 2009; 2010; Kosteckas, 2011; Velička ir kt., 2012). Nustatyti žieminių rapsų ir jų hibridų vystymosi dėsningumai skirtingos trukmės šiltėjančiu rudens–žiemos periodu, jų biopotencialo formavimosi ypatumai įvertinti L. M. Butkevičienės disertacijoje „Skirtingu laiku sėtų žieminių rapsų ir jų hibridų vystymosi dėsningumai“ (2012), rengtoje 2008–2012 m. Šiais tyrimais nustatyta, kad rapsų fotosintetiniai rodikliai (grynasis fotosintezės produktyvumas, asimiliacinis lapų plotas, fotosintetinių pigmentų kiekis) rudens vegetacijos pabaigoje tiesiogiai priklausė nuo kritulių kiekio ir saulės spindėjimo trukmės bei teigiamų temperatūrų, didesnių nei +2 ^{0}C, sumos iki vegetacijos pabaigos. Vėlinant žieminių rapsų sėją labai mažėjo grynasis fotosintezės produktyvumas, asimiliacinis lapų plotas ir fotosintetinių pigmentų kiekis rapsų lapuose. Chlorofilų *a/b* santykiui sėjos laikas neturėjo esminės įtakos, tačiau vėlinant sėją nustatyta šio santykio didėjimo tendencija (Butkevičienė, 2012).

Lietuvos žemės ūkio akademijoje 1973–1975 m. atlikti skirtingo tankumo cukrinių runkelių pasėlių įvairiame aukštyje nuo dirvos paviršiaus FAS tyrimai. Mažiausias praleistos FAS kiekis nustatytas tankiuose pasėliuose (pasėlio tankumas buvo 110 tūkst. augalų ha^{-1}). Mažiausiai FAS buvo sulaikoma 40–50 cm aukštyje nuo dirvos paviršiaus. Tarp pasėlio tankumo ir tarp augalų išmatuotos FAS nustatytas glaudus ryšys (Žulienė, 1978). 1995 m. Lietuvos žemės ūkio universitete atlikti tyrimai siekiant nustatyti FAS cukrinių runkelių pasėlyje skirtingame aukštyje nuo dirvos paviršiaus, runkelių lapų asimiliacinį plotą ir įvertinti jų įtaką runkelių šakniavaisių derliui ir kokybei. Paaiškėjo, kad daugiausia spinduliuotės runkeliai sulaikė augdami tankesniame, iki 83 tūkst. aug. ha^{-1}, pasėlyje. Cukrinių runkelių veislių ‘Marathon’ ir ‘Gala’ augalai daugiausia spindulių sulaikė dėl aukštų lapų skrotelių bei 1000–1500 cm^{2} didesnio lapų asimiliacinio ploto, todėl gali augti retesniuose pasėliuose. Nuo cukrinių runkelių lapų asimiliacinio ploto vasaros pabaigoje tiesiogiai priklausė šakniavaisių derlius (Romaneckas ir kt., 2001). 2004–2006 m. šiame universitete buvo tirta augimo reguliatorių ir trąšų poveikio cukrinių runkelių fotosintezės parametrams įtaka. Tyrimais nustatyta, kad tirti augimo reguliatoriai skatino šviesos absorbcijos procesus. Cukrinių runkelių lapai absorbavo daugiau fotosintetiškai aktyvios spinduliuotės, didesnį ultravioletinių spindulių ir šviesos kvantų kiekį, didėjo elektronų pernešimo greitis. Augimo reguliatoriai skatino chlorofilų sintezę. Visa tai netiesiogiai veikė ir cukrinių runkelių produktyvumą – šakniavaisių derlingumas patikimai padidėjo

(Jakienė ir kt., 2008). Tiriant papildomo tręšimo per lapus skystosiomis kompleksinėmis trąšomis ir augimo reguliatoriais įtaką cukrinių runkelių augimo dinamikai, fotosintezės rodikliams, šakniavaisių derlingumui ir kokybei nustatyta, kad cukrinių runkelių daigus šešių porų tikrųjų lapelių tarpsniu (22–23 pagal BBCH skalę), apipurškus kompleksinių trąšų bei augimo reguliatorių kalcio karbonato su melasa ar stilito tirpalais, runkeliai intensyviau augo ir vystėsi, greičiau suformavo maksimalų asimiliacinį lapų plotą, intensyviau vyko fotosintezės procesai, padidėjo grynasis fotosintezės produktyvumas ir derlius (Jakienė ir kt., 2009; Jakienė, Mickevičius, 2010).

2005–2007 m. LŽI atlikti tyrimai siekiant nustatyti optimalų pluoštinių linų pasėlio tankumą pagal lapų indekso dinamiką vegetacijos metu bei fotosintezės pigmentų kiekį linų lapuose. Šie tyrimai parodė, kad pluoštinių linų lapų indeksas nuosekliai didėjo per vegetaciją ir didžiausias buvo žydėjimo – žaliosios brandos – tarpsniu. Nepalankiomis meteorologinėmis sąlygomis augalų vegetacija užsitęsė, linai formavo šoninius ūglius ir dėl to lapų indeksas didėjo ir žaliosios brandos tarpsniu. Linų lapų fotosintezės pigmentų kaupimui pasėlio tankumas neturėjo įtakos. Tačiau stiebuose fotosintezės pigmentų sistema jautriai reagavo į konkurencinę įtampą ir tankinant pasėlį pigmentų kaupėsi mažiau, nors chlorofilų *a* ir *b* santykis buvo palankesnis fotosintezei vykti. Sprendžiant pagal linų asimiliacinio ploto dinamiką ir fotosintezės pigmentų kiekį optimalus pluoštinių linų tankis vegetacijos eigoje turėtų būti 1540 vnt. m^{-2} bei 1820–2100 vnt. m^{-2} auginant išgulimui atsparias veisles (Balčiūnas ir kt., 2008).

1997–1999 m. LŽŪU tirti ankstyvųjų bulvių pasėlių formavimosi ypatumai ir fotosintetinio potencialo dinamika atskirų augimo periodų bei visos vegetacijos metu. Tyrimais nustatyta, kad vieno kero asimiliacinis lapų plotas ir fotosintetinis potencialas, besivystant augalui, didėjo ir žydėjimo metu buvo didžiausias, o šie rodikliai priklausė nuo genotipo (Venskutonis, Venskutonienė, 2000).

2011–2012 m. ASU atlikti tyrimai siekiant nustatyti sėjos laiko ir tręšimo įtaką eraičinsvidrių augimui ir svarbiausiems fotosintezės rodikliams (lapų ploto indeksui bei grynajam fotosintezės produktyvumui). Nustatyta, kad lapų ploto indekso kitimui turėjo įtakos ne tik pasirinkta tręšimo norma, bet ir hibridų genotipai. Fotosintezės produktyvumą daugiausiai lėmė sėjos laikas. Atvirkščiai proporcingi lapų ploto indekso ir fotosintezės produktyvumo duomenys iki žiemojimo, priešingai nei po žiemojimo, parodė didelę

priklausomybę nuo tėvinių formų atsparumo žiemojimui (Leliūnienė ir kt., 2013).

Nuo pat Vytėnų Sodininkystės ir daržininkystės stoties įkūrimo nagrinėjami tokie svarbūs sodo agrotechnikos klausimai kaip poskiepių parinkimas, sodų konstrukcija ir sodinimo atstumai, vaismedžių formavimas ir genėjimas, jų tręšimas bei kiti, kuriuos vykdant buvo nustatomas vienos ar kitos agrotechnikos poveikis vaismedžių augumui ir derliui (Kviklys, 1988). Pirmieji fiziologiniai tyrimai pradėti tik praėjusio amžiaus 9-tame dešimtmetyje. Daugiausia tai buvo lapijos ploto nustatymas, kaip vienas svarbiausių kriterijų įvertinant agrotechnines priemones. Sukurta braškių lapų ploto nustatymo metodika (Samulienė ir kt., 1988), lapų plotas ir lapų produktyvumo koeficientas tiriamų obelų pramečiavimo morfofiziologiniams aspektams nustatyti (Čelkienė, 1991).

2005–2009 m. ypač išsamiai išnagrinėta vegetatyvinio poskiepio, vainiko formos, sodo tankio bei augimą reguliuojančių priemonių įtaka obelų fiziologiniams rodikliams. Tyrimai apibendrinti G. Šabajevienės ir kolegų straipsniuose bei jos disertacijoje „Obelų fotosintezės rodiklių ir morfogenezės procesų valdymas intensyviuose soduose“ (2009a) (1 pav.). Tyrimų rezultatai parodė, kad, ‘Auksio’ veislės obelys su žemaūgiais M 9, P 22, B 396 ir York 9 poskiepiais kaupė gana didelius chlorofilų kiekius ir efektyviai paskirstė sukauptus asimiliatus tarp vegetatyvinių ir generatyvinių struktūrų. Šie vaismedžiai buvo produktyvūs ir derėjo tolygiai visais tyrimų metais (Šabajevienė ir kt., 2006a; Šabajevienė ir kt., 2006b; Šabajevienė ir kt., 2006c; Šabajevienė, 2009a). Pirmaisiais tyrimų metais pakankamas lapų ploto indeksas (1,17) ‘Auksio’ veislės obelyse su laisvai augančios lyderinės formos vainikais aprūpino vaismedžius maisto medžiagomis bei lėmė gausų žydėjimą ir tų metų derlių. Vėlesniais tyrimų metais, obelims augant ir tankėjant lapijai, lapų ploto indeksas šiose obelyse išaugo (>1,5) ir nulėmė pavėsio atsiradimą vainiko viduje. Gausiau žydėjo ir didesnį derlių davė ‘Auksio’ veislės obelys, turinčios geriau saulės energiją naudojančius nedidelės apimties laibosios verpstės ir paprastos verpstės vainikus, kurių lapų ploto indeksas buvo ~1 (Šabajevienė ir kt., 2005; Šabajevienė ir kt., 2006d; Šabajevienė, 2009a). Tyrimais nustatyta, kad 3 × 0,75 m atstumu pasodintos ‘Auksio’ veislės obelys su nykštukiniu P 22 poskiepiu pasižymėjo optimaliais vaismedžio fiziologiniais ir produktyvumo rodikliais. Tankėjant atstumams iki 3 × 0,5 m stebima konkurencinė įtampa, tačiau sodo produktyvumas išauga iki 50 t ha^{-1}. Sutankinus obelis iki 3 × 0,25 m (lapų ploto

1 pav. Intensyvus derantis eksperimentinis obelų sodas

indeksas ~2), stebimas ir vidinio pavėsio tarp obelų atsiradimas. Mažo asimiliacinio vaismedžio lapų ploto ir sumažėjusio sacharidų kiekio ūglių žievėje rugpjūtį ir balandį tankiausiai pasodintuose vaismedžiuose neužteko, kad galėtų vaismedyje susiformuoti gausūs nauji žiedinių pumpurai ir derlius. (Šabajevienė ir kt., 2009b; Šabajevienė, 2009a). Vertinant augimą reguliuojančių priemonių įtaką nustatyta, kad didelės angliavandenių ir fotosintezės pigmentų koncentracijos ir geri žydėjimo rodikliai 'Jonagold King' veislės obelyse su M.9 poskiepiu rodo gerą Ca–proheksadionu ir benziladeninu purkštų obelų fiziologinę būklę. Ca–proheksadiono naudojimas sumažino 'Jonagold King' veislės obelų ūglių ilgį 40 %. Benziladeninu purkštos 'Jonagold King' veislės obelys su M.9 poskiepiu augino iki 50 % mažesnį derlių, tačiau iki 35 % didesnę vaisiaus masę (Šabajevienė ir kt., 2008b; Šabajevienė, 2009a).

2003–2004 m. šalia morfologinių savybių tirti ir koloninių obelų veislių fotosintezės parametrai. Nustatyta, kad intensyviausiai fotosintezė vyko Nr. 2417 obelų, augintų su MM.106 ir P 60 poskiepiais, ir 'Arbat' veislės obelų, augintų su M.26 poskiepiu, lapuose (Gelvonauskis ir kt., 2006). 2005–2006 m. LŽUŪ mokslininkai, tirdami pirmamečių obelaičių fotosintezės intensyvumo priklausomybę, nustatė, kad ji priklauso nuo individualios genotipo reakcijos į trąšų sudėtį (Malinauskas ir kt., 2010). Lietuvos valstybinio mokslo ir studijų fondo (VMSF) remiamo prioritetinių krypčių projekto „Antropogeninių klimato ir aplinkos pokyčių kompleksinis

poveikis miškų ir agroekosistemų augmenijai“ (APLIKOM[1]) (2003–2006) vykdymo metu, greta kitų aplinkos veiksnių efektų skirtingų gyvybinių formų augalams, tirtas ozono poveikis obelų, fotosintezės parametrams (Sakalauskaitė ir kt., 2006).

Braškių fotosintezės parametrai, tokie kaip fotosintezės pigmentų kiekis, fotosintezės intensyvumas, lapų plotas, grynasis fotosintezės produktyvumas, vertinti 2003–2007 m. atliekant LŽŪM ministerijos užsakomuosius darbus „Braškių auginimo technologijų modernizavimas“[2], „Desertinių braškių auginimo ne sezono metu technologijų kūrimas ir tyrimas“[3] bei „Uoginių sodo augalų auginimo ir priežiūros technologinių elementų kūrimas, siekiant užtikrinti aukštos kokybės uogų išauginimą bei pratęsti jų vartojimo laiką“[4]. Tyrimais nustatyta, kad braškių fotosintezės parametrai siejasi su galutiniu jų derlingumu. Auginant braškes iš aukštos kokybės „frigo“ daigų nešildomuose šiltnamiuose intensyvesnė fotosintezė ir didesnis fotosintezės produktyvumas jų derėjimo metu buvo veislių ‘Elsanta’ ir ‘Kent’ ir jos buvo derlingiausios (Uselis ir kt., 2007a). Geresnės kokybės „frigo“ daigai nulėmė intensyvesnį fotosintezės procesą joms augant ir iš tokių braškių gautas didesnis derlius (Uselis ir kt., 2007b). Šių daigų auginimo būdai taip pat turėjo įtakos fotosintezės parametrams ir galutiniam derlingumui. Rudens laikotarpiu intensyvesnis fotosintezės procesas, sprendžiant iš

1 Duchovskis P., Brazaitytė A., Gelvonauskis B., Baniulis D., Kavaliauskaitė D., Sakalauskaitė J., Samuolienė G., Ulinskaitė R., Urbonavičiūtė A., Baranauskis K., Šabajevienė G., Sakalauskienė S., Baltrėnas R., Juknys R., Venclovienė J., Januškaitienė I., Vitas A., Blažytė A., Dėdelienė K., Martinavičienė J., Sliesaravičius A., Ramaškevičienė A., Burbulis N., Pilipavičius V., Juozaitytė R., Romaneckienė R., Kuprienė R., Ozolinčius R., Stakėnas V., Pliūra A., Baliuckas V., Serafinavičiūtė B., Baliuckienė A., Lazauskas S., Brazauskienė I., Kadžiulienė Ž., Šlepetys J., Šiaudinis G., Šarūnaitė L., Raklevičienė D., Rančelienė V., Vyšniauskienė R., Švegždienė D., Koryznienė D., Radžiūnaitė-Paukštienė A., Stanevičienė R., Šlekytė K., Losinska R. 2006. VMSF prioritetinių krypčių (prioritetinė kryptis „Ekosistemų ir klimato pokyčiai“) programos Projekto „Antropogeninių klimato ir aplinkos pokyčių kompleksinis poveikis miškų ir agroekosistemų augmenijai“ (APLIKOM) baigiamoji ataskaita už 2006 metus. Babtai, 107 p. ir priedai. (Rankraštis saugomas VMSF ir LAMMC SDI Augalų fiziologijos laboratorijoje).

2 Uselis N., Lanauskas J., Petronis P., Rugienius R., Duchovskis P., Brazaitytė A., Viškelis P., Valiuškaitė A. 2003. Braškių auginimo technologijų modernizavimas. LŽŪM užsakomųjų tyrimo programos „Vaisių, uogų, daržovių ir gėlių ūkio technologinis modernizavimas, siekiant gerinti produkcijos, skirtos vietinei rinkai ir eksportui, kokybę pagal ES reikalavimus“ ataskaita, 2 darbas. Babtai: 62 p. (Rankraštis saugomas ŽŪM).

3 Uselis N., Lanauskas J., Duchovskis P., Viškelis P., Brazaitytė A., Valiuškaitė A. 2004. Desertinių braškių auginimo ne sezono metu technologijų kūrimas ir tyrimas. 2004 metų LŽŪM užsakomojo taikomojo tyrimo Nr. 13 galutinė ataskaita. Babtai, 46 p. (Rankraštis saugomas ŽŪM).

4 Uselis N., Lanauskas J., Buskienė L., Sasnauskas A., Valiuškaitė A., Raudonis L., Duchovskis P., Brazaitytė A., Urbonavičiūtė A., Zalatorius V. 2006. Uoginių sodo augalų auginimo ir priežiūros technologinių elementų kūrimas, siekiant užtikrinti aukštos kokybės uogų išauginimą bei pratęsti jų vartojimo laiką. Tarpinė ataskaita ŽŪM už 2006 m. Babtai, 71 p. (Ataskaita saugoma LSDI ir ŽŪM).

fotosintezės pigmentų kiekio, ir didžiausias galutinis braškių derlius buvo augusiose maišuose ant atramų. Pavasarį daugiau fotosintezės pigmentų nustatyta braškėse, augusiose maišuose ant lysvių, ir šios braškės buvo derlingesnės (Uselis ir kt., 2006). Lauko sąlygomis nustatyta, kad skirtingi braškių auginimo būdai esminės įtakos įvairiems rodikliams, tarp jų ir lapų plotui, turėjo tik pirmais augimo metais. Šis rodiklis didžiausias buvo braškių, augusių lysvėse mulčiuotose plėvele. Šios braškės užaugino ir didesnį derlių (Uselis ir kt., 2008).

Braškės kaip tyrimų objektas pasirinktos ir VMSF finansuojamuose prioritetinių krypčių projekte APLIKOM[1] (2003–2006) ir aukštųjų technologijų plėtros programos projekte „Kietakūnio apšvietimo technologija augalų fotofiziologinių procesų valdymui“ PHYTOLED[5] (2007–2009). Pastarajame projekte fotosintezės parametrų pokyčiai braškių daiguose buvo tiriami kaip atsakas į aukšto slėgio natrio (HPS) lempų ir raudonos bei raudonos / mėlynos kietakūnės šviesos, pagrįstos šviesą emituojančių diodų (LED) technologija, poveikį. Šių tyrimų rezultatai parodė, kad po raudona LED šviesa auginti braškių daigai buvo suformavę mažesnį lapų plotą, tačiau kaupė daugiau fotosintezės pigmentų, o po raudonos ir mėlynos šviesos deriniu augusiose išmatuotas didesnis lapų plotas, tačiau fotosintezės pigmentų nustatyta mažiau (Samuolienė ir kt., 2009a). APLIKOM[1] projekto metu tirtas tokių streso veiksnių, kaip ozono, UV-B spinduliuotės, poveikis braškių fotosintezės parametrams. Šių tyrimų rezultatai parodė, kad trumpalaikė UV-B spinduliuotė neturėjo įtakos lapų ploto formavimuisi, bet nedidelės dozės 2 kJ spinduliuotė didino fotosintezės pigmentų kiekį. Tirtos ozono koncentracijos neturėjo neigiamo poveikio braškių augalų sausajai masei ir lapų asimiliacinio ploto formavimuisi. Braškėms po ozono poveikio augant toliau normaliomis sąlygomis nustatytas didesnis grynasis fotosintezės produktyvumas negu nepaveiktų ozonu (Urbonavičiūtė ir kt., 2006; Brazaitytė ir kt., 2007).

Daug darbų atlikta įvertinant įvairių agrotechnologinių priemonių ir aplinkos veiksnių įtaką daržo augalų fotosintezės parametrams. Šiuos

[5] Žukauskas A., Bliznikas Z., Breivė K., Kurilčik G., Novičkovas A., Dapkūnienė S., Žilinskaitė S., Vitta P., Vaitonis Z., Žiemytė I., Ryliškienė R., Duchovskis P., Samuolienė G., Brazaitytė A., Jankauskienė J., Urbonavičiūtė A., Kurilčik A., Šabajevienė G., Ulinskaitė R., Balčiūnas T., Trinkūnas G., Vaitekonis Š. 2008. Valstybinio mokslo ir studijų fondo Aukštųjų technologijų plėtros programas Projekto „Kietakūnio apšvietimo technologija fitotronams ir šiltnamiams“ (PHYTOLED) 2008 m. ataskaita. Vilnius: 56 p. (Rankraštis saugomas VMSF, VU Fizikos fakultete (MTMI) ir LAMMC SDI Augalų fiziologijos laboratorijoje).

darbus galima suskirstyti į dvi grupes – atliktus šiltnamiuose bei uždarose patalpose ir lauke. Nors paskutiniais praėjusio amžiaus dešimtmečiais šiltnamiuose fotosintezės parametrų, tokių kaip lapų plotas, fotosintezės pigmentų, pokyčiai buvo nustatomi įvertinant pomidorų sodinimo tankumą (Kabelienė, 1986), įvairių lempų poveikį daržovių daigams (Šidlauskaitė, 1990; Brazaitytė ir kt., 1994; Jankauskienė ir kt., 2001), tačiau kokybiškai naujas etapas prasidėjo techninę tyrimų bazę papildžius fitomonitoringo įranga, leidusią, be kitų parametrų, matuoti CO_2 apykaitą dinamikoje, nepažeidžiant augalų (2 pav.). 1995–1997 m. naudojant šią įrangą bei papildomai nustatant kitus fotosintezės parametrus buvo įvertintas skirtingų temperatūrų poveikis pomidorų fiziologinių procesų pobūdžiui ir produktyvumo elementų formavimuisi. Šie tyrimai apibendrinti A. Brazaitytės ir kolegų straipsniuose bei jos disertacijoje „Pomidorų produktyvumo elementų ir aplinkos veiksnių monitoringas šiltnamiuose“ (1998). Tyrimais nustatyta, kad pomidorų fotosintezei optimalių temperatūrų intervalas yra tarp 17–30ºC, ji yra determinuota genotipo, o fotosintezės tyrimai žemų temperatūrų sąlygomis parodė, kad lietuviškos selekcijos pomidorų veislės ir hibridai yra tolerantiški žemai temperatūrai. Pagal gautus rezultatus, aukštesnė temperatūra skatino lapų ploto formavimąsi, fotosintezės pigmentų kaupimąsi, o jų daugiausia nustatyta butonų formavimosi ir žydėjimo metu (Brazaitytė, 1998; Brazaitytė, 1999a; 1999b; Brazaitytė, Duchovskis, 1999; Brazaitytė, 2000a; 2000b). Fotosintezės parametrų pokyčiai įvertinti tiriant tokius daržovių agrotechninius elementus kaip šaknų maitinamasis tūris, daigų amžius, augalų tankumas, substratai, priemonės augalų atsparumui didinti. Tyrimais nustatyta, kad pomidorų daigai, kurių šaknų maitinamasis tūris didesnis, suformavo didesnį lapų plotą ir kaupė daugiau fotosintezės pigmentų. Didėjant durpių substrato tūriui didėjo agurkų lapų asimiliacinis plotas bei fotosintezės pigmentų kiekis. Didžiausi šie rodikliai buvo agurkų, augintų 25 l talpos durpių maišuose. Intensyviausiai fotosintezė vyko ir didžiausias derlius buvo agurkų, kurių sodinimo tankumas 2,3 aug. m^{-2} (Jankauskienė, Brazaitytė, 2003, 2006, 2009a, 2009b). Tyrimai nustatant tinkamiausią daigų amžių parodė, kad didžiausią lapų plotą ir daugiau fotosintezės pigmentų turėjo 30 dienų amžiaus agurkų ir pomidorų daigai, suformavę 7–8 lapus (Jankauskienė, Brazaitytė, 2005, Jankauskienė ir kt., 2013). Ceolito ir perlito priedai durpių substrate mažino agurkų daigų lapų plotą, bet jų santykis 1:1 didino fotosintezės intensyvumą (Jankauskienė, Brazaitytė, 2008a, 2008b). Tiriant substratų įtaką pomidorų augimui šil-

2 pav. Fotosintezės ir kitų augalų fiziologinių parametrų monitoringas *in vivo* „Ekoplant“ sistema

tnamyje nustatyta, kad fotosintezės intensyvumas priklausė nuo genotipo – pomidorų hibrido ‘Admiro’ fotosintezė buvo intensyvesnė mineralinėje vatoje, o hibrido ‘Raissa’ – kokoso plaušų substrate. Auginant pomidorus durpės – ceolito mišinyje, tinkamesnis fotosintezės procesams vykti buvo 30 % ceolito priedas (Jankauskienė, Brazaitytė, 2007a, 2007b). Tiriant augalų aktyvatoriaus benzotiadiazolo poveikį pomidorams nustatyta, kad šis preparatas skatino fotosintezės intensyvumą ir atsparumą aukštoms temperatūroms (Survilienė ir kt., 2003). 1998–2003 m. tirtas elektromagnetinių laukų poveikis šiltnamyje augusių pomidorų augimui, vystymuisi ir fiziologiniams parametrams. Skirtingais eksperimentais nustatyta, kad palankiausias lapų ploto, fotosintezės pigmentų kiekiui ir fotosintezės intensyvumui buvo 1500 Am^{-1} (~H) elektromagnetinis laukas (Stašelis ir kt., 2000; Stašelis ir kt., 2004).

Plačiai daržo augalų (morkoms, ridikėliams, pomidorams, žirniams, svogūnams) fotosintezės parametrai tirti įvertinant antropogeninių ir aplinkos veiksnių, tokių kaip sunkieji metalai, substrato rūgštumas, UV-B, ozono, temperatūros, CO_2, drėgmės deficito, šalnų, poveikį vykdant VMSF projektus „Kompleksinis gamtinių ir antropogeninių veiksnių poveikis augalams atskirų individų ir populiacijų lygmenyje“ (2000–2002) bei APLIKOM[1]. Šių ir vėlesnių panašių tyrimų rezultatai apibendrinti disertacijose (I. Žukauskaitė, 2003 m. „Oro temperatūros, substratų rūgštumo ir sunkiųjų metalų kompleksinis poveikis sėjamajai pipirinei (*Lepidium sativum* L.) ir

valgomajam pomidorui (*Lycopersicon esculentum* Mill.)“, J. Sakalauskaitė, 2009 m. „Klimato ir antropogeninių veiksnių kompleksinis poveikis valgomojo ridikėlio (*Raphanus sativus* L.) fotosintezės sistemai“, R. Juozaitytė, 2009 m. „Sėjamojo žirnio (*Pisum sativum* L.) skirtingų morfotipų reakcija į ozono ir UV-B spinduliuotės poveikį“, S. Sakalauskienė, 2011 m. „Klimato ir antropogeninių veiksnių pokyčių komplementarinio poveikio daržo augalų fiziologinėms sistemoms modeliavimas fitotrone“) bei straipsniuose (Dukhovskis ir kt., 2003; Duchovskis ir kt., 2006; Ramaškevičienė ir kt., 2006; Juozaitytė ir kt., 2007; Juknys ir kt., 2008; Sakalauskienė ir kt., 2009; Sakalauskaitė ir kt. 2010, 2012, 2013). Šviesos poveikis tokių daržo augalų kaip agurkų, pomidorų, ridikėlių, morkų, įvairių žalumyninių ir prieskoninių daržovių fotosintezės parametrams buvo nustatomas HORTILED[6] (2003–2006), PHYTOLED[5] (2007–2009), „Mikrožalumynų maistinės kokybės valdymas šviesokultūros sistemoje“ (MICROGREENS[7]) (2011–2014) projektų metu.

Daugiausia lauko daržovių pasėlių tyrimų vertinant fotosintezės parametrų pokyčius atlikta su burokėliais. 1997–1999 m. įvertintas 9 lietuviškų ir olandiškų burokėlių veislių fotosintezės potencialas, produktyvumas ir kokybė. Tyrimai parodė, kad burokėlių lapų asimiliacinį plotą ir fotosintezės potencialą lėmė meteorologinės sąlygos ir augalų tankumas. Vietinių veislių šakniavaisių derlius, tenkantis 1000 m^2 lapų plotui, buvo mažesnis negu olandiškų. Asimiliacinis plotas liepos–rugpjūčio mėnesiais 52–70 % lėmė burokėlių šakniavaisių derlių (Petronienė, 2000). Ypač išsamiai burokėlių fotosintezės parametrai išnagrinėti A. Tarvydienės ir kolegų darbuose ir apibendrinti jos disertacijoje „Raudonųjų burokėlių (*Beta vulgaris* L. subsp. *vulgaris* var. *vulgaris*) pasėlio agrobiologinio potencialo optimizavimas“ (2004). Darbo tikslas buvo nustatyti raudonųjų burokėlių agrobiologinio potencialo parametrus Lietuvos agroklimato sąlygomis ir ištirti įvairių mor-

6 Žukauskas A., Tamulaitis G., Kurilčik G., Bliznikas Z., Breivė K., Novičkovas A., Vitta P., Stankevičius A., Stonkus A., Dapkūnienė S., Žilinskaitė S., Žiemytė I., Ryliškienė R., Čėsnienė T., Miklušytė R., Raklevičienė D., Švegždienė D., Koryznienė D., Stanevičienė R., Losinska R., Duchovskis P., Brazaitytė A., Jankauskienė J., Stanienė G., Samuolienė G., Ulinskaitė R., Baranauskis K., Urbonavičiūtė A., Kurilčik A., Baltrėnas R. 2006. Valstybinio mokslo ir studijų fondo Aukštųjų technologijų plėtros programas Projekto „Kietakūnio apšvietimo technologija augalų fotofiziologinių procesų valdymui“ (HORTILED) 2006 m. ataskaita (baigiamoji). Vilnius: 63 p. ir priedai. (Rankraštis saugomas VMSF, VU Fizikos fakultete (MTMI), LAMMC SDI Augalų fiziologijos laboratorijoje ir BI Augalų fiziologijos laboratorijoje).

7 Brazaitytė A., Samuolienė G., Jankauskienė J., Sakalauskienė S., Viršilė A., Sirtautas R., Baltrėnas R., Novičkovas A., Dabašinskas L. 2014. LMT nacionalinės mokslo programos „Sveikas ir saugus maistas“ projekto „Mikrožalumynų maistinės kokybės valdymas šviesokultūros sistemoje“ 2014 m. baigiamoji ataskaita. (Rankraščio elektroninė forma saugoma LMT ir LAMMC SDI Augalų fiziologijos laboratorijoje).

fotipų veislių fotosintetinių rodiklių formavimąsi per vegetaciją skirtingo tręšimo bei tankumo pasėliuose. Nustatyta, kad didžiausias raudonųjų burokėlių asimiliacinis lapų plotas susiformuoja liepos–rugpjūčio mėnesiais (intensyvaus šakniavaisių formavimosi tarpsniu) ir buvo 30–50 tūkst. m^2 ha^{-1}. Lapų indeksų reikšmėms didesnį poveikį turi sėklų normos negu tręšimo intensyvumas. Raudonųjų burokėlių pasėlio ir augalų fotosintezės rodiklių formavimosi dinamikai per vegetaciją didžiausios įtakos turi genotipas, šviesa bei hidroterminis režimas (Tarvydienė, 2004; Tarvydienė ir kt., 2004a; 2004b). D. Kavaliauskaitės ir kolegų darbuose, apibendrintuose jos 2005 m. disertacijoje „Piktžolių kontrolės agrotechniniai ir biologiniai aspektai raudonųjų burokėlių (*Beta vulgaris* subsp. *vulgaris* var. *vulgaris*) pasėliuose“, nustatyta, kad ilgai trunkanti baltųjų balandų konkurencija labiausiai veikė chlorofilo *a* bei bendrą chlorofilų *a* ir *b* kiekį raudonųjų burokėlių lapuose. Fotosintezės pigmentų ir jų santykio kitimas nuo baltųjų balandų konkurencijos trukmės beveik nepriklausė. Šešias savaites ir ilgiau trunkanti baltųjų balandų konkurencija labai sumažino raudonųjų burokėlių lapų asimiliacinį plotą, lapų ploto indeksą bei grynąjį fotosintezės produktyvumą (Kavaliauskaitė ir kt., 2004; 2006). Burokėlių fotosintezės parametrai įvertinti ir tiriant įvairių trąšų poveikį vykdant užsakomuosius projektus. Nustatyta, kad trąšos su nitrifikacijos inhibitoriumi padidino raudonųjų burokėlių lapų plotą, fotosintezės pigmentų kiekį, o jų grynasis fotosintezės produktyvumas didėjo iki liepos mėn., o rugpjūčio mėn. sumažėjo iki nulio. Ceolito priedas prie azoto trąšų ir amonio salietros didino burokėlių lapų plotą bei grynąjį fotosintezės produktyvumą liepos–rugpjūčio mėn. (Šikšnianienė ir kt., 2006; 2007b). Įvertintas skirtingų trąšų poveikis morkų fotosintezės parametrams. Nustatyta, kad ceolito priedas prie anksčiau minėtų trąšų didino morkų lapų plotą, tačiau neturėjo įtakos grynajam fotosintezės produktyvumui, o trąšos su nitrifikacijos inhibitoriumi turėjo teigiamos įtakos lapų ir pasėlio asimiliacijos plotui bei grynajam fotosintezės produktyvumui (Šikšnianienė ir kt., 2007a; Bundinienė ir kt., 2008). Daržo pupelių fotosintezės parametrų pokyčiai buvo išsamiai tirti vertinant augimo reguliatorių įtaką. Nustatyta, kad teigiamą poveikį fotosintezės procesui turėjo β-alanino darinių hidrazidai (Šlapakauskas ir kt., 2006; Kazlauskas ir kt., 2007; 2009). Darbai apibendrinti E. Kazlausko 2008 m. disertacijoje β-alanino darinių hidrazidų įtaka daržo pupelių (*Phaseolus vulgaris* L.) fotosintezei, rizogenezei ir produktyvumui“.

Apibendrinus apžvelgtą medžiagą, matyti, kad fotosintezės parametrai vis plačiau naudojami vertinant įvairių agrotechnolologinių priemonių, streso veiksnių poveikį žemės ūkio augalams. Pasėlio fotosintezės parametrų tyrimai leidžia tiksliau valdyti produktyvumo elementų formavimąsi technologinėmis priemonėmis. Vis daugiau tokiems tyrimams naudojama moderni tyrimo įranga. Fotosintezės parametrai daugiausia nustatomi pagrindiniams pasėlių, sodo ir daržo augalams, tačiau plačių sisteminių agrobiotechnologinių darbų dar nėra. O tai galėtų būti ateities tyrimų siekiamybė. Gana išsamiai fotosintezės parametrų pokyčiai pasėliuose nagrinėjami doktorantų darbuose ir tai leidžia teisingai interpretuoti tyrimų duomenis.

2. Augalų fotosintezės produktyvumo ir pirminių metabolitų valdymas

Žemės ūkio augalų biologinis bei ūkinis produktyvumas yra nulemtas optimalios fotosintezės proceso eigos ir pirminių metabolitų apykaitos, kurios jautriai priklauso nuo įvairių aplinkos veiksnių bei taikomų technologinių priemonių efektyvumo. Pastarųjų metų tyrimai rodo, kad tarp fotosintezės procesų ir jos metabolitų yra glaudus ir abipusis reguliacinis ryšys (Ainsworth ir kt., 2011), kuris kartu veikia ir kaip svarbus fotomorfogenetinis signalas (Tarakanov, 2006). Be kitų lemiamų aplinkos veiksnių, fotosintezės vyksmą lemia šviesos parametrai: fotosintetiškai aktyvios spinduliuotės srautas, šviesos spektrinė sudėtis, kurie reguliuoja ne tik tiesiogiai patį asimiliacijos procesą, bet ir fotosintezės aparato suformavimą, asimiliatų pasiskirstymą tarp asimiliacinių ir sandėlinių audinių bei žiotelių varstymąsi.

Didelio masto fotofiziologinių tyrimų era Lietuvoje prasidėjo 2003 m., suvienijus Vilniaus universiteto Taikomųjų mokslų instituto fizikų, Vilniaus universiteto Botanikos sodo, Botanikos instituto (dabar Gamtos tyrimų centro, GTC) ir tuometinio Lietuvos sodininkystės ir daržininkystės instituto (dabar LAMMC SDI) mokslininkų jėgas dirbant pagal aukštųjų technologijų plėtros programos projektą HORTILED[6] (2003–2006 m.). Darbai išplėtoti vykdant ir kitą aukštųjų technologijų plėtros programos projektą „Kietakūnio apšvietimo technologija fitotronams ir šiltnamiams“ (PHYTOLED[5], 2007–2009 m.). Prof. habil. dr. A. Žukausko vadovaujamos fizikų komandos sukurti originalios konstrukcijos kietakūnio apšvietimo įrenginiai, skirti augalams (Bliznikas ir kt., 2004; Tamulaitis ir kt., 2005, Novičkovas, 2006) suteikė biologams ir agronomams naujų galimybių ir tikslų. Prof. habil. dr. P. Duchovskio vadovaujama augalų fiziologų grupė gilinosi į šviesos spektro ir kitų parametrų efektus augalo augimo, vystymosi bei fotosintezės aspektams. Kietakūnio apšvietimo įrenginiai, skirti augalus apšviesti uždarose fitotrono kamerose, sukonstruoti (Tamulaitis ir kt., 2005) augalų fiziologų parinktų šviesos bangos ilgių (640, 660, 455 ir 735 nm – pagrin-

dinis apšvietimo komponenčių derinys), atitinkančių pagrindinių augalų fotoreceptorinių sistemų absorbciją, pagrindu siekiant tiesiogiai ir tiksliai daryti įtaką svarbiausiems augalų gyvybiniams procesams.

Fotosintezės pigmentai – receptoriai, sugeriantys raudoną ir mėlyną šviesą, kurios energija per tarpines grandis naudojama pirminių metabolitų (angliavandenių) gamybai. Chlorofilų ir chlorofilus prisijungiančių baltymų biosintezė kritiškai svarbi normaliam chloroplastų vystymuisi ir funkcionavimui. Chlorofilo *a* ir neaktyvios fitochromo formos (Pr) absorbcijos maksimumas yra ties 660 nm. Pagrindinių 455, 640, 660, 735 nm apšvietimo spektro komponenčių derinys yra optimalus augalui augti ir fotosintezei funkcionuoti. Pašalinus bet kokią raudonos šviesos komponentę iš apšvietimo spektro, chlorofilo *a* ir *b* bei karotinoidų sukaupiama mažiau. Kriptochromai ir karotenoidai absorbuoja mėlynoje šviesos bangos ilgių srityje. Tačiau mėlynos (455 nm) ar raudonos (660 nm) spektrinių komponenčių pašalinimas iš pagrindinių LED šviesos spektro komponenčių derinio paskatino sacharozės kaupimą morkų šakniavaisyje ir slopino fotosintezės pigmentų sintezę. O tolimosios raudonos komponentės pašalinimas metabolitų kitimams turėjo priešingą įtaką (HORTILED[6], PHYTOLED[5]).

'Elkat' veislės aukštos kokybės „frigo" braškių lapuose bei pumpuruose, paveiktuose kietakūne šviesa, patikimai daugiau fruktozės bei gliukozės ir palankesnis fotosintezės pigmentų santykis nustatytas dėl raudonos ir mėlynos nei vien tik raudonos LED šviesos poveikio (Samuolienė ir kt., 2010). Ridikėliai. 'Faraon' auginti tik po raudona (638 nm) komponente buvo ištįsę, neformavo hipokotilio. Fotosintezės produktyvumas, hipokotilio ir lapų santykis, lapų sausa masė nustatyti mažesni, palyginti su raudonos ir mėlynos LED šviesos deriniu apšviestais ridikėliais dėl silpno fotosintezės pigmentų ir nestruktūrinių angliavandenių kaupimo lapuose. Nustatyta, kad papildoma mėlyna (455 nm) komponentė yra būtina nestruktūrinių angliavandenių pasiskirstymui tarp ridikėlio šakniavaisio (sandėlinių organų) ir lapų, o tai turėjo įtakos hipokotilio formavimuisi, kai papildoma tolimoji raudona šviesa (731 nm) lemia didesnius tirpių sacharidų kiekius ir hipokotilyje, ir lapuose (Samuolienė ir kt., 2011). Panašūs dėsningumai nustatyti ir po dvikomponenčiu raudoną (640 nm) ir ciano (500 nm), mėlyną (460 nm) ar UV–A (365 nm) šviesą emituojančių diodų apšvietimu auginant 'Saxa' ridikėlius fitotrono kamerose. Raudonos ir mėlynos šviesos derinys lėmė intensyvesnį fruktozės kaupimąsi ridikėlių lapuose, kas sutapo su santykinai didesniu suformuoto hipokotilio diametru (Urbonavičiūtė ir kt., 2007c).

3 pav. Bulvių stiebagumbiai, apšviesti LED siekiant eliminuoti apikalinį dominavimą

Juknevičienė ir kt. (2011) tyrė šviesos spektro efektus bulvių ‘Solara’ stiebagumbių pumpurų sudygimui bei sacharidų kiekiui pumpuruose (3 pav.). Didesni sacharidų kiekiai nustatyti tamsoje laikytų bulvių stiebagumbių apikaliniuose pumpuruose nei šviesos paveiktų. Šviesos spektras taip pat lėmė nevienodą apikalinių ir šoninių pumpurų sudygimą. Daugiausia sudygusių pumpurų rasta ir didžiausias apikalinio dominavimo slopinimas nustatytas pagrindinių apšvietimo komponenčių (raudonų, mėlynos ir tolimosios raudonos) poveikyje daigintose bulvėse, kas sutapo su didesniu nustatytu monosacharidų kiekiu šoninių bulvės stiebagumių pumpurų zonoje. Toks apikalinio dominavimo slopinimas lemtų daugiau nei vieno bulvės stiebo išauginimą, o tai padidintų jų derlių.

Nagrinėjant atskirų šviesos komponenčių poveikį augalų fotosintezės sistemos ir produktyvumo pokyčiams daug darbų atlikta su salotomis. Salotose ‘Grand rapids’, augintose po raudonų ir tolimosios raudonos LED komponenčių deriniu (be mėlynos šviesos), chlorofilų kiekis nekito visą augimo periodą, bet žymiai sumažėjo eksperimento pabaigoje. Tiriant kitus apšvietimo spektro derinius chlorofilų kiekis kito augalui vystantis, todėl galima daryti prielaidą, kad mėlynos šviesos trūkumas ir perteklinis raudonos šviesos srautas paspartino natūralius salotų senėjimo procesus (Brazaitytė ir kt., 2006).

Dvikomponentis raudonos (640 nm) ir trumpų bangų ilgio ciano (500 nm), mėlynos (460 nm) arba UV-A (365 nm) šviesą emituojančių diodų apšvietimas lėmė žymius sacharidų sudėties ir kiekio pokyčius ‘Grand rapids’ salotose, augintose uždarose fitotrono kamerose (Urbonavičiūtė ir

kt., 2007b). Didžiausias sacharidų kiekis nustatytas salotose, augintose raudonos ir mėlynos komponenčių poveikyje. Padidėję sacharozės ir heksozių kiekiai rodo spartesnius gyvybinius procesus augaluose, nes sacharozės metabolizmas siejamas su jautria augalo vystymosi savireguliacijos sistema. Tai kartu lemia ir vidinės salotų, kaip maistui vartojamos žalumyninės daržovės, kokybės bei skonio aspektus. Aukštesnę maistinę kokybę lemia santykinai didesnis monosacharidų kiekis daržovėse. Pastebima, kad salotų auginimas raudonos ir ciano šviesos komponentės poveikyje slopino disacharidų sintezę: fruktozės kiekiai vyravo iš visų angliavandenių, tačiau bendra sacharidų koncentracija buvo žymiai mažesnė. Tokia metabolizmo valdymo galimybė galėtų būti taikoma pramoniniam salotų auginimui dirbtinio apšvietimo fone (Urbonavičiūtė ir kt., 2007b). Analogiški teigiami mėlynos šviesos efektai salotų augimui, fotosintezės pigmentų kiekiui ir sacharidų kiekiui nustatytas ir šiltnamyje tiriant papildomų mėlynų ir žalių LED šviesos efektus „baby leaf“ mažosioms salotoms, augintoms po HPS apšvietimu (Sirtautas ir kt., 2014).

Daug dėmesio raudonos šviesos efektams fotosintezės procesams ir pirminių metabolitų kiekiui salotose skirta PHYTOLED[5] projekte atliekant taikomuosius originalios konstrukcijos apšvietimo įrenginio, skirto žalumyninių daržovių maistinės kokybės gerinimui, tyrimus (plačiau žr. 4 skyriuje). Čia salotos, išaugintos gamybinio šiltnamio sąlygomis po natūraliu ir HPS apšvietimu, technologinės brandos tarpsniu kelias dienas prieš derliaus nuėmimą papildomai apšviestos raudona 638 nm kietakūne šviesa. 1–6 paras papildoma raudona šviesa paveiktose salotose nustatytas didesnė sacharidų, ypač sacharozės koncentracija, heksozių ir sacharozės santykis kito 1,1–2,9. O palyginamuose augaluose jis buvo žymiai didesnis (svyravo 5–10). Raudonos šviesos paveiktose salotose sukaupta ir daugiau karotenoidų; karotenoidų ir chlorofilų *a* ir *b* santykis padidėjo daugiau nei du kartus jau po dviejų dienų švitinimo; stebėtas sulėtėjęs salotų augimas. Padaryta prielaida, kad raudonos šviesos srauto perteklius sukelia salotų senėjimo procesus, kas neigiamai veikia jų išorinę ir vidinę kokybę (Samuolienė ir kt., 2009b).

Nors UV-A spinduliuotė sukelia abiotinį stresą, bet nedideli jos kiekiai gali padidinti fotosintezės pigmentų kiekį, stimuliuoti augalų augimą, o ilgesnių UV-A LED bangų šviestukai gali būti tinkami kietakūnio apšvietimo sistemose auginant kai kuriuos augalus (Urbonavičiūtė ir kt. 2007b; Brazaitytė ir kt., 2010d; Brazaitytė ir kt., 2015b (spaudoje). UV-B spinduliuotė,

didėjanti natūraliomis sąlygomis pastarąjį dešimtmetį, lemia neigiamus augmenijos būklės ir produktyvumo pokyčius. Lietuvoje ultravioletinės spinduliuotės intensyvumas pradėtas stebėti tik nuo 2000 m. Lietuvos hidrometeorologijos tarnyba UV spinduliuotės intensyvumą matuoja Kauno meteorologijos ir Palangos aviacinės meteorologijos stotyse (Jonavičienė, 2005). 2003–2006 m. vykdyto APLIKOM[1] projekto metu siekta ištirti šios spinduliuotės, kaip vieno kompleksinių klimato ir aplinkos sąlygų kitimo veiksnių, poveikį miškų ir agrosistemų augmenijos būklei, morfogenezei ir produktyvumui. Vienas šio darbo keliamų uždavinių – modeliuotomis klimato ir aplinkos sąlygomis (fitokamerose) įvertinti skirtingo intensyvumo UV-B spinduliuotės įtaką augalų biocheminės sudėties pokyčiams. Tyrimais nustatyta, kad dėl UV-B poveikio chlorofilų kiekis labiausiai sumažėjo paprastojo miežio vasarinės formos ir sėjamojo žirnio atvejais. Esant maksimaliai iš tirtų dozių (9 kJ m^{-2}) bendras chlorofilų kiekis paprastojo miežio vasarinės formos lapuose sumažėjo (palyginti su kontrole) perpus, o sėjamųjų žirnių lapuose – 30 %. Tačiau daugelio kitų tirtų veislių lapuose veikiant augalus skirtingomis UV-B dozėmis kito palyginti nedaug, o raudonojo dobilo ir sėjamosios pipirnės lapuose bendras chlorofilų ir karotinoidų kiekis didėjant UV-B dozei gana ryškiai didėjo. Manoma, kad UV-B absorbuojantys pigmentai, tokie kaip flavonoidai bei karotenoidai, galėjo apsaugoti šių fotosintezės sistemą nuo žalingo UV-B spinduliuotės poveikio (Juknys ir kt., 2005; APLIKOM[1] ataskaita; Brazaitytė ir kt., 2008; Juozaitytė ir kt., 2008; Sakalauskaitė, 2009). Teigiama, kad dėl UV-B spinduliuotės poveikio augaluose kaupiama daugiau angliavandenių (Baier ir kt., 2005). Analizuojant mono- ir disacharidų kaupimąsi skirtingų UV-B dozių poveikį patyrusių valgomųjų ridikėlių lapuose nustatyta, kad didėjant UV-B dozei ridikėlių lapuose mažėja monosacharidų – fruktozės ir gliukozės – kiekis bei didėja disacharidų – galaktozės ir maltozės – kiekis. Esant pačioms didžiausioms iš tirtų UV-B dozių pradėjo vėl daugiau kauptis fruktozės ir gliukozės. Morkų lapuose labai kito tik monosacharidų kiekis, tačiau nuoseklaus dėsningumo, kaip ridikėlių lapuose, negauta. Galima teigti, kad UV-B spinduliuotės poveikis cukrų metabolizmui yra savitas rūšiai ir priklauso nuo genetinių augalo savybių, bendros būklės bei kitų aplinkos sąlygų poveikio (Sakalauskaitė, 2009).

Nagrinėjant fotosintezės valdymo klausimus būtina paminėti Fizinių ir technologijos mokslų centro Fizikos instituto mokslininkų, prof. habil. dr. L. Valkūno ir kolegų vykdomų darbų indėlį aiškinant sužadinimo ir krūvio

pernešimo reiškinius fotosintezėje (Barzda ir kt., 2000; Trinkūnas ir kt., 1999). Buvo nustatyta, kad augalai sugeba molekuliniu lygmeniu greitai prisitaikyti prie besikeičiančių aplinkos sąlygų ir vykdyti fotosintezę vienodai efektyviai tiek ryškioje šviesoje, tiek prieblandoje. Fotoapsauginis nefotocheminis elektronų perdavimas (NPQ) aukštesniuosiuose augaluose yra energijos perdavimo gaudyklių suformavimo šviesą sugeriančiosiose II fotosistemos (PSII) anteniniuose kompleksuose rezultatas (Duffy ir kt., 2013). Dinamiškai reguliuojamas silpnų energijos gaudyklių kiekis leidžia augalui optimaliai parinkti tokią jų koncentraciją, kad būtų užtikrinta apsauga nuo visų galimų fotopažeidimų. Tačiau, dėl to nė kiek nenukenčia reakcijų centrai, o tai leidžia jiems atlikti savo darbą vienodai efektyviai, nepriklausomai nuo fotosintetiškai aktyvios spinduliuotės srauto.

Visgi, agronomiškai augalų dirbtinio apšvietimo sistemos turi būti sumodeliuotos taip, kad jų apšvietimo srautas užtikrintų normalų augalo vystymąsi, fotosintezės procesus ir metabolitų sintezę bei tuo pat metu atitiktų ekonominę perspektyvą. Atlikti tyrimai optimalaus *Brassica* „mikrožalumynų“ LED spinduliuotės srautui parinkti. Nustatyta, kad esant mažesniam apšvietimo intensyvumui sumažėjo sacharozės kiekis. Priklausomai nuo rūšies, didžiausi sacharozės kiekiai nustatyti skirtingo intensyvumo spinduliuotės poveikyje: ropiniame kopūste esant 545 μmol m^{-2} s^{-1}, kininiame kopūste – 440 μmol m^{-2} s^{-1}, skroteliniame kopūste – 330 μmol m^{-2} s^{-1} (atitinkamai 11,4, 6, 9,5 kartus daugiau) palyginti su eksperimente įprastiniu laikytu 220 μmol m^{-2} s^{-1} spinduliuotės srautu. Augalų, augintų esant 110–330 μmol m^{-2} s^{-1} intensyvumui, chlorofilų indeksas nustatytas patikimai mažesnis. Taigi padidėjęs chlorofilų ir karotenoidų kiekis nulemtas intensyvesnės spinduliuotės. Apibendrinus visus tyrimo rezultatus, priklausomai nuo *Brassica* „mikrožalumynų“ rūšies, parinktas optimalus 320–440 μmol m^{-2} s^{-1} LED spinduliuotės srautas (Samuolienė ir kt., 2013a).

Praktiniu požiūriu svarbus klausimas augalų fotofiziologijoje yra apie išliekamąjį šviesos poveikio pirmaisiais ontogenezės tarpsniais efektą vėlesniam augimui ir vystymuisi. Pomidorų, agurkų daigai, išauginti po skirtingo spektro kietakūniu apšvietimu, ne tik skyrėsi augimo rodikliais, fotosintezės pigmentų, sacharidų audiniuose, bet šie apšvietimo efektai nagrinėti ir išsodinus daigus į šiltnamius su įprastiniu apšvietimu. Nustatyta, kad patikimai didesnį fotosintezės pigmentų kiekį šiltnamio sąlygomis kaupė pomidorų daigai ‘Raissa’ F_1 prieš tai išauginti po pagrindinių LED (447, 638, 669, 731 nm) ir papildomos UV (380 nm) komponenčių šviesa fitotrone. Po

poveikio ši tendencija išlieka dar dvi savaites šiltnamyje. Spektro papildymas geltona (595 nm) šviesa nelėmė pigmentų mažėjimo, tačiau vėliau daigams augant nustatytas patikimai mažesnis chlorofilų kiekis. Manoma, kad geltona šviesa pagrindinio spektro sudėtyje gali sutrikdyti fotosintezės procesus, lemti senėjimą ir mažinti augalų produktyvumą. Po vieno ir dviejų mėnesių augimo šiltnamyje periodo skirtumai tarp fotosintezės pigmentų kiekių buvo nežymūs. Patikimai didesnis chlorofilų *a* ir *b* santykis pomidorų daigų lapuose nustatytas taip pat spektrą papildžius geltona šviesa, tačiau vėliau šis pigmentų santykis nustatytas didesnis daiguose, prieš tai apšviestuose ir papildoma oranžine šviesa (Brazaitytė ir kt., 2009c). Agurkų 'Mandy' F_1 daigai, auginti po LED apšvietimu, kaupė mažiau monosacharidų palyginti su augalais, augintais po aukšto slėgio natrio (HPS) lempomis. Mažiausias jų kiekis nustatytas daiguose, apšviestuose papildomų UV-A (380 nm) ir geltonos (595 nm) komponenčių derinyje su pagrindiniu LED (447, 638, 669, 731 nm) spektru. Tačiau patikimai didesnis maltozės kiekis nustatytas daiguose, apšviestuose papildoma geltona ir oranžine šviesa. Papildoma geltona šviesa ypač stimuliavo disacharidų sintezę, todėl dėl jos poveikio agurkų daigai sukaupė tris kartus daugiau maltozės palyginti su kontroliniu HPS lempų apšvietimu, rasta sacharozės, kurios neaptikta daiguose, augintuose po kitais LED apšvietimo deriniais. Skirtingi apšvietimo deriniai neturėjo įtakos chlorofilų *a* ir *b* pigmentų kiekiui agurkų lapuose. O mažiausias chlorofilų *a* ir *b* santykis nustatytas agurkų daiguose, augintuose veikiant žalios (520 nm) ir oranžinės (622 nm) šviesos komponentėms. Padidėjęs šių augalų chlorofilų / karotenoidų santykis patvirtina, kad buvo tinkamos apšvietimo sąlygos. Augalai nepatyrė streso dėl netinkamo apšvietimo – karotenoidų kiekis nepadidėjo. Mažesnį chlorofilo *a* / *b* santykį galėjo lemti padidėjusi chlorofilo *b* sintezė (Brazaitytė ir kt., 2009b).

Aprašyti pagrindiniai fotofiziologiniai efektai apibendrinti 1 lentelėje.

1 lentelė. Šviesos spektro efektai fotosintetiniams pigmentams ir pirminių metabolitų kiekiui augaluose

	Apšvietimo sąlygos	Efektas	Augalas	Šaltinis*
Tolimoji raudona 700–740 nm	731 nm LED derinyje su mėlyna 455 nm, raudona 638 ir 669 nm LED šviesa fitotrone	• Didesnis fotosintezės pigmentų kiekis • Didesnės sacharidų koncentracijos hipokotilyje ir lapuose	Valgomasis ridikėlis 'Faraon'	[142]
Raudona 625–700 nm	Raudoni 640 nm LED derinyje su 660 nm ir mėlyna 455 nm LED šviesa fitotrone	• Sukaupta daugiau chlorofilų *a*, *b* ir karotenoidų	Paprastoji morka 'Garduolė 2'	[136, 150]
	Raudoni 638 nm LED derinyje su 669 nm, mėlyna 455 nm, tolimąja raudona 731 nm LED šviesa fitotrone	• Sukaupta daugiau sacharidų apikaliniuose pumpuruose	Valgomosios bulvės 'Solara' stiebagumbiai	[76]
	Raudona 638 nm šviesa, taikoma 3 dienas prieš derliaus nuėmimą šiltnamyje	• Didesnis karotenoidų kiekis • Didesnis sacharidų, ypač sacharozės, kiekis	Valgomoji salota 'Grand rapids'	[140]
Geltona – oranžinė 550–625 nm	Geltoni 595 nm LED papildomi pagrindiniam 638 nm, 447 nm, 669 nm ir 731 nm LED apšvietimo spektrui fitotrono kamerose	• Didesnis chlorofilo *a* ir karotenoidų kiekis bei chlorofilų ir karotinoidų santykis • Didesnis chlorofilų *a*/*b* santykis • Didesnė maltozės koncentracija	Paprastojo agurko 'Mandy' F1 daigai Valgomojo pomidoro 'Raissa' F1 daigai Paprastojo agurko 'Mandy' F1 daigai	[28, 27]
	Oranžiniai 622 nm LED papildomi pagrindiniam 638 nm, 447 nm, 669 nm ir 731 nm LED apšvietimo spektrui fitotrono kamerose	• Didesnė maltozės koncentracija	Paprastojo agurko 'Mandy' F1 daigai	[27]

*Skaičius atitinka šaltinio numerį literatūros sąraše.

1 lentelės tęsinys kitame puslapyje

1 lentelės tęsinys

Žalia 490–550 nm	Žali 520 nm LED papildomi pagrindiniam 638 nm, 447 nm, 669 nm ir 731 nm LED apšvietimo spektrui fitotrono kamerose	• Didesnis chlorofilų ir karotinoidų santykis	Paprastojo agurko ‘Mandy’ F1 daigai	[27]
Mėlyna 425–490 nm	Mėlyna 455 nm derinyje su raudona 640 nm LED šviesa fitotrone	• Didesnis fruktozės ir gliukozės kiekis lapuose ir pumpuruose	“Frigo” braškių daigai ‘Elkat’	[141]
		• Didesnis chlorofilų a/b santykis	“Frigo” braškių daigai ‘Elkat’	[141]
		• Didesnis sacharidų kiekis	Valgomasis ridikėlis ‘Faraon’	[142]
			Valgomoji salota ‘Grand rapids’	[187]
UV-A 380–315 nm	UV-A 380 nm LED papildomi pagrindiniam 638 nm, 447 nm, 669 nm ir 731 nm LED apšvietimo spektrui fitotrono kamerose	• Didesnis fotosintezės pigmentų kiekis	Valgomojo pomidoro ‘Raissa’ F1 daigai	[27]

Apibendrinus, šviesos spektro kokybė (sudėtis) turi įtakos fotosintezės procesams, grynajam fotosintezės produktyvumui bei pirminių metabolitų biosintezei. Fotosintezės sistemai svarbus tiek skirtingų raudonų, tiek mėlynos ir raudonos apšvietimo spektro komponenčių santykis. Be to, bendros tendencijos leidžia manyti, kad šviesos signalai, juntami specifinių fotoreceptorinių sistemų, kontroliuoja augalų augimą ir vystymąsi, o fotosintezės aparatas ne tik aprūpina metabolitais morfogenezės procesus, bet ir tiesiogiai juose dalyvauja.

3. Augalų fotomorfogenezės valdymas

3.1 Daržovių daigų šviesokultūros optimizavimas

Nors elektros lempos augalams auginti naudojamos jau apie 150 metų, tačiau Lietuvoje pirmieji darbai taikant papildomą augalų apšvietimą, mūsų žiniomis, pradėti tik šeštajame praėjusio amžiaus dešimtmetyje. Vytėnų bandymų stotyje pastatytame šiltnamyje 1958 m. mokslininkas A. Šidlauskas įrengė papildomo pomidorų daigų apšvietimo bandymus. Palygintas papildomam apšvietimui naudotų paprastų elektros ir liuminescencinių lempų poveikis pomidorų daigų raidai ir derliui. Tyrimais buvo nustatyta, kad papildomas apšvietimas pomidorų vystymąsi pagreitino nežymiai ir tik anksčiau pasėti pomidorai pradėjo anksčiau žydėti ir megzti. Bendram derliui papildomas pomidorų daigų švitinimas įtakos neturėjo, tačiau nustatyta, kad tokie daigai šiek tiek anksčiau pradėjo derėti. Papildomo augalų švitinimo tyrimai buvo atliekami ir gamybinėmis sąlygomis. A. Šidlauskas 1963 m. Panerio tarybinio ūkio šiltnamyje įrengė papildomo pomidorų daigų švitinimo eksperimentą naudojant liuminescencines dienos šviesos lempas. Šiomis apšvietimo sąlygomis auginti daigai buvo geriau išsivystę – turėjo dviem lapais daugiau, buvo storesniais stiebais ir pradėjo derėti 9 dienomis anksčiau, negu neapšviesti pomidorai, nors bendram derliui papildomas pomidorų daigų švitinimas poveikio neturėjo (Petkevičienė, 1988).

Vėliau daržovių daigų papildomo apšvietimo tyrimus pratęsė Vytėnų bandymų stoties mokslo darbuotoja G. Gasperavičiūtė. 1963–1966 m. Panerio tarybiniame ūkyje atliktais eksperimentais nustatyta, kad papildomai apšviestų liuminescencinėmis dienos šviesos lempomis agurkų daigų augimo trukmė sutrumpėja 1,5–1,8 karto, o derėjimo pradžia pagreitėja 4–19 dienų. Vėlesniais metais ši mokslininkė tyrė liuminescencinių lempų naudojimą derantiems agurkams apšviesti. Nustatyta, kad papildomas apšvietimas pagreitino agurkų augimą ir vystymąsi, o jų derlius padidėjo 3–4 kartus. G. Gasperavičiūtė 1975–1977 m. Vilniaus šiltnamių kombinate tyrė tam laikotarpiui naujų gyvsidabrio lempų poveikį pomidorų daigams. Nustatyta, kad tinkamiausias pomidorų daigų augimui ir vystymuisi – 16 val.

per parą papildomas švitinimas. Tyrimais taip pat nustatyta tinkamiausia elektros srovės galia, atstumas tarp lempų ir daigų, daigų išsivystymo tarpsnis (Gasperavičiūtė, 1977; Petkevičienė, 1988).

1987–1989 m. J. Šidlauskaitė (Jankauskienė), studijuodama Leningrado žemės ūkio instituto aspirantūroje, tyrė didelio slėgio elektros lanko liuminescencinių gyvsidabrio (DRLF–400, DRLF–400 su žaliuzių ekranu) ir metalohalogeninių (DRI–400, DM4–6000) lempų poveikį agurkų daigams. Nustatyta, kad daigai, auginti po DRLF–400 su žaliuzių ekranu ir DM4–6000, sparčiau augo ir vystėsi. Agurkų daigų auginimas po šiomis lempomis buvo 5–10 dienų trumpesnis ir derėti jie pradėjo 3–4 dienom anksčiau. Tačiau daigai dėl lempų spektre vyraujančių raudonųjų spindulių buvo patįsę. Agurkų daigų, išaugintų po metalohalogeninėmis lempomis, šaknų sistema buvo didesnė, lapai storesni, juose daugiau ląstelių ir žiotelių, kas nulėmė intensyvesnį fotosintezės procesą (Šidlauskaitė, 1990).

Paskutiniame praėjusio amžiaus dešimtmetyje Lietuvos sodininkystės ir daržininkystės instituto mokslininkai L. Petkevičienė, J. Jankauskienė, A. Brazaitytė kartu su kolega V. Kazėnu iš Lietuvos žemės ūkio universiteto tyrė aukšto slėgio natrio ir metalohalogeninių lempų, pradėtų naudoti vietoje mažo energetinio efektyvumo didelio slėgio gyvsidabrio lempų, apšvietimo poveikį pomidorų ir agurkų daigams (4 pav.). 1991–1992 m. atliktų tyrimų duomenimis, nustatyta, kad pomidorų daigai, augę po aukšto slėgio natrio lempomis, vystėsi sparčiau. Jie buvo IX–X organogenezės etape (pagal F. Kuperman), t. y. žydėjo arba jau buvo užmezgę vaisius. Be to, jų lapų plotas ir žalioji masė buvo didesni. O pomidorų daigai, augę po gyvsidabrio lempomis buvo tik VII–VIII etape, t. y. tik suformavę pumpurus (Brazaitytė ir kt., 1994). 1997–1999 m. tyrimuose fitotrono kamerose buvo palygintas natrio SON-T Agro ir SON-T Comfort 400 bei metalohalogeninių HPI-T 400 lempų poveikis pomidorų ir agurkų daigams. Daigai, augę po natrio lempomis, turėjo didesnį lapų plotą bei užaugino daugiau žalios masės. Tačiau dėl jų spektre vyraujančių geltonų, oranžinių, raudonų spindulių jie buvo ištįsę, palyginti su augusiais po metalohalogeninėmis lempomis, kurių spektre daugiau mėlynų spindulių. Po pastarosiomis lempomis augusiuose daržovių daiguose intensyviau vyko fotosintezės procesai, tačiau pomidorų derliui tai neturėjo teigiamos įtakos. Didžiausias derlius gautas iš tų pomidorų, kurių daigai augo po SON-T Comfort 400 lempomis. Pomidorų ir agurkų daigai, augę po minėtomis lempomis, vystėsi panašiai (Jankauskienė ir kt., 2001; Kazėnas ir kt., 2001).

4 pav. DLRF-400 gyvsidabrio lempos ir SON-T Agro aukšto slėgio natrio lempos „Neveronių šiltnamiuose“ ir L. Petkevičienė, vadovavusi tyrimams

Tiriant šviesos poveikį daržovių daigams kokybiškai naujas etapas buvo pradėtas 2003 m. vykdant projektą HORTILED[6]. Šio ir PHYTOLED[5] projekto metu bei jiems pasibaigus tirtas kietakūnės šviesos poveikis pomidorų, agurkų ir paprikų daigams (5 pav.). Tyrimai buvo vykdomi dviem kryptimis: pirma – tai vien kietakūnio apšvietimo įrenginių, o antra – mišraus įprastinių lempų ir kietakūnio apšvietimo įrenginių poveikis daržovių daigų augimui ir vystymuisi. Eksperimentams, kur augalai buvo auginami fitotrono kamerose naudojant vien tik kietakūnį apšvietimą, taikytas modulis, sudarytas iš penkių puslaidininkinių lempų su skirtingais šviestukų deriniais. Kaip pagrindiniai visose lempose buvo naudoti 447, 638, 669 ir 731 nm bangos ilgio šviestukai, kurių bangų ilgiai atitiko fotosintetinių ir fotomorfogenetinių pigmentų sugertiems smailėms. Atskirose lempose naudoti tokie papildomi šviestukai: 380 nm, 520 nm, 595 nm, 622 nm. Tyrimų rezultatai parodė, kad augalų reakcija į skirtingus apšvietimų derinius labai priklausė nuo jų rūšies. Šviesos diodų apšvietimo, sudaryto iš pagrindinių mėlynų, raudonų ir tolimų raudonų bangų šviestukų, papildymas 520 nm (žaliais) diodais turėjo teigiamą poveikį agurkų daigų augimui ir vystymuisi. Jie vystėsi sparčiau, t. y. eksperimento pabaigoje labiausiai išsivystę jų žiedynai buvo VII organogenezės etape (pagal F. Kuperman), o po kitais apšvietimo deriniais – V–VI etape. Daigai augimo pabaigoje buvo suformavę daugiau lapų, todėl buvo aukštesni. Papildoma žalia šviesa lėmė, kad šie daigai buvo storesni, turėjo didesnę žalią ir sausą masę bei didesnį chlorofilų kiekį lapuose palyginti su daigais, augusiais po puslaidininkinėmis lempomis su pagrindiniu šviestukų rinkiniu. Šie augalai, persodinti į šiltnamį, pradėjo anksčiau žydėti ir derėti. Papildomi UV-A (380 nm) šviesos diodai lėtino agurkų daigų augimą ir vystymąsi. Papildoma geltona ir oranžinė šviesa puslaidininkinės lempos apšvietime agurkų daigams turėjo priešingą

poveikį. Papildoma geltona šviesa (595 nm) panašiai kaip ir UV-A, mažino agurkų daigų augimą ir vystymąsi. Oranžinės (622 nm) poveikis daigams buvo panašus kaip ir žalios (Brazaitytė ir kt., 2009a).

Analogiškais eksperimentais su pomidorų daigais gauti priešingi rezultatai. Pagrindinio mėlynos, raudonos ir tolimosios raudonos bangų kietakūnio apšvietimo spektro papildymas UV-A (380 nm) šviestukais skatino pomidorų daigų vystymąsi. Jie turėjo didesnį pradmeninį žiedyną ir suformavę daugiausia žiedų. Tokio apšvietimo poveikyje pomidorų daigai turėjo didžiausią lapų plotą ir trumpiausius hipokotilius. Papildoma žalia (520 nm) ir oranžinė (622 nm) šviesa, priešingai negu tyrimuose su agurkais (Brazaitytė ir kt., 2009a), lėtino pomidorų vystymąsi bei fotosintezės pigmentų sintezę. Tarp pomidorų daigų, papildomai švitintų žalia (520 nm) šviesa, dar buvo augalų VI organogenezės etape, jie turėjo mažiausią žiedyną ir suformavę mažiausia žiedų. Augalai, papildžius pagrindinį spektrą oranžiniais 622 nm spinduliais, suformavo mažiausią lapų plotą ir žalią antžeminę masę, tačiau jų šaknų masė buvo didesnė (Brazaitytė ir kt., 2009b).

Teigiamą poveikį saldžiųjų paprikų daigų augimui turėjo pagrindinio spektro papildymas geltona 595 nm šviesa. Tokio apšvietimo poveikyje jie suformavo didžiausią lapų plotą ir užaugino daugiau žalios ir sausos masės, palyginti su kitais apšvietimo deriniais. Papildoma geltona šviesa skatino ir saldžiųjų paprikų daigų vystymąsi. Eksperimento pabaigoje jų augimo kūgelis buvo didžiausias ir jie buvo pasiekę X organogezės etapą, t. y. jau pradėję formuoti vaisius. Papildoma žalia 520 nm šviesa pagrindinių švies-

5 pav. Agurkų daigai po LED šviestuvu fitotrone ir kombinuoto apšvietimo LED lempa šiltnamyje

tukų rinkinyje slopino saldžiųjų paprikų augimą ir vystymąsi (duomenys neskelbti). Šios serijos eksperimentuose nustatyta, kad daržovių daigai naudojant aukšto slėgio natrio lempų apšvietimą fitotrono kamerose lėčiau augo ir vystėsi. Skirtingas apšvietimas neturėjo esminio poveikio bendram derliui (Brazaitytė ir kt., 2009a; 2009b).

Kiti tyrimai, vykdyti su kietakūnio apšvietimo įrenginiais fitotrono kamerose, atlikti siekiant nustatyti mėlynos, raudonos ir tolimos raudonos šviesos bei jų santykio poveikį agurkų daigams. Šie eksperimentai parodė, kad vien raudonos šviesos jų auginimui neužtenka. Agurkų daigų, tik raudonos ir tolimos raudonos šviesos poveikyje, hipokotiliai buvo plonesni ir du kartus ilgesni, palyginti su apšvietimo deriniu, kur mėlyna šviesa sudarė 15 %. Nors šie augalai suformavo didesnį lapų plotą, tačiau jų sausoji masė, ypač šaknų, buvo mažiausia. Agurkų daigai, augę po apšvietimu su 5 % mėlynos šviesos, buvo užauginę mažiau lapų, mažesnį lapų plotą ir žalią masę. Hipokotilio ilgis mažėjo, o sausoji masė didėjo didėjant mėlynos šviesos procentui apšvietimo deriniuose. Didžiausia sausoji šaknų masė buvo agurkų daigams augant po apšvietimu su 10 % mėlynos šviesos. Tyrimai parodė, kad norint užauginti kokybiškus agurkų daigus naudojant kietakūnį apšvietimą, mėlynos (445 nm) šviesos dalis turi sudaryti ne mažiau kaip 10 %. Tokiomis sąlygomis užaugo kompaktiški daigai, suformavę pakankamą lapų plotą bei didelę šaknų masę, kas nulemia optimalų vystymąsi po persodinimo į šiltnamį (Brazaitytė ir kt., 2010a; Brazaitytė ir kt., 2012). Pomidorų daigų švitinimas tik įvairių bangos ilgių raudona šviesa, kaip ir agurkų, lėmė jų tįsimą. Šie augalai užaugo dvigubai aukštesni, palyginti su augalais, augusiais po moduliais, turėjusiais ir mėlynų bangų LED (Brazaitytė ir kt., 2010c). Šviesos spektro efektai daržovių daigams pristatyti 2 lentelėje.

Tiriant įprastinių ir puslaidininkinių lempų mišrų apšvietimą pirmieji eksperimentai atlikti naudojant aukšto slėgio natrio lempas (HPS) ir papildomai švitinant mėlynos (455 nm) šviesos diodų lempomis. Buvo tirtas tokio apšvietimo poveikis agurkų, pomidorų ir saldžiosios paprikos daigams. Papildomos mėlynos šviesos poveikis daržovių daigų augimui ir vystymuisi priklausė nuo jų rūšies. Nustatyta, kad ji neturėjo teigiamo poveikio agurkų daigams. Papildomos mėlynos šviesos poveikyje jie buvo suformavę mažesnį lapų plotą, žaliąją masę ir sintetino žymiai mažiau fotosintezės pigmentų. Agurkų daigų vystymuisi ši šviesa neturėjo poveikio. O pomidorų daigų vystymąsi ši šviesa skatino. Jie pralenkė daigus, papildomai nešvitintus mėlynais LED, vienu etapu ir buvo VIII organogenezės etape,

2 lentelė. Šviesos spektro efektai daržovių daigams

	Apšvietimo sąlygos	Efektas	Augalas	Šaltinis*
Tolimoji raudona 700–740 nm Raudona 625–700 nm	638, 669 ir 731 nm LED fitotrono kamerose	• Hipokotilio tįsimas • Didesnis lapų plotas • Mažesnė šaknų sausoji masė • Didesnis fotosintezės pigmentų kiekis	Paprastojo agurko 'Mandy' F1 daigai	[33]
Geltona – oranžinė 550–625 nm	622 nm oranžiniai LED papildomi pagrindiniam 638 nm, 447 nm, 669 nm ir 731 nm LED fitotrono kamerose	• Paskatino augimą	Paprastojo agurko 'Mandy' F1 daigai	[27]
Žalia 490–550 nm	520 nm žali LED papildomi pagrindiniam 638 nm, 447 nm, 669 nm ir 731 nm LED apšvietimui fitotrono kamerose	• Paskatino augimą	Paprastojo agurko 'Mandy' F1 daigai	[27]
	505 nm LED papildomi HPS apšvietimui ir natūraliam apšvietimui šiltnamyje	• Didesnė fotosintezės pigmentų koncentracija • Didesnis lapų plotas • Didesnė sausoji ir žalioji augalų masė	Paprastojo agurko 'Mirabelle' F1 daigai Valgomojo pomidoro 'Magnus' F1 daigai Saldžiosios paprikos 'Reda' daigai	[147]
		• Mažesnė hipokotilio elongacija	Paprastojo agurko 'Mandy' F1 daigai	[111]

*Skaičius atitinka šaltinio numerį literatūros sąraše.

2 lentelės tęsinys kitame puslapyje

2 lentelės tęsinys

	Apšvietimo sąlygos	Efektas	Augalas	Šaltinis*
Žalia 490–550 nm	530 nm LED papildomi HPS apšvietimui ir natūraliam apšvietimui šiltnamyje	• Didesnė fotosintezės pigmentų koncentracija • Paspartino vystymąsi	Paprastojo agurko 'Mirabelle' F1 daigai	[147]
		• Didesnis lapų plotas • Didesnė sausoji ir žalioji augalų masė • Mažesnė hipokotilio elongacija	Paprastojo agurko 'Mandy' F1 daigai	[111]
Mėlyna 425–490 nm	Mėlyni 455 nm LED papildomi HPS ir natūraliam apšvietimui šiltnamyje	• Didesnė fotosintezės pigmentų koncentracija • Didesnis lapų plotas • Didesnė sausoji ir žalioji augalų masė	Paprastojo agurko 'Mirabelle' F1 daigai Valgomojo pomidoro 'Magnus' F1 daigai Saldžiosios paprikos 'Reda' daigai	[147]
		• Mažesnė hipokotilio elongacija • Didesnis lapų skaičius	Valgomojo pomidoro 'Magnus' F1 ir 'Cunero' F1 daigai	[34]
		• Slopino vystymąsi	Paprastojo agurko 'Mandy' F1 daigai	[111]
	Mėlyni 470 nm LED papildomi HPS ir natūraliam apšvietimui šiltnamyje	• Didesnė fotosintezės pigmentų koncentracija	Paprastojo agurko 'Mirabelle' F1, 'Mandy' F1 daigai	[147, 111]
		• Didesnis lapų plotas	Valgomojo pomidoro 'Magnus' F1 daigai	[147]
		• Didesnė sausoji ir žalioji augalų masė	Saldžiosios paprikos 'Reda' daigai	[147]
		• Mažesnė hipokotilio elongacija • Didesnis lapų skaičius	Valgomojo pomidoro 'Cunero' F1 daigai	[34]

*Skaičius atitinka šaltinio numerį literatūros sąraše.

2 lentelės tęsinys kitame puslapyje

2 lentelės tęsinys

UV-A 380–315 nm	380 nm UV-A papildomi pagrindiniam 638 nm, 447 nm, 669 nm ir 731 nm LED apšvietimui fitotrono kamerose	• Didesnis lapų skaičius ir plotas • Didesnė žalioji masė • Didesnis hipokotilio diametras	Valgomojo pomidoro 'Raissa' F1 daigai	[30]

t. y. buvo suformavę pumpurus. Nors pomidorų daigų augimo rodikliams toks apšvietimas neturėjo įtakos, tačiau mažino jų tįsimą. Didžiausią teigiamą poveikį papildoma mėlyna šviesa turėjo saldžiųjų paprikų daigams. Ji mažino šių daigų tįsimą, didino lapų plotą, žaliąją masę. Eksperimento pabaigoje saldžiųjų paprikų daigai veikiant mėlyniems spinduliams buvo jau peržydėję ir pradėję auginti vaisius (X organogenezės etapas), o be tokios šviesos poveikio jie dar žydėjo (IX organogenezės etapas). Papildomos mėlynos šviesos poveikyje visi daržovių daigai turėjo didesnę sausąją masę. Papildomas švitinimas mėlynais LED paankstino agurkų ir pomidorų žydėjimą šiltnamyje po persodinimo, tačiau derliaus ankstyvumui ir bendram derliui įtakos jau neturėjo (Brazaitytė ir kt., 2009c; Brazaitytė ir kt., 2010b).

Vėliau tokie tyrimai pratęsti papildant HPS lempų spektrą, be jau anksčiau minėtų 455 nm šviesos diodų lempų, dar ir 470, 505 ir 530 nm LED lempomis. Tyrimai, atlikti žiemos–pavasario laikotarpiu, parodė, kad papildomas 455, 470 ir 505 nm LED ir aukšto slėgio natrio lempų apšvietimas didino lapų plotą, žaliąją ir sausąją masę ir fotosintezės pigmentų kiekį visuose daržovių daiguose. Papildoma 530 nm šviesa skatino tik agurkų daigų vystymąsi ir didino fotosintezės pigmentų kiekį jų lapuose, bet neturėjo poveikio pomidorų ir saldžiųjų paprikų daigų augimui ir vystymuisi. Pomidorų daigų augimui ir vystymuisi palankesnė buvo papildoma 455 nm šviesa, o saldžiųjų paprikų – 470 nm. (Samuolienė ir kt., 2012c). Analogiški tyrimai su agurkų daigais rudens laikotarpiu parodė, kad papildoma 455 nm šviesa slopino jų augimą ir vystymąsi (Novičkovas ir kt., 2012). Tai rodo, kad papildomo apšvietimo poveikis priklauso ir nuo natūralių sąlygų. Tyrimų metu buvo palyginta skirtingų daržovių hibridų ir veislių daigų augimas ir vystymasis. Nors agurkų ir pomidorų hibridų reakciją į papildomą diodinį apšvietimą pagal kai kuriuos rodiklius skyrėsi, tačiau bendros tendencijos išliko (Brazaitytė ir kt., 2013a). O palyginus saldžiųjų paprikų veislės ir

hibrido reakciją į papildomą šviesos diodų apšvietimą, nustatyta, kad hibrido daigams toks apšvietimas buvo nepalankus – jie lėčiau augo ir vystėsi, palyginti su veislės daigais (straipsnis spaudoje).

Šiuo metu tokie darbai tęsiami tiriant daržovių daigų auginimą įvairiais metų laikotarpiais ir padidintu papildomu 455, 470, 505 ir 530 nm šviesos diodų lempų indėliu į bendrą jų ir aukšto slėgio natrio lempų apšvietimą. Pradėti tyrimai siekiant pakeisti aukšto slėgio natrio lempas į šviesos diodų lempas šiltnamiuose, prieš tai jas išbandžius fitotrono kamerose, kur išvengiama natūralios šviesos poveikio.

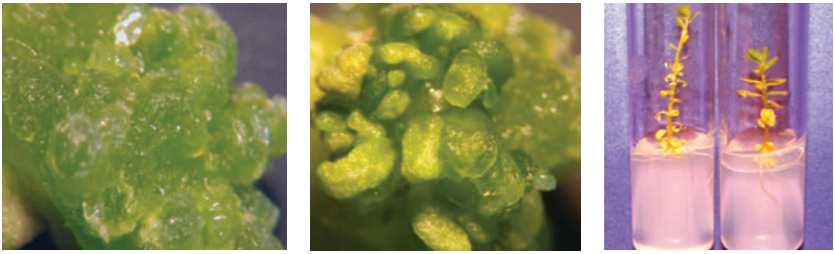
3.2 Šviesokultūra *in vitro* sistemoje

Izoliuotų audinių ir ląstelių kultūrų metodas Lietuvoje pradėtas naudoti maždaug nuo 1975 m. kuriant dekoratyvinių augalų dauginimo ir auginimo *in vitro* technologijas Vilniaus šiltnamių valstybinėje žemės ūkio įmonėje „Vilinta“. 8–9-ame praėjusio amžiaus dešimtmetyje šis metodas pradėtas taikyti pašarinių žolių selekcijoje, bulvių veislių devirusuotos sodinamosios medžiagos išauginimui Lietuvos žemdirbystės institute , sumedėjusių sodo augalų dauginimui *in vitro* Lietuvos sodininkystės ir daržininkystės institute, dekoratyvinių augalų mikrodauginimui Lietuvos žemės ūkio universitete, ekonomiškai svarbių Lietuvos ūkyje sumedėjusių augalų kultūrų mikroklo-niniam dauginimui Vilniaus universitete (Bandžiulienė ir kt.,1993). Augalų biotechnologijose taikomos įvairios manipuliacijos su augalų ląstelėmis, audiniais bei organais *in vitro* sistema. Sėkmingai augalų morfogenezei užtikrinti svarbus tinkamas apšvietimo fotonų srauto tankio ir spektro parinkimas. Tyrimams *in vitro* daugiausia naudojamas fluorescencinių lempų apšvietimas, apimantis platų šviesos bangų spektrą (350–750 nm) (Economou, Read, 1987). Augalams apšvieti nėra būtina tokio plataus spektro, sunaudojama daug elektros energijos, o sugeneruota šiluma sklinda aplinkoje. Dėl šilumos auginamos augalų kultūros negali būti arti šviesos dėl galimų pažeidimų ar fotostreso (Dutta-Gupta, Jotathu, 2013). Labai svarbus yra apšvietimo trukmės ir intensyvumo parinkimas. Tačiau tokių darbų naudojant fluorescenciness lempas Lietuvoje mažai. Lietuvos miškų institute tiriant nuo apšvietimo priklausančio poveikio europinio maumedžio ūglių vystymąsi nustatyta, kad intensyvus apšvietimas labai paskatino ilgų ašinių spyglių vystymąsi. Dauguma maumedžio eksplantų trumpos dienos sąlygomis suformavo ilgųjų ūglių užuomazgas (vietoje

ilgėjančių ašinių spyglių) besiskleidžiančių pumpurų viršūninėje zonoje (Žiauka, Kuusienė, 2007).

LED technologija, dėl galimybės parinkti konkretų šviesos spektrą ir fotonų srauto tankį, užtikrina geresnį specifinių augalo poreikių tenkinimą, palyginti su įprasto naudojimo fluorescencinėmis lempomis (Žukauskas ir kt., 2002, Tamulaitis ir kt., 2005). Kietakūnio apšvietimo taikymas *in vitro* technologijose pirmą kartą Lietuvoje pradėtas vykdant aukštųjų technologijų plėtros programos projektą HORTILED[6]. Vienas projekto tikslų buvo parinkti optimalius šviesos parametrus augalų regenerantų morfogenezei, organogenezei bei rizogenezei valdyti. LED apšvietimo tyrimai *in vitro* atlikti su sėmeniniais linais 'Szaphir' (6 pav.) parodė, kad pagrindinių komponenčių (447, 638, 669, 731 nm) srautas (~149–29, 96 μmol m^{-2} s^{-1}) nulėmė kultivuojamų sėmeninių linų morfogenezę. Nepriklausomai nuo šviesos srauto, linų eksplantai kalių formavo vienodu intensyvumu, tačiau organogenezės pradžios dienai įtakos turėjo būtent šviesos intensyvumas. Daugiausia organogeninių struktūrų kalius suformavo esant ~60 μmol m^{-2} fotonų srauto tankiui. Silpnesnės šviesos poveikyje kalius struktūrų neformavo, o stipresnės – kaliaus skirtumų nenustatyta. Spinduliuotės srautas nulėmė sėmeninių linų organogeninėse struktūrose sintetinamų augimo reguliatorių koncentracijas, o jų kiekis ir tarpusavio santykis turėjo įtakos linų morfogenezei *in vitro*. Kultivuojami eksplantai intensyviausiai sintetino giberelino rūgštį, auksiną ir zeatiną. Tai ir lėmė indukuoto kaliaus organogenezę esant ~60 μmol m^{-2} fotonų srauto tankiui. O mažesniame šviesos srauto tankyje minėtų fitohormonų kiekis buvo mažiausias ir lėmė silpną nediferencijuotų ląstelių proliferaciją (Blinstrubienė, 2005).

In vitro tyrimai su chrizantemomis VU Botanikos sode pradėti HORTILED[6] projekto metu ir toliau tęsti PHYTOLED[5] projekte (7, 8 pav.). Tyrimais pastebėta, kad eliminavus mėlyną šviesą iš bendro apšvietimo spektro,



6 pav. Fotofiziologiniai darbai su linais *in vitro* sistemoje

augalai tįso. Papildomo tyrimo metu pastebėta, kad mažėjant mėlynos (455 nm) šviesos intensyvumui didėja antžeminės dalies aukštis, šaknų skaičius ir ilgis, didėja sausos masės ir fotosintezės pigmentų kiekis.

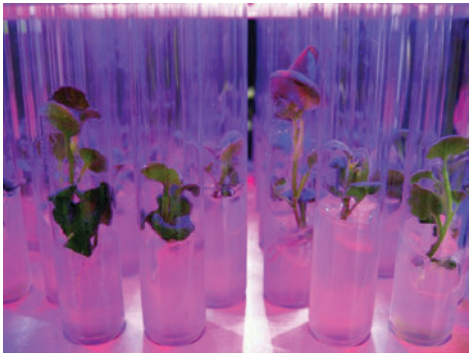
Intensyvesnė tolimosios raudonos (735 nm) spinduliuotė lemia didesnį aukštį, šaknies ilgį, žalios masės kiekį. Chrizantemų eksplantų skaičius su šaknelėmis (šaknelių santykis) ir šaknelių skaičius įsišaknijusiuose augaluose taip pat priklauso ir nuo tolimosios raudonos šviesos indėlio sraute. Šaknelių skaičius ir šaknijimosi santykis iš pradžių padidėjo 4 μmol m^{-2} s^{-1} poveikyje, tačiau tolesnis šios komponentės intensyvumo didinimas slopino šiuos parametrus. Pažymima, kad šaknelių formavimas yra jautresnis procesas mėlynos ir tolimosios raudonos šviesos atžvilgiu palyginti su lapų skaičiumi (Kurilčik ir kt., 2007; 2008a). Papildomų tyrimų metu nustatyta, kad priklausomai nuo tolimosios raudonosios šviesos fotonų kiekio chrizantemos auga skirtingai. Didėjant intensyvumui šaknelės ilgėjo, tačiau tarp ūglių tokia tiesinė priklausomybė nenustatyta. Sausoji ir žalioji augalo masės padidėjo tik silpniausio intensyvumo poveikyje. Taigi, šaknijantis chrizantemoms, jų žalioji ir sausoji masės mažėja.

Raudonos komponentės (640 nm) bendrame apšvietimo derinyje poveikis mažino visus minėtus parametrus, tačiau stimuliavo sausos masės kaupimąsi chrizantemose. Tai patvirtino ir tyrimo, atlikto siekiant įvertinant raudonų (640 nm ir 660 nm) komponenčių santykį, rezultatai. Iškėlus hipotezę, kad šaknų formavimasis priklauso nuo šviesos stimulo, kontroliniai chrizantemų eksplantai auginti tamsoje. Eksperimento pabaigoje chrizantemų eksplantai pasižymėjo ryškiais etioliacijos požymiais, beveik neturėjo šaknų arba buvo tik jų užuomazgos. Toks rezultatas patvirtino iškeltą hipotezę – mėlynoji ir tolimoji raudona kartu su raudona (660 nm) šviesa per kriptochromų ir fitochromų sistemas dalyvauja chrizantemų rizogenezėje *in vitro*.

Tinkamas apšvietimo srauto parinkimas, vystantis augalams *in vitro*, lemia jų tolesnę transplantaciją *ex vitro*. Todėl vieno eksperimentų metu vertintas LED apšvietimo srauto poveikis chrizantemų augimui ir vystymuisi *in vitro*. Nustatyta, kad chrizantemoms optimalus šviesos fotonų srautas – apie 40 μmol m^{-2} s^{-1}.

Optimalus chrizantemų aukščiui ir šaknims ištisinis fotoperiodas – 16, lapų bei žaliai ir sausai masei ir jų santykiui – 24 valandos. Sausos masės kaupimas priklauso nuo tamsaus periodo trukmės – jam trumpėjant didėja žalios / sausos masių santykis. Chrizantemų vystymosi ir fotosintezės pi-

7 pav. Kietakūnio apšvietimo modulis *in vitro* tyrimams Botanikos institute



8 pav. Chrizantemos 'Ellen' po kietakūniu apšvietimu

gmentų kiekių pokyčiams fotoperiodo įtakos nenustatyta. Visi regenerantai II-jį organogenezės etapą pasiekė vienodai (po 42 dienų). Fotoperiodo poveikį morfogenezei galėjo slopinti aukštesnė temperatūra (27 ^{0}C), kuriai eksplantai galėjo buvo jautresni (Kurilčik ir kt., 2008b). Chrizantemų eksplantų augimo per parą pasikartojančio fotoperiodo sąlygomis tyrimai parodė, kad trumpesnis fotoperiodas (šviesos : tamsos – 2 : 1 val.) skatino šaknų formavimą bei ilgėjimą, tačiau stabdė antžeminės dalies tįsimą. Tokia tendencija susieta su ilgesniu ištisiniu tamsos periodu, kuomet augalai labiau tįsta, vyksta intensyvesnis medžiagų pasiskirstymas iš antžeminės dalies į šaknis. Sausos ir žalios masių santykis nulemtas sausųjų medžiagų susikaupimo. Nustatyta, kad šio periodo ciklo metu chrizantemos sintetino 15 % daugiau fotosintezės pigmentų. Taigi intensyviau vykstant fotosintezei susikaupė daugiau sausųjų medžiagų. Tokio pigmentų pokyčio kituose apšvietimo fotoperiodo deriniuose nenustatyta, todėl manoma, kad fotoperiodo trukmė nėra vienintelis veiksnys, lemiantis regenerantų pokyčius. Apibendrinus fotoperiodo tyrimus, chrizantemų masės kaupimui *in vitro* sąlygomis įtakos turėjo ne tik bendras apšvietimo laikas, bet ir tai, ar fotoperiodas yra ištisinis, ar suskirstytas į ciklus, pasikartojančius per parą (Kurilčik ir kt., 2009).

Anksčiau minėtų projektų metu tiriant vynmedžus *in vitro*, nustatyta, kad be mėlynos šviesos jų eksplantai, taip pat kaip ir chrizantemų, buvo ištįsę, o esant didesniam fotonų srauto tankiui – mažesni. Taigi keičiant

mėlynos šviesos parametrus gali būti lemiams augalo aukštis. Įdomu ir tai, kad vynmedžių apšvietimas mėlynoje spektro dalyje skatino ir šoninių ūglių vystymąsi. Šios šviesos poveikyje nustatytas mažesnis kiekis šaknų, tačiau jos buvo ilgesnės ir nors vynmedžiai augo neaukšti, lapų suformavo daugiau. Tolimoji raudona šviesa taip pat lėmė vynmedžio parametrų pokyčius – teigiamai kito sausos ir žalios masės santykis. Tačiau intensyvėjant šiai spinduliuotei šis santykis nustatytas mažesnis, ypač kuomet eliminuota mėlyna šviesa (Kurilčik ir kt., 2007; 2011). LED apšvietimo srautas šiems augalams augti ir vystytis *in vitro* – 40–55 μmol m^{-2} s^{-1}.

Kaliusogenezės tyrimai, atlikti su vynmedžio eksplantais, parodė, kad po LED apšvietimu susiformavęs kalius buvo kietas, nuo gelsvos iki rudos spalvos. Stebėta histogenezė (formavosi indų kūleliai), tačiau organogenezės ir rizogenezės reiškinių neaptikta. Apšvietimo srautas nulėmė kaliuso vidutinę žalią masę – didžiausia ji nustatyta esant 20–60 μmol m^{-2} s^{-1} intensyvumui. Analogiškai keitėsi ir sausos masės pokyčiai. Įvertinant kietakūnio apšvietimo išliekamąjį poveikį tolesnei morfogenezei kaliusas augintas po fluorescencinėmis lempomis. Stipresnis LED apšvietimo srautas nulėmė didesnę regenerantų vidutinę žalią ir sausą mases, atvirkščiai – jų santykį. Pastebėtas rizogenezės reiškinys, bet susiformavusios šaknys buvo plonos ir jų buvo nedaug.

Siekiant išplėsti LED apšvietimo tyrimus su skirtingais augalais *in vitro* atlikti tyrimai su bulvėmis ‘Nida’ ir ‘Mirta’. Stipriausias apšvietimo poveikis visiems vertinamiems parametrams abiejų veislių regenerantuose buvo visiškai išjungus mėlyną šviesą. Nustatyta, kad eliminavus mėlyną šviesą, augalai labai stipriai ištįso ir tolesnis regenerantų augimas buvo pristabdytas, todėl fototropinis atsakas, kuomet augalai auga šviesos šaltinio link, nepasireiškė. Mėlynos šviesos (2 μmol m^{-2} s^{-1}) poveikyje regenerantai, pasiekę apšvietimo lygį, augo žemyn. Intensyvėjant mėlynos šviesos poveikiui (4–16 μmol m^{-2} s^{-1} sąlygomis) augalai apsisuko ir pradėjo augti žemyn tik artėjant eksperimento pabaigai. Taigi normaliam bulvių regenerantų antžeminės dalies augimui mėlyna šviesa yra būtinas veiksnys *in vitro* sąlygomis. Didėjant mėlynos šviesos intensyvumui mažėjo abiejų veislių regenerantų aukštis. Šaknų formavimasis ir ilgėjimas taip pat buvo jautrūs mėlynos šviesos poveikiui. Išjungus mėlyną šviesą, bulvių regenerantai suformavo mažiau šaknų ir šaknys buvo žymiai trumpesnės, nei moduliuose, kur mėlyna šviesa dalyvavo apšvietoje. O kai mėlyna šviesa buvo įjungta, regenerantų rizogenezė beveik nepriklausė nuo mėlynos šviesos

intensyvumo: vidutinis šaknų ilgis ir skaičius buvo paklaidų ribose. Manoma, kad mėlyna šviesa galėjo stimuliuoti šaknų formavimąsi ir augimą veikiant per kriptochromų sistemą. Mėlyna šviesa būtina ir bulvių lapams formuotis. Abiejų veislių bulvių regenerantai turėjo vidutiniškai 2–3 lapais mažiau augdami be mėlynos šviesos, nei jos poveikyje. Užaugę be mėlynos šviesos poveikio augalai buvo liauni, ištįsę ir suformavo mažai lapų, kurie buvo smulkesni ir gležnesni. Įdomu, kad didėjant mėlynos šviesos intensyvumui, nustatytas redukcinis mėlynos šviesos poveikis naujų lapų formavimuisi, kuris stipriausiai pasireiškė eksperimento pabaigoje. Taigi didesnis mėlynos šviesos srautas stabdo naujų lapų formavimąsi, kaip ir šios šviesos nebuvimas spektre. Apibendrinus mėlynos šviesos poveikio bulvių morfogenezei *in vitro* eksperimentus, tenka pastebėti, kad mėlyna šviesa yra būtinas veiksnys normaliai regenerantų gema- ir rizogenezei bei augimui *in vitro* sąlygomis.

LAMMC SDI atlikti Lietuvoje išvestų bijūnų veislių ‘Profesorius K. Grybauskas’ ir ‘Garbė Motinai’ mikroūglių apšvietimo kietakūne šviesa tyrimai *in vitro* parodė, kad skirtingų šviesos bangos ilgių (380, 447, 638, 669, 731 nm) kompleksai panašiai veikė abiejų bijūnų veislių šaknijimąsi. Geriausi rezultatai pasiekti augalus apšvietus mėlyna, raudonomis ir tolima raudona šviesa. Toks LED šviesos derinys palankesnis buvo veislei ‘Profesorius K. Grybauskas’ – įsišaknijo 32,5 % daugiau augalų, negu po įprastomis fluorescencinėmis lempomis. Bijūnams nepalanki buvo UV šviesa, o derinių, kuriuose nebuvo mėlynos ar tolimos raudonos, arba abiejų šių komponenčių, mikroaugalų įsišaknijo mažiau. Nepriklausomai nuo LED šviesos bangos ilgio ir derinio su kitomis komponentėmis, abiejų veislių mikroūgliai išaugino trumpesnes šaknis nei fluorescencinių lempų poveikyje (Mažeikienė ir kt., 2007).

HORTILED[6] projekto metu (2005 m.) atlikti LED šviesos spektro ir fotonų srauto tankio poveikio augalų augimui ir morfogenezei pakeisto svarumo sąlygose tyrimai. Anksčiau augalų reakcija į šviesą veikiant gravitacijai nebuvo tirta – tai pirmasis toks tyrimas Lietuvoje. Tam tikslui suprojektuota ir pagaminta technologiškai pažangi LED apšvietimo sistema centrifugos–klinostato komplekso biokonteineriams. Taip atvertas kelias augalų kompleksiniams gravi- ir fotofiziologiniams tyrimams.

Vienas pagrindinių gravitacinės jėgos poveikio augalams aspektų siejamas su antžeminės dalies atraminių audinių vystymusi ir šaknų sistema. Įvertinta sėjamosios pipirinės ašinių organų augimo priklausomybė nuo

pakeisto svarumo ir mėlynos (450 nm), raudonos (660 nm) ir tolimosios raudonos (735 nm) šviesos spektrinių komponenčių. Šviesos poveikis lygintas su tamsa, imituoto nesvarumo (klinostatavimo) – su įprastinė gravitacine aplinka. Šie tyrimai parodė, kad šviesos įjungimas ryškiai slopino daigui tamsoje būdingą tįsimą. Nustatyta, kad mėlyna, raudona ir ypač tolimoji raudona komponentės slopino hipokotilių ir lapkočių tįstamąjį augimą pakeisto svarumo sąlygomis. Be to, tolimosios raudonos poveikyje pipirnė formavo akivaizdžiai trumpesnes šaknis (Raklevičienė ir kt., 2005; Raklevičienė ir kt., 2007). Šviesa reguliavo hipokotilių augimo kryptį klinostate. Pastebėta, kad pastovaus apšvietimo sąlygomis (24 val. fotoperiodas) fototropizmas gali dominuoti ir maskuoti gravitropizmą (Losinka ir kt., 2008).

Derinant apšvietimo komponentes nustatyta, kad mėlynos, raudonos ir tolimosios raudonos apšvietimas beveik visiškai kompensavo pakeisto svarumo neigiamą poveikį ašinių organų augimui. Kaip įprasto, taip ir pakeisto svarumo sąlygomis slopintas hipokotilių tįstamasis augimas, tačiau lapai buvo didesni. Nustatyta, kad šių šviesos komponenčių derinyje didinant fotonų srauto tankį raudonojoje spektro dalyje sparčiau stabdomas tįsimas ir skatinamas perėjimas prie sintezės ir diferenciacijos procesų. Optimaliam augimui būtina mechaniškai stipri antžeminė dalis su vešlia lapija, todėl tįstamojo augimo stabdymas ir lapų parametrų didėjimas vertinamas kaip pozityvi augalo reakcija adaptuojantis prie aplinkos pokyčių. Kietakūnio šviesos šaltinio trijų komponenčių diferencijuotas ir kompleksinis poveikis augalams imituoto nesvarumo ir įprastos gravitacijos sąlygomis parodė, kad šviesos determinantė pasireiškia aktyviau, kai eliminuojamas gravitacinis dirginimas.

Šviesa efektyviau skatino chlorofilų sintezę imituoto nesvarumo sąlygomis. Raudonos šviesos teigiamas poveikis chlorofilo *a* kaupimuisi buvo stipresnis už derinio su mėlyna šviesa poveikį, tačiau tik mėlynoje šviesoje nustatytas didesnis chlorofilo *b* kiekis lapuose. Suminis mėlynos, raudonos, tolimosios raudonos šviesų poveikis buvo palankiausias pigmentų sintezei. Nepriklausomai nuo gravitacijos sąlygų, karotenoidų nustatyta daugiau mėlynos derinio su raudona šviesa poveikyje.

Šviesos intensyvumas (50, 90 μmol m^{-2} s^{-1}) nulėmė palisadinių ląstelių pokyčius, nepriklausomai nuo gravitacijos tipo. Pakeisto svarumo sąlygomis ląstelėms palankesnė buvo mažiau intensyvi šviesa – stebėtos didesnės palisadinės ir mezofilinės ląstelės adaksialinėje epidermio pusėje (Raklevičienė ir kt., 2008).

3.3 Augalų žydėjimo iniciacijos fotofiziologiniai efektai

Siekiant optimizuoti augalų produktyvumo elementų formavimąsi skirtingais ontogenezės tarpsniais didinti laukininkystės, sodininkystės, daržininkystės bei selekcijos efektyvumą, svarbu žinoti augalų morfogenezės mechanizmus, valdyti augimo ir vystymosi procesus bei jų santykį. Todėl būtina suprasti augalų vegetatyvinio augimo bei generatyvinio vystymosi biologinius dėsningumus. Svarbūs išoriniai veiksniai, kurių dėka galima kontroliuoti žydėjimo iniciacijos ir vystymosi mechanizmus, apima autonominę reguliaciją (genotipas, apikalinių meristemų dydis, augalo amžius, veislė) (Duchovskis ir kt. 2003; Anderson, 2005), išorinę reguliaciją (fotoperiodas, vernalizacija, devernalizacija) (Samuolienė ir kt., 2004; 2007) bei metabolitų įtaką (heksozės, sacharozė, fitohormonų santykis) (Samuolienė ir kt. 2008; 2011a; Samuolienė, Duchovskis, 2012a). Iš skirtingų aplinkos veiksnių, kontroliuojančių augalų vystymąsi, fotofiziologiniams procesams šviesa yra ypač svarbi. Genetiniai tyrimai parodė, kad atsakas į šviesą nėra paprastas linijinis signalo perdavimo kelias, tačiau tai yra įvairių fotoreceptorių integruotas informacijos rezultatas, veikiantis per kompleksinį sąveikaujančių signalinių komponentų tinklą (Blazguez ir kt., 2001; Mohr, 1987; Wang ir kt., 2001).

Lietuvoje žydėjimo iniciacijos fotofiziologiniai efektai tirti LAMMC SDI Augalų fiziologijos laboratorijos mokslininkų, vadovaujamų prof. habil. dr. P. Duchovskio. Bene pirmasis nustatytas šviesos spektro efektas, aprašytas P. Duchovskio išradime (Духовский, Паплаускас, 1989). 600–620 nm raudonai oranžinė šviesa paspartino baltųjų dobilų vystymąsi ir 27–37 paromis sutrumpino jų vegetacijos periodą, kas spartina dobilų selekcijos procesus uždarose sistemose. Vienmečių, dvimečių augalų žydėjimo iniciacijos ypatumai nagrinėti disertaciniuose darbuose, P. Duchovskio habilitaciniame darbe (Duchowski, 1995). Gūžinių, ropinių kopūstų ir burokėlių generacijos gavimo galimybės per vienerius metus, kai žydėjimas indukuojamas žemos teigiamos temperatūros ir skirtingu fotoperiodu, tirtos Z. Duchovskienės (2000) disertacijoje „Gūžinių, ropinių kopūstų ir raudonųjų burokėlių žydėjimo iniciacija bei generatyvinė raida“. Darbe nustatyti žydėjimo iniciacijos savitumai, indukuojančio poveikio įtaka lapų pigmfentų kiekiui įvairiuose organogenezės etapuose. Nustatyta, kad generatyvinį vystymąsi inicijuojančioje žemoje teigiamoje temperatūroje patikimai sumažėja chlorofilų *a* ir *b* santykis. Ištirta fermentų, peroksidazės ir o-difenoloksidazės izoformų kaita generatyvinės raidos metu. Pagal peroksidazės ir o-difenoloksidazės

naujų izomerų sintezę galima identifikuoti žydėjimo iniciacijos procesus augaluose.

G. Samuolienės (2007) disertacijoje „Valgomosios morkos *Daucus sativa* (Hoffm.) Röhl žydėjimo iniciacijos fiziologiniai ir biocheminiai aspektai“ nagrinėjami valgomosios morkos juvenalnio tarpsnio, žydėjimo iniciacijos procesai, fotosintezės sistemos vaidmuo, fitohormonų bei angliavandenių balansas morfogenezės bei fotofiziologinių procesų metu. Nustatyta, kad morkoms indukuoti žydėjimą reikia tiek vernalizacijos, tiek fotoindukcinio poveikio, nes juvenalinis periodas foto- ir termoindukcijos atžvilgiu baigiasi nevienodame išsivystymo lygyje. Foto- ir termoindukcijos mechanizmai tarpusavyje nesusiję. Fotosintezės sistema dėsningai kinta ontogenezėje bei tiesiogiai dalyvauja žiedų iniciacijos ir diferenciacijos bei gametų iniciacijos procesuose. Tirpių angliavandenių kitimai sietini su augalo fotosintezės produktyvumu. Be to, aktyvus apikalinių audinių aprūpinimas sacharoze galimai svarbus žiedų indukcijai. Cukrų ir fitohormonų kitimų sąveika priklauso nuo augalo gebėjimų priimti indukuojantį aplinkos veiksnių poveikį.

Vienmečių, žiemojančių ir dvimečių augalų žydėjimo iniciacijos biologija yra sudėtinga ir uždarose sistemose, fitotrone, dažniausia pasiekus tam tikrą išsivystymo lygį, augalų vystymasis sustoja (Duchovskis ir kt., 2003). Todėl būtina žinoti žydėjimo iniciaciją bei raidą limituojančius veiksnius. Sunkiausia žiemojantiems augalams sudaryti tinkamas apšvietimo sąlygas fitotrone evokacijos, žiedų iniciacijos ir diferenciacijos bei gametų iniciacijos tarpsniais (Samuolienė ir kt., 2004). Be to, augalų morfogenezės procesams daro įtaką šviesos kokybė (spektro sudėtis), kiekybė (fotonų srauto tankis) bei trukmė (fotoperiodas). Todėl šią problemą pastaruoju metu bandoma spręsti pasitelkiant naujos kartos apšvietimą – šviesą emituojančius diodus (LED). Nagrinėjant žydėjimo iniciacijos fotofiziologinius ypatumus suformuluotos hipotezės remiasi vienmečių, žiemojančių ir dvimečių augalų multifaktoriniu žydėjimo iniciacijos kontrolės modeliu. Nagrinėjama žiemojančių augalų dviejų tarpsnių žydėjimo indukcijos ir evokacijos koncepcija; šviesos spektrine sudėtimi modeliuojami žydėjimo iniciacijos procesai bei augalų morfogenezė; žydėjimo iniciacija veikia kaip daugiakomponentis ir daugiapakopis mechanizmas ir, be kitų endogeninių ir egzogeninių veiksnių, priklauso nuo fitohormonų, fotosintezės, medžiagų apykaitos sistemų vieningos veiklos. Šie klausimai nagrinėti vykdant VMSF mokslininkų grupių

projektą „Augalų foto- bei termoindukcijos epigenetiniai ir molekuliniai tyrimai žydėjimo teorijos plėtojimui“ (2006 m.).[8]

LAMMC SDI Augalų fiziologijos laboratorijoje augalų morfogenezei ir žydėjimo iniciacijai skiriamas ypatingas dėmesys. Čia sukurtas žiemojančių ir dvimečių augalų žydėjimo iniciacijos modelis, kuriame išskiriami tokie tarpsniai: žydėjimo indukcijos, evokacijos, žiedų iniciacijos ir diferenciacijos, gametų iniciacijos bei žydėjimo stimulo destrukcijos (3 lentelė.) (Duchovskis, 2004).

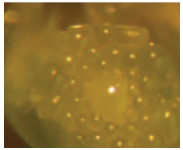
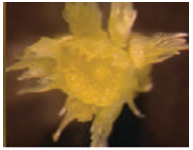
Nustatyta, kad tirtų angliavandenių metabolizmo pakitimai susieti su įvairiais augalo metabolizmo keliais. Vieni pagrindinių pakitimų sukeliami fotosintezės procesų veiklos, kuri priešingai koreliuoja su sacharidų sintezės tempais. Be to, augalų vystymosi procesai reguliuojami tirpių angliavandenių biosintezės ir transporto bei sąveikos su fitohormonų metabolitiniais keliais. Eksperimentuose stebima abscizo ir giberelo rūgščių sąveikos bei sacharozės transporto į generatyvinius organus koreliacija. Pastebėta, kad sacharidų ir fitohormonų atsako kelių sąveika priklauso ne tik nuo augalo išsivystymo lygio, bet ir nuo gebėjimo priimti indukuojantį poveikį.

Augalų fitohormonai geba indukuoti daugelį procesų, tarp jų ir žydėjimą, genų ekspresiją bei kitų atsakų, inicijuojamų per fitochromo sistemą. Žinoma, kad PHYB gali moduliuoti žydėjimą ir *LFY* ekspresiją nepriklausomai nuo giberelo rūgšties (Blazguez ir kt., 2001). Todėl persipinantis šviesos ir fitohormonų vaidmuo vystymosi procesuose natūraliai iškelia klausimą, ar šviesa ir fitohormonai veikia nepriklausomai nuo to, ar fitohormonai dalyvauja fiziologiškai aktyvių fotoreceptorių sukeltose reakcijose. Atliktais bandymais pastebėta, kad stipresnis antagonistinis abscizo ir giberelo rūgščių veikimas pasireiškia tuomet, kai poveikis įvairiomis spektro komponentėmis pradėtas žiedų iniciacijos tarpsniu, nei apikalinėms meristemoms dar esant vegetatyvinėje būsenoje. Papildoma UV-A, oranžinė ir geltona šviesa lėmė stimuliuojantį šių fitohormonų poveikį, nors augalai jau buvo VIII organogenezės etape, gametogenezės pabaigoje.

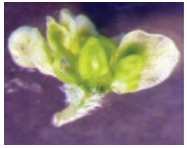
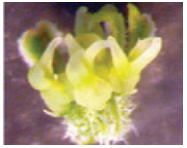
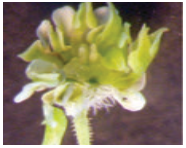
Tiriant šviesos spektrinės sudėties poveikį valgomosios morkos žydėjimo iniciacijos procesams fotosintetinės sistemos vaidmenį bei pirminių ir antrinių metabolitų kitimus fotomorfogenetiniuose procesuose nustatyta, kad skirtingi žiedų fotomorfogenetiniai efektai priklauso nuo apikalinių

[8] Maruška A., Ratautaitė V., Sasnauskas A., Baranauskis K., Samuolienė G., Machtejevas E. 2006. Augalų foto- bei termoindukcijos epigenetiniai ir molekuliniai tyrimai žydėjimo teorijos plėtojimui. Mokslininkų grupės baigiamoji ataskaita VMSF. Babtai: 22 p. ir priedai. (Ataskaita saugoma VMSF ir LAMMC SDI Augalų fiziologijos laboratorijoje).

3 lentelė. **Žydėjimo iniciacijos modelis**

JUVENALINIS PERIODAS (apkalinių meristemų nejautrumas jokiam žydėjimą indukuojančiam poveikiui)	ŽYDĖJIMO INDUKCIJA (fotoperiodas, fitochromo sistema, žema temperatūra, metabolitų veikla)	EVOKACIJA (I evokacijos tarpsnis – fotoperiodas; II evokacijos tarpsnis – žema temperatūra)	ŽIEDŲ INICIACIJA IR DIFERENCIACIJA	GAMETŲ INICIACIJA (gametos)	ZIGOTOS, SĖKLŲ IR VAISIŲ FORMAVIMAS (žydėjimo stimulo destrukcija)
Organogenezės etapai	II (vegetatyvinis augimas)	III–IV (prefloralinis vystymasis)	V	VI–IX (generatyvinis vystymasis)	X–XII
					
ONTOGENEZĖS PERIODAI PAGAL KARTŲ KAITĄ		SPOROFAZĖ		GAMETOFAZĖ	SPOROFAZĖ

4 lentelė. **Skirtingo apšvietimo spektro poveikis morkų žiedų morfologijai**

Organogenezės etapas, pradėjus švitinti			
II–III	V organogenezės etapas		
Šviesos spektro komponentės (nm) (bendras fotonų srautas (~170 µmol $m^{-2}s^{-1}$))			
445, 640, 660, 735 445, 640, 660 640, 660, 735	445, 640, 660, 735 445, 640, 660 455, 640 445, 640, 660, 735, 380	445, 640, 660, 735, 520	445, 640, 660, 735, 595 640, 660, 735
			
žiedo organai vystėsi normaliai	be kuokelių	papildomi purkos elementai	su papildomais vainiklapiais

Kur 380 nm – UV-A; 445 nm – mėlyna; 520 nm – žalia; 595 nm – oranžinė; 640 nm – raudona; 660 nm – raudona; 735 nm – tolimoji raudona.

meristemų išsivystymo lygio spektrinių šviesos komponenčių poveikio metu. Pradėjus augalus veikti skirtingais šviesos komponenčių dariniais, dauguma generatyvinių organų vystymosi procesų sutrinka po evokacijos procesų (4 lentelė). O fitohormonų ir cukrų metabolizmas sutrinka, kuomet augalai šviesos poveikį gauna žiedų iniciacijos tarpsniu (V organogenezės etape) (Samuolienė ir kt., 2012f).

Vienmečiai augalai, valgomasis ridikėlis (*Raphanus sativus* L., 'Faraon'), auginti po mėlynos su raudona LED komponenčių deriniu, nesivystė, jų generatyviniam vystimuisi inicijuoti pakako tik raudonos (640 nm) LED komponentės arba mėlynos, raudonos ir tolimosios raudonos komponenčių derinio (Samuolienė ir kt., 2011). O raudonos su mėlyna (640 su 455 nm) LED komponenčių derinys leido išauginti kompaktiškus 'Elkat' veislės aukštos kokybės „frigo" braškių (*Fragaria x ananassa* Duch.) daigus, taip pat skatino generatyvinių organų formavimąsi (Samuolienė ir kt, 2010). Valgomosios morkos (*Daucus sativus* (Hoffm.) Röhl.), 'Garduolės') apikalinių meristemų diferenciacijos procesus stabdė tik raudonos (640 nm) arba raudonos su mėlyna (640 su 455 nm) komponenčių derinys. Taip auginami augalai augo tik vegetatyviškai (Samuolienė ir kt., 2007). Bulvių (*Solanum tuberosum* L.) apikalinis dominavimas sumažintas, eliminavus tolimąją raudoną komponentę, esant raudonų su mėlyna šviesa deriniui (445, 638, 669 nm) (Juknevičienė ir kt., 2011).

Apibendrinus Lietuvoje atliktus tyrimus, galima teigti, kad derinant šviesos spektrą, srautą, fotoperiodą galima valdyti augalų morfogenezės kryptingumą, kuris priklauso nuo apikalinių meristemų išsivystymo lygio bei cukrų ir fitohormonų atsako kelių ir transporto į generatyvinius organus sąveikos. Toliau vykdant šios krypties tyrimus būtina gilintis į mechanizmus, lemiančius receptoriaus signalo priėmimo ir perdavimo fiziologiniam atsakui vyksmus.

4. Žalingų nitratų redukcijos fotofiziologiniai efektai

Nors nuomonės dėl nitratų poveikio žmogaus, kaip augalinio maisto vartotojo, sveikatai yra prieštaringos (Santamaria, 2006), Europos Sąjungos teisiniai dokumentai reglamentuoja leistiną jų kiekį žalumyninėse daržovėse (Commission Regulation No 1258, 2011) ir rekomenduoja laikytis geros agronominės praktikos. Mokslinių tyrimų, kurie pagrįstų šviesos ir kitų veiksnių įtaką nitratų redukcijos procesams salotose ir kitose žalumyninėse daržovėse, Lietuvos mokslininkų nebuvo publikuota iki 2004 m., kada vykdant jau pirmuosius HORTILED[6] projekto darbus pastebėta, jog šviesa turi įtakos ne vien fotosintezei, vystymuisi, bet ir daržovių, kaip maisto produkto, vidinei kokybei. Ypač susidomėta šviesos efektais nitratų redukcijai svogūnų laiškuose, ridikėliuose, salotose (HORTILED[6] ataskaita, 2006; Ulinskaitė ir kt., 2004). Gauti rezultatai buvo ambicingų ir sėkmingų tyrimų bei technologinių darbų pradžia: idėja šviesa valdyti vidinę žalumyninių daržovių kokybę pritraukė ir privataus investuotojo UAB „Energenas“, vadovaujamo Pauliaus Vilemo, dėmesį. Taip 2006 m. sausio 26 d. bendradarbiaujant prof. habil. dr. Artūrui Žukauskui, prof. habil. dr. Pavelui Duchovskiui, Pauliui Vilemui, versilininkei Laurai Eidukevičienei bei teisininkei Jūratei Zabielaitei gimė atžalinė, inovacijomis pagrįsta verslo ir mokslo įmonė (angl. *spin-off*) UAB „Hortiled“. Ji veiklą aktyviai vykdo ir šiandien – kuria kietakūnio apšvietimo didelės galios šviestukų pagrindu sistemas, skirtas fotofiziologinių augalų poreikiams tenkinti ir skatinti (9 pav.).

UAB „Energenas“ užsakymu atlikti mokslo tiriamieji darbai „Eksperimentinio kietakūnio apšveitimo modulio šiltnamio augalų maistinei kokybei pagerinti sukūrimas ir tyrimas“ (Vilniaus universitetas; projekto vadovas dr. Z. Bliznikas) ir „Lapinių daržovių maistinės kokybės didinimo, naudojant dirbtinį apšvietimą po išauginimo, metodo sukūrimas ir optimizavimas“ (Lietuvos sodininkystės ir daržininkystės institutas (dabar LAMMC SDI; projekto vadovas prof. P. Duchovskis). Realizavus šiuos darbus, buvo parengta lapinių daržovių maistinės kokybės didinimo technologija, sukurtas

9 pav. UAB „Hortiled“ ir UAB „Energenas“ sukurta išmanioji kietakūnio apšvietimo sistema

atitinkamo šviestuvo laboratorinis prototipas (α versija), tačiau patentabili informacija nebuvo plačiai publikuota. Tyrimai parodė, kad sudėtinga pasiekti natūralių augalo poreikių ir agronominių tikslų pusiausvyrą, tačiau šviesa, veikdama kaip švelnus fotostresorius, gali paskatinti kauptis antioksidacinėmis savybėmis pasižyminčias fitochemines medžiagas, nulemti nitratų redukcijos procesus (Urbonavičiūtė ir kt., 2008). Remiantis surinktais duomenimis, Lietuvos ir Europos patentų biuruose patentuotas įrenginis ir metodas žalingam nitratų kiekiui sumažinti ir naudingoms medžiagms papildyti (žr. 5 skyrių) žalumyninėse daržovėse kietakūnio šviestuvo sukuriamu šviesos srautu (Žukauskas, Duchovskis, 2009; Žukauskas ir kt., 2012). UAB „Hortiled“, pateikus Ūkio ministerijai projektą „Kietakūnio apšvietimo technologijos prototipo, užtikrinančio aukštus daržovių vidinės ir išorinės kokybės parametrus, komercializacijos techninės galimybių studijos parengimas“, skirta nacionalinė parama. Jį realizavus, pagamintas kietakūnių šviestuvų modulio prototipo β versija (Bliznikas ir kt., 2009), kuri pradėta testuoti realiomis šiltnamio sąlygomis.

Patentuoto metodo pagrindas – po įprastiniais šviesos šaltiniais auginamas žalumynines daržoves technologinės brandos tarpsniu, kelias dienas prieš derliaus nuėmimą papildomai apšviesti didelio fotosintetiškai aktyvios spinduliuotės tankio raudona 638 nm kietakūnių šviestukų šviesa. Papildoma intensyvi spinduliuotė skatina nitratų redukcijos procesus ir kartu augalus veikia kaip fotostresorius: iššaukia apsauginės antioksidacinės

augalo sistemos reakciją, taip skatindama biologiškai aktyvių medžiagų (fenolinių junginių, karotinoidų, askorbo rūgšties ir kt.) kaupimąsi audiniuose ir gerinanti augalinės žaliavos maistinės kokybės rodiklius. Tai, kad LED apšviečiamas ne visas šiltnamio plotas, o tik mobilios „žaliosios linijos“ dalis (10 pav.) kelias dienas prieš nuimant derlių, mažina sąlyginai brangaus kietakūnio apšvietimo įrengimo šiltnamyje kaštus. Taip pat nustatyta, kad švitinti salotas ilgiau nei 3 dienas raudona kietakūne šviesa yra netikslinga, nes švitinant 6–7 dienas geresnio efekto nepasiekiama. Priešingai, raudona šviesa skatina natūralius augalo senėjimo procesus (Samuolienė ir kt., 2009b) dėl kurių nukenčia išorinė kokybė, skonio savybės.

Toliau šie darbai plėtoti LAMMC SDI augalų fiziologams, VU TMI ir Fizikos instituto fizikams vykdant aukštųjų technologijų plėtros programos projektą PHYTOLED[5] (2007–2009 m.). Trumpalaikis švitinimas prieš derliaus nuėmimą ištirtas gamybinio šiltnamio sąlygomis ir įvertintas kaip efektyvus metodas nitratų kiekiui salotose ir kitose žalumyninėse daržovėse mažinti. Parodyta, kad optimaliam raudonos šviesos efektui pasiekti būtina parinkti tinkamą fotoperiodą, srautą ir spektrą, tačiau šie apšvietimo parametrai nebūtinai turi atitikti natūralius augalo poreikius (Sirtautas, Samuolienė, 2013). Sukurtas švitinimo metodas buvo efektyvus salotų, mairūnų ir svogūnų laiškų maistinės kokybės rodikliams gerinti (Samuolienė ir kt., 2009c). Dėl kietakūnio apšvietimo poveikio šiose daržovėse 44–65 % sumažėjo nitratų kiekis, kuris koreliuoja su didesne monosacharidų koncentracija

10 pav. Patentuotos technologijos kietakūnio apšvietimo modulis. LAMMC SDI augalų fiziologijos laboratorijos darbuotojai išbando jį gamybinio šiltnamio sąlygomis

augaluose. Manoma, kad sacharidai ir nitratai gali pavaduoti vieni kitus ląstelių vakuolėse atliekant osmoreguliacinę funkciją (Anjana, Iqbal, 2009). Mažosiose „baby leaf“ salotose, 3 dienas švitintose raudona LED šviesa, nustatytas veislei savitas efektas. Raudonlapėse ‘Multired 4’ salotose nitratų rasta 56 %, žalialapėse ‘Multigreen 3’ – 20 % mažiau, tačiau salotose šviesiai žaliais lapais ‘Multiblond2’ nitratų kiekis išaugo net 6 kartus (Samuolienė ir kt., 2011c).

Šiltnamyje, kur greta kietakūnio apšvietimo augalus veikia foninis natūralaus ir papildomo aukšto slėgio natrio lempų apšvietimo spektras, reikšmingų rezultatų pasiekta švitinant skirtingų veislių salotas, žalumynines daržoves ir mikrožalumynus (Samuolienė ir kt., 2009b; Samuolienė ir kt., 2009c, Samuolienė ir kt., 2011a, Samuolienė ir kt., 2011b; Bliznikas ir kt., 2012; Samuolienė ir kt., 2013). Visgi, geresnių nitratų redukcijos efektų pasiekta švitinant natūraliai aukštesnes antioksidacinių medžiagų koncentracijas kaupiančių veislių (‘Lolo Rossa’,‘Multired 4’) salotas ir žalumynus (krapus, petražoles) (Bliznikas ir kt., 2012, Samuolienė ir kt., 2011b). Tokie augalai geriau pakelia šviesos sukeltą stresinę įtampą, kai jautresnėms veislėms ir rūšims didelio srauto fotosintetiškai aktyvi spinduliuotė neretai sukelia homeostazės disbalansą. Nitratų metabolizmo fotofiziologiniai efektai itin priklauso nuo natūralaus apšvietimo ir aplinkos parametrų sezoniškumo. Pavasario, vasaros mėnesiais šis apšvietimas neturėjo tokio reikšmingo rezultato (Bliznikas ir kt., 2011) kaip žiemos mėnesiais, nes nitratų redukcija jautriai priklauso nuo apšvietimo srauto net ir jaunuose mikrožalumynuose (Samuolienė ir kt., 2013a; Brazaitytė ir kt., 2013b).

Fitotrono sąlygomis, kur natūralus foninis apšvietimas eliminuotas ir augalai švitinti tik LED, atliekant tyrimus nustatyta, kad raudonų 638, 669 nm, mėlynų 457 nm, tolimosios raudonos 731 nm LED derinys buvo efektyvesnis siekiant mažinti nitratų koncentraciją žalumynuose, nei vien raudonų 638 nm LED šviesa: dėl jų poveikio salotose nitratų sumažėja 42 %, svogūnų laiškuose – 20 %, o mairūnuose – net 59 % (Urbonavičiūtė ir kt., 2008). Tai liudija, kad augalai yra fiziologiškai prisitaikę prie plataus saulės spinduliuotės spektro, tad raudonų, mėlynos ir tolimosios raudonos šviesos derinys sužadina skirtingus augalų fotoreceptorius ir kompleksinį atsaką į šviesą.

Todėl fitotrono sąlygomis siekiant optimalaus efekto apšvietimo parametrai turi būti parinkti artimesni natūraliems augalo poreikiams, ypač jautresnėms veislėms ir rūšims. Štai švitinant skirtingų veislių raudonla-

pes „baby leaf“ salotas fitotrone 638 nm šviesa 24 h fotoperiodu, gautas reikšmingas efektas nitratų redukcijai ‘Solvano’ veislės salotose, kartu papildant jas antioksidacinėmis savybėmis pasižyminčiomis fitocheminėmis medžiagomis (palyginti su 18 h fotoperiodu), kai ‘Multired 2’ ir ‘Multired 4’ salotas nuolatinis švitinimas veikė neigiamai (Sirtautas, Samuolienė, 2013). Švitinant ‘Grand rapids’ salotas dvikomponente raudonų ir mėlynų, ciano ar UV-A LED šviesa nenustatyta skirtingo efekto nitratų kiekiui salotose, tačiau kietakūnis apšvietimas lėmė ~20 % mažesnį nitratų kiekį audiniuose, nei fluorescensinių lempų šviesa (Urbonavičiūtė ir kt., 2007b; tyrimai atlikti VU fizikams dalyvaujant Europos Sąjungos ir Azijos ryšių programos projekte ENLIGHTEN, kuriame Vilniaus universitete ir Helsinkio technologijų universitete sukaupta šviestukų taikymo praktikoje patirtis yra perduodama Katmandu universiteto mokslininkams ir studentams).

Nustatyti ir kitų šviesos spektro komponenčių efektai nitratų redukcijai (5 lentelė). Vertinant mėlynos, žalios papildomos kietakūnės šviesos, papildomos HPS ir natūraliam apšvietimui šiltnamiuose, efektus fotosintezės intensyvumui ir pirminių metabolitų kaitai (žr. 2 skyrių) susidomėta ištirti ir jų galimą poveikį nitratų kiekiui (Samuolienė ir kt., 2012b). Nors manoma, kad žalia šviesa yra neefektyvi fotosintezei, pagal gautus efektus būtent žalia 505 ir 530 nm papildoma šviesa lėmė sumažėjusį nitratų kiekį, kuris koreliuoja su didesniu tirpių sacharidų kiekiu audiniuose jaunose „baby leaf“ salotose.

Šviesos efektai nitratams ir kitų žmogaus mitybai svarbiems metabolitams valdyti žalumyninėse daržovėse plačiau nagrinėti LAMMC SDI augalų fiziologų daktaro disertacijose (Viršilė, 2012; Sirtautas, 2014). Nustatyti fotofiziologiniai efektai nitratų redukcijai yra reikšmingi praktiniu požiūriu, tačiau moksliškai šis klausimas dar nėra pakankamai išnagrinėtas. Trūksta žinių, pagrindžiančių, kaip šviesa tiesiogiai ar netiesiogiai viekia nitratus redukuojančius fermentus, koks yra nitratų redukcijos procesų ir fotosintezės intensyvumo ryšys, koks tolesnis nitratinio azoto likimas.

5 lentelė. Šviesos spektro efektai antriniams metabolitams ir nitratams

	Apšvietimo sąlygos	Efektas	Augalas	Šaltinis*
Raudona 625–700 nm	638 nm LED papildomi HPS ir natūraliam apšvietimui šiltnamyje: 3 dienų švitinimas prieš derliaus nuėmimą	Nitratų redukcija	• Krūminės perilės mikrožalumynai	[35]
			• Valgomoji salota 'Grand rapids'	[139, 140]
			• Kvapusis mairūnas	[140]
			• Valgomojo svogūno 'Lietuvos didieji' laiškai	[140]
			• "Baby leaf" raudonlapė valgomoji salota 'Multired 4'	[144]
			• "Baby leaf" valgomoji salota 'Multigreen 3'	[144]
			• Paprastasis krapas 'Mammouth'	[15]
		Aukštesnė askorbo rūgšties koncentracija	• Krūminės perilės mikrožalumynai	[35]
			• Raibojo burnočio, brokolio, lapinio kopūsto, kvapiojo baziliko, baltosios garstyčios, skrotelinio kopūsto, daržinės balandūnės, vaistinės agurklės, burokėlio, sėjamosios petražolės ir sėjamojo žirnio mikrožalumynai	[149]
			• Valgomoji salota 'Grand rapids'	[139]
			• Baltoji garstyčia 'Yellow mustard'	[15]
			• Daržinis špinatas 'Giant d'hiver'	[15]
			• Sėjamoji gražgarstė 'Rucola'	[15]
			• Paprastasis krapas 'Mammouth'	[15]
			• Laiškinis svogūnas 'White lisbon'	[15]
		Aukštesnė antocianų koncentracija	• Krūminės perilės mikrožalumynai	[35]

*Skaičius atitinka šaltinio numerį literatūros sąraše.

5 lentelės tęsinys kitame puslapyje

5 lentelės tęsinys

Raudona 625–700 nm		Aukštesnė fenolinių junginių koncentracija	• Raibojo burnočio, brokolio, lapinio kopūsto, kvapiojo baziliko, baltosios garstyčios, skrotelinio kopūsto, daržinės balandūnės, vaistinės agurklės, burokėlio, sėjamosios petražolės ir sėjamojo žirnio mikrožalumynai	[149]
			• Valgomoji salota ‘Grand rapids’	[211]
			• Valgomoji salota ‘Lolo bionda’	[211]
			• Raudonlapė valgomoji salota ‘Lolo rosa’	[211]
			• “Baby leaf” valgomoji salota ‘Multibaby’	[145]
		Aukštesnė DPPH laisvųjų radikalų imobilizavimo geba	• Valgomoji salota ‘Grand rapids’	[211]
			• Valgomoji salota ‘Lolo bionda’	[211]
			• Raudonlapė valgomoji salota ‘Lolo rosa’	[211]
			• “Baby leaf” valgomoji salota ‘Multibaby’	[145]
			• Paprastasis krapas ‘Mammouth’	[15]
		Aukštesnė α tokoferolio koncentracija	• Valgomoji salota ‘Grand rapids’	[211]
			• Valgomoji salota ‘Lolo bionda’	[211]
			• Raudonlapė valgomoji salota ‘Lolo rosa’	[211]
			• “Baby leaf” valgomoji salota ‘Multibaby’	[145]
	638 nm LED apšvietimas ir derinys su 669, 731 ir 445 nm LED	Aukštesnė violaksantino ciklo karotinoidų koncentracija	• Lapinis ridikėlis ‘Tamina’	[192]

5 lentelės tęsinys kitame puslapyje

5 lentelės tęsinys

	Apšvietimo sąlygos	Efektas	Augalas	Šaltinis*
Raudona 625–700 nm		Aukštesnė askorbo rūgšties koncentracija	• Lapinis ridikėlis ‘Tamina’	[192]
Geltona – oranžinė 550–625 nm	622 nm oranžiniai LED papildomi pagrindiniam 638 nm, 447 nm, 669 nm ir 731 nm LED apšvietimui fitotrono kamerose	Didesnė fenolinių junginių koncentracija	• “Baby leaf” valgomoji salota ‘Thumper’	[153]
	595 nm geltoni LED papildomi pagrindiniam 638 nm, 447 nm, 665 nm ir 731 nm LED apšvietimui fitotrono kamerose	Didesnis karotinoidų kiekis	• Baltosios garstyčios, kininio kopūsto, skrotelinio kopūsto mikrožalumynai	[37]
		Didesnė DPPH laisvųjų radikalų imobilizavimo geba	• Daigintos valgomojo ridikėlio ‘Žara’ sėklos	[143]
Žalia 490–550 nm	520 nm žali LED papildomi pagrindiniam 638 nm, 447 nm, 665 nm ir 731 nm LED apšvietimui fitotrono kamerose	Aukštesnė fenolinių junginių koncentracija	• Paprastojo kviečio žieminės formos ‘Širvinta 1’, ‘Ada’, ‘Tauras’, ‘Milda’ ir ‘Alma’ želmenys • Daigintos lęšių ir žieminių kviečių sėklos	[190] [143]

*Skaičius atitinka šaltinio numerį literatūros sąraše.

5 lentelės tęsinys kitame puslapyje

5 lentelės tęsinys

Žalia 490–550 nm		Aukštesnė askorbo rūgšties koncentracija	• Paprastojo kviečio žieminės formos ‘Širvinta 1’, ‘Ada’, ‘Tauras’, ‘Milda’ ir ‘Alma’ želmenys • Daigintos lęšių ir žieminių kviečių sėklos	[190] [143]
		Aukštesnė α tokoferolio koncentracija	• Daigintos lęšių ir paprastojo kviečio žieminės formos sėklos	[143]
		Didesnis karotinoidų kiekis	• Paprastojo kviečio žieminės formos ‘Širvinta 1’, ‘Ada’, ‘Tauras’, ‘Milda’ ir ‘Alma’ želmenys • Baltosios garstyčios, kininio kopūsto, skrotelinio kopūsto mikrožalumynai	[190] [37]
	Žali 535 nm LED papildomi HPS ir natūraliam apšvietimui šiltnamyje	Nitratų redukcija	• “Baby leaf” valgomoji salota ‘Multigreen3’ • “Baby leaf” raudonlapė valgomoji salota ‘Multired4’ • “Baby leaf” valgomoji salota ‘Multiblond2’	[190]
		Aukštesnė askorbo rūgšties, α tokoferolio koncentracija	• “Baby leaf” valgomoji salota ‘Multigreen3’ • “Baby leaf” raudonlapė valgomoji salota ‘Multired4’ • “Baby leaf” valgomoji salota ‘Multiblond2’	[146]
	505 nm LED papildomi HPS ir natūraliam apšvietimui šiltnamyje	Didesnis fenolinių junginių kiekis	• “Baby leaf” valgomoji salota ‘Multigreen3’ • “Baby leaf” raudonlapė valgomoji salota ‘Multired4’ • “Baby leaf” valgomoji salota ‘Multiblond2’	[146]
Mėlyna 425–490 nm	445 nm mėlyni LED, papildomi raudonų 638 nm LED šviesai fitotrone	Aukštesnė fenolinių junginių, askorbo rūgšties koncentracija	• Paprastojo miežio vasarinės formos ‘Luokė’ ir ‘Aura’ veislių želmenys	[191]

5 lentelės tęsinys kitame puslapyje

	Apšvietimo sąlygos	Efektas	Augalas	Šaltinis*
Mėlyna 425–490 nm		Aukštesnė DPPH laisvųjų radikalų imobilizavimo geba	• Paprastojo miežio vasarinės formos ‘Luokė’ ir ‘Aura’ veislių želmenys	[191]
UV-A 380–315 nm	380 nm UV-A LED papildomi pagrindiniam 638 nm, 447 nm, 669 nm ir 731 nm LED apšvietimui fitotrono kamerose	Aukštesnė fenolinių junginių koncentracija	• “Baby leaf” valgomoji salota ‘Thumper’	[153]
UV-A 315–280 nm	2–4 kJ m-2 per dieną UV-B spinduliuotė (UV-B fluorescensinės lempos; 290–320 nm), papildanti HPS apšvietimą fitotrone	Aukštesnė antocianų koncentracija	• Daržinis špinatas ‘Andromeda H’ ir ‘Matador’ • Kvapusis bazilikas	[132] [128]
		Aukštesnė fenolinių junginių koncentracija, DPPH laisvųjų radikalų imobilizavimo geba	• Kvapusis bazilikas	[128, 129]

*Skaičius atitinka šaltinio numerį literatūros sąraše.

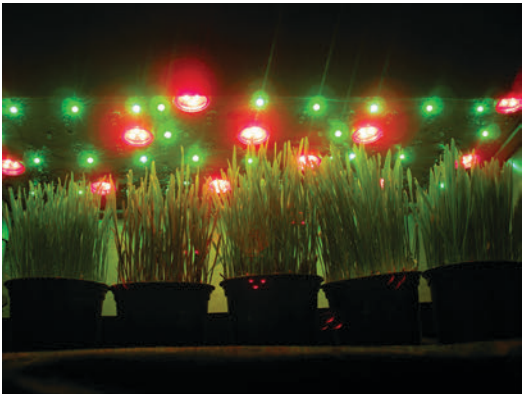
5. Augalų antrinio metabolizmo procesų, antioksidacinio potencialo bei biologiškai aktyvių junginių kaupimosi valdymo galimybės

Pastaraisiais metais vis labiau susirūpinta daržovių, kaip maisto produkto, vidine kokybe ir sauga vartotojui, plėtojama funkcinio maisto idėja (Gruda, 2005). Tyrimai rodo, kad per pastaruosius 40 metų intensyvėjant daržininkystės sistemoms mineralų, baltymų ir vitaminų kiekis daržovėse sumažėjo 5–40 % (Davis, 2009). Ypač tai aktualu šiaurės Europos šalims, kur žalumyninės daržovės intensyviai auginamos šiltnamiuose žiemos / pavasario sezonu, kai natūralus apšvietimas netenkina augalų poreikių ir nukenčia jų maistinės savybės, sukaupiama daug nitratų. Todėl skatinama įvairiomis agrotechnologinėmis priemonėmis gerinti daržovių maistinę kokybę ir papildyti mitybos racioną natūraliomis fitocheminėmis medžiagomis, vitaminais bei antioksidantais (Schreiner, 2005).

Šviesos spektrą ir srautą galima naudoti kaip svarbų įrankį siekiant valdyti farmacijai ar žmogaus mitybai svarbių augalų antrinių metabolitų kaitą žalumyninėse daržovėse. Fotofiziologiniai efektai daržovių vidinei kokybei valdyti – pasaulyje aktuali tyrimų tematika (Olle, Viršile, 2012, Bian ir kt., 2014). Lietuvoje šviesos, kaip fotooksidacinio stresoriaus, parametrų įtakos antrinių metabolitų sudėčiai tyrimai sutelkti LAMMC Sodininkystės ir daržininkystės instituto Augalų fiziologijos laboratorijos darbuose. Pirmieji rezultatai gauti vykdant aukštųjų technologijų plėtros programos projektą HORTILED[6] (2003–2006 m.). Nustatyta, kad tinkamai parinkus apšvietimo spektrą ar švitinant salotas tam tikros trukmės ir pasikartojimo dažnio šviesos impulsais, askorbo rūgšties koncentraciją galima padidinti daugiau kaip 2 kartus (HORTILED[6] ataskaita). Darbai išplėtoti gilinantis į didelio srauto tankio raudonos 638 nm šviesos efektus žalumyninių daržovių fotosintezei, augimui ir kokybei. Tokia šviesa apdorotos žalumyninės daržovės ne tik kaupė mažiau nitratų, bet pasižymėjo ir aukštesnėmis biologiškai aktyvių medžiagų (fenolinių junginių, askorbo rūgšties) koncentracijomis (Žukaus-

kas, Duchovskis, 2009; Samuolienė ir kt., 2009c; Žukauskas ir kt., 2012). Padaryta prielaida, kad didelio srauto tankio raudona šviesa augalus veikia kaip fotostresorius, iššaukia apsauginės antioksidacinės augalo sistemos reakciją, taip skatindama biologiškai aktyvių medžiagų kaupimąsi (fenolinių junginių, karotinoidų, askorbo rūgšties ir kt.) audiniuose ir leidžia gerinti augalinės žaliavos maistinės kokybės rodiklius. Atlikti tyrimai rodo, kad kietakūnio apšvietimo modulio potencialą žalumyninių daržovių maistinei kokybei gerinti galima efektyviau naudoti parenkant tinkamas veisles. Skirtingų veislių salotų maistinės kokybės rodikliai jautriai priklauso tiek nuo genotipo, tiek nuo veislės metabolinio plastiškumo kintančiomis aplinkos sąlygomis. Nustatyta, kad raudonlapėse 'Lolo Rossa' veislės salotose, natūraliai pasižyminčiose aukštesniu antioksidaciniu potencialu (didesnė DPPH laisvųjų radikalų sujungimo geba, 3–4 kartus daugiau fenolinių junginių ir askorbo rūgšties), antioksidacinėmis savybėmis pasižyminčių medžiagų koncentracija mažiau kito veikiant kietakūnei šviesai ir nustatytas reikšmingas nitratų redukcijos efektas. Žalialapėse 'Grand Rapids' ir 'Lolo Bionda' veislių salotose švitinant papildoma raudona 638 nm šviesa labai išaugo fenolinių junginių koncentracija ir DPPH radikalų sujungimo geba, o tai rodo antioksidacinės augalo sistemos reakciją į didelio srauto tankio raudoną spinduliuotę (Žukauskas ir kt., 2011). Vertinant kietakūnio apšvietimo efektus skirtingoms žalumyninėms daržovėms susidurta ir su sezoniškumo efektais, kurie plačiau nagrinėti kituose darbuose. Žalumyninės daržovės, išaugintos vėlyvą pavasarį, nors ir kaupė daug nitratų, buvo prisitaikiusios prie santykinai aukšto natūralaus apšvietimo srauto, todėl taikytas kietakūnis apšvietimas neturėjo reikšmingo efekto nitratų redukcijos procesams ir neiššaukė adekvačios antioksidacinės sistemos reakcijos (Bliznikas ir kt., 2012).

Greta raudonos šviesos efektų, tirtas ir daugiakomponenčio kietakūnio apšvietimo spektro efektas fitotrone įvarių augalų maistinės kokybės rodikliams skirtingais amžiaus tarpsniais: daigintoms kviečių, ridikėlių, lęšių sėkloms (Samuolienė ir kt., 2011b), lapiniams ridikėliams (Urbonavičiūtė ir kt., 2009c), kviečių (Urbonavičiūtė ir kt., 2009a) ir miežių (2009b) želmenims, salotoms (Urbonavičiūtė ir kt., 2007b) ir kitoms žalumyninėms daržovėms (Urbonavičiūtė ir kt., 2008). Greta pagrindinių, raudonos, mėlynos apšvietimo spektro komponenčių, čia pastebėti ir teigiami žalios ir geltonos šviesos efektai žalumyninių daržovių antioksidacinėms savybėms (Urbonavičiūtė ir kt., 2007a, Urbonavičiūtė ir kt., 2009c; Urbonavičiūtė ir kt.,



11 pav. Paprastojo kviečio žieminės formos 'Ada', sėjamojo rugio žieminės formos 'Joniai', paprastojo kviečio vasarinės formos 'Granary', paprastojo miežio vasarinės formos 'Luokė', sėjamosios avižos vasarinės formos 'Ivory' želmenys, išauginti po kietakūne šviesa

2009d). Raudonų, mėlynos, tolimosios raudonos šviesos spektrą papildžius žalia šviesa, padidėja laisvųjų DPPH radikalų sujungimo geba ir fenolinių junginių kiekis lapiniuose ridikėliuose, žieminių kviečių, rugių, miežių, avižų želmenyse, daigintose lęšių ir kviečių sėklose. Papildoma geltona šviesa lėmė didesnę fenolinių junginių koncentraciją ir DPPH radikalų imobilizavimo gebą lapiniuose ridikėliuose tik atsparesnių žieminių kviečių veislių 'Širvinta1' ir 'Ada' želmenyse, daigintų ridikėlių sėklose. Geltona, žalia LED šviesa taip pat labai paskatino β–karoteno kaupimąsi lapiniuose ridikėliuose, aplinkos sąlygoms jautresnių 'Alma' ir 'Milda' veislių kviečių želmenyse. Papildoma UV-A spinduliuotė neigiamai veikė visų veislių žieminius kviečius, tačiau skatino antioksidacinių medžiagų kaupimąsi rugiuose, vasariniuose kviečiuose ir miežiuose (11 pav.) (Urbonavičiūtė ir kt., 2007a; Urbonavičiūtė ir kt., 2009a; Urbonavičiūtė ir kt., 2009b). UV-B spinduliuotė taip pat nagrinėta kaip potenciali priemonė papildant augalinį maistą bioaktyviomis medžiagomis (Jansen ir kt., 2008). Mažos UV-B spinduliuotės dozės lėmė aukštesnes fenolinių junginių, antocianų koncentracijas, DPPH laisvųjų radikalų sujungimo gebą bazilikuose (Sakalauskaitė ir kt., 2012; Sakalauskaitė ir kt., 2013) ir špinatuose (Sakalauskienė ir kt., 2013).

Sukaupta patirtis leido iškelti naujų tyrimų tikslų, kurie įgyvendinti LAMMC SDI Augalų fiziologijos laboratorijos darbuotojams dalyvaujant Lietuvos mokslo tarybos remiamame mokslininkų grupių projekte „Kietakūnio apšvietimo technologija salotų maistinės kokybės gerinimui" NUTRILED[9]

[9] Duchovskis P., Samuolienė G., Sirtautas R. 2011. LMT mokslininkų iniciatyva vykdomų projektų programos projekto „Kietakūnio apšvietimo technologija salotų maistinės kokybės gerinimui (NUTRILED)", ataskaita. (Rankraščio elektroninė versija saugoma LMT ir LAMMC SDI Augalų fiziologijos laboratorijoje).

(2010–2011 m.). Čia tyrimų objektu pasirinktos mažosios „baby leaf“ įvairių veislių salotos. Tai jaunos salotos, maistui vartojamos suformavusios 4–6 tikruosius lapelius. Atlikti kompeksiniai tyrimai fitotrone vertinant šviesos spektro (Samuolienė ir kt., 2013b), fotoperiodo (Sirtautas, Samuolienė, 2013), šviesos impulsų dažnio (NUTRILED, 2011) efektus dar kartą parodė, kad tam, jog būtų pasiektas teigiamas efektas salotų vidinės kokybės rodikliams, apšvietimo parametrai nebūtinai turi atitikti natūralius augalo poreikius. Geresnio efekto pasiekta švitinant salotas 24 h fotoperiodu, o biologiškai aktyvių medžiagų koncentracija padidinama suboptimalaus apšvietimo (parinkto apšvietimo) spektro sąlygomis sukeliant šiems augalams nedidelę stresinę įtampą – eustresą. Dėl to iššaukiama apsauginės antioksidacinės sistemos reakcija ir skatinamas antioksidacinėmis savybėmis pasižyminčių medžiagų kaupimasis audiniuose: askorbo rūgštis, tokoferoliai, karotinoidai ir fenoliniai junginiai yra ne tik atsakingi už apsaugą nuo oksidacinių pažeidimų augaluose, bet analogišką funkciją atlieka ir žmogaus – augalinio maisto vartotojo – organizme (Andre ir kt., 2010).

Perkėlus fitotrono sąlygomis pasiteisinusius salotų švitinimo parametrus į šiltnamį, kur augalų augimą ir metabolizmą moduliuoja natūralaus apšvietimo sąlygos ir papildomas aukšto slėgių lempų apšvietimas, nepasiekta tokių reikšmingų efektų, kaip švitinant vien LED šviesa fitotrone, kontroliuojamomis ir nekintančiomis aplinkos sąlygomis. Papildomo apšvietimo efektas labai priklauso nuo natūralaus apšvietimo mikroklimato sąlygų kitimo šiltnamyje skirtingais metų laikais. Anksčiau minėtas žalumyninių daržovių vidinės kokybės rodiklių gerinimo metodas švitinant jas raudona šviesa prieš derliaus nuėmimą, taip pat pasiteisino ir su „baby leaf“ salotomis (Samuolienė ir kt., 2011c), tačiau metodo efektyvumas šiltnamyje itin priklausė nuo metų laiko (Samuolienė ir kt., 2012a): rudens–žiemos mėnesiais papildoma raudona šviesa lėmė antioksidacinio aktyvumo ir fenolinių junginių didėjimą skirtingų veislių salotose, tačiau kovo mėn. ilgėjant natūraliam fotoperiodui ir didėjant apšvietimo srautu, papildomas raudonos LED šviesos apšvietimas neturėjo tokio reikšmingo efekto. Analogiškos išvados padarytos vertinant papildomų mėlynų ir žalių LED šviestuvų, skirtų papildomam augalų, auginamų šiltnamyje po HPS lempomis (kurių apšvietimo spektre dominuoja raudonai oranžinė šviesa ir trūksta mėlynos šviesos), apšvietimui (Samuolienė ir kt., 2012b). Čia nustatyta, kad žalia šviesa labiau nei mėlyna skatina tokoferolių, askorbo rūgšties kaupimąsi, tačiau galutinis rezultatas priklausė nuo multikomponentinės salotų genotipo, šviesos

12 pav. Krūminė perilė, išauginta po raudonos ir geltonos LED šviesos deriniu

13 pav. Rausvoji žiemė, išauginta po raudonos ir UV-A šviesos deriniu fitotrone

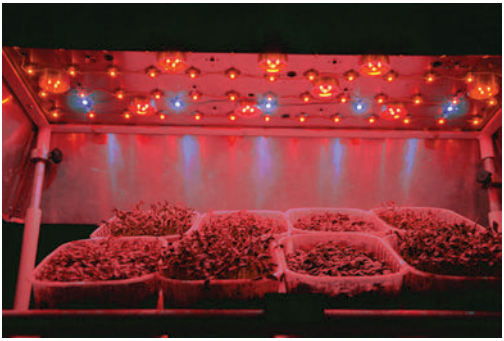
spektro ir sezoniškumo sąveikos. Vertinant tokoferolių homologų kiekius nustatyta, kad γ– ir α– tokoferolių kiekis jautriau kito, priklausomai nuo papildomo apšvietimo ir įvairiose žalumyninėse daržovėse (Samuolienė, Duchovskis, 2012g).

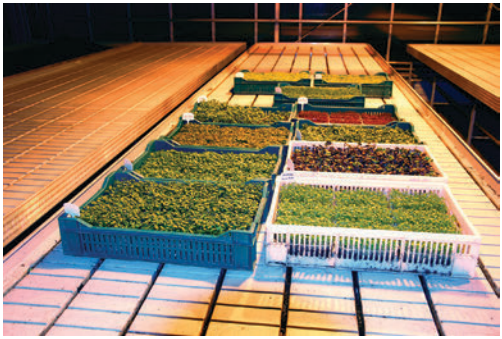
Atlikti tyrimai rodo, kad sudėtinga pasiekti visapusiškai teigiamo šviesos spektro efekto žalumyninių daržovių fiziologiniams procesams ir vartotojui, tačiau galima didinti atskirų biologiškai aktyvių junginių išeigas iš augalinės žaliavos. Remiantis šia idėja, bendradarbiaujant su ūkio subjektu UAB „Energenas“ ir tyrimus bendrai finansuojant Lietuvos mokslo tarybai pagal projektą „Alkaloidų kaupimo vaistiniuose augaluose fotofiziologinių efektų tyrimai ir jų išskyrimo iš augalinės žaliavos metodikos sukūrimas“, atlikti tyrimai siekiant įvertinti galimybes fotofiziologiniais efektais papildyti augalinę žaliavą farmacijai aktualiais natūraliais alkaloidais. Alkaloidai nėra tiesioginiai šviesos signalo akceptoriai augale, tačiau tikėtasi, kad šviesa kryptingai veikia ir šių antrinių metabolitų sintezę. Tyrimų objektais pasirinktos rausvoji žiemė (13 pav.), vaistinė šunvyšnė, indėninė durnaropė dėl jose kaupiamų farmacijai aktualių fitocheminių medžiagų. Gauti komercializavimui perspektyvūs rezultatai paskatino ištirti ir kitas žmogaus mitybai ar farmacijai svarbias antrinių metabolitų rūšis dėl galimo šviesos parametrų efekto jų kiekiui augaliniuose audiniuose. Tyrimai vykdyti Lietuvos mokslo tarybai remiant „Proveržio idėjų“ projektus „Fotofizio-

loginiai efektai augalų antrinio metabolizmo valdymui“ (METABOLED[10], 2012–2013). Čia tirtas šviesos spektro komponenčių efektas krūminės perilės (12 pav.) pagrindinėms antrinių metabolitų grupėms: tokoferoliams, karotinoidams, antocianams, triterpeninėms rūgštims, flavonoidams, aromatinėms medžiagoms ir kt. Išskirti specifiniai metabolitai, reaguojantys į skirtingą apšvietimo spektrą: α tokoferolis, galo rūgštis, epikatechinas, violaksantinas, ursolinė rūgštis (ataskaita, METABOLED, 2013). Siekiant papildyti augalinę žaliavą specifiniais fitocheminiais junginiais efektyvi ne vien stresinę įtampą sukelianti, bet ir augimui bet metabolizmui palankesnė dviejų bangų ilgių šviesa: papildoma mėlyna ir žalia šviesos skatino antocianų kaupimąsi, geltona – karotinoido violaksantino, UV-A – fotoapsauginėmis savybėmis pasižyminčių fenolinių ir tirterpeninių rūgščių. Gauti rezultatai skatina tolesniems skirtingų augalų metabolitų ir šviesos efektų tyrimams gerinant jų maistinę kokybę, tačiau tęsiant tyrimus su farmacijai svarbiais fitocheminiais junginiais objektai turėtų būti parinkti tokie, kur ir nedidelis tam tikro junginio koncentracijos padidėjimas būtų prasmingas.

Visgi, ir šie tyrimai įrodė, kad šviesa nėra vienintelis įrankis, lemiantis antrinio metabolizmo procesus. Siekiant fotofiziologinio efekto būtina užtikrinti tikslingą šviesos, genotipo ir kitų aplinkos veiksnių sąveiką. Tokio principo laikytasi kuriant šviesokultūros sistemą biologiškai aktyviomis medžiagomis papildytų mikrožalumynų auginimui (Nacionalinės mokslo programos „Sveikas ir saugus maistas“ projektas MICROGREEN[7], 2011–2014). Čia fotofiziologiniai efektai derinti su temperatūros, CO_2 lygmens, substrato, apšvietimo srauto, fotoperiodo efektais. Ir nors mikrožalumynai yra savitas, itin jauno augalo, vartojamo maistui tik suformavus skilčialapius, tipas, jiems nustatyti panašūs šviesos parametrų efektai, kaip ir subrendusiems žalumyniniams augalams (14 pav.). Raudona 638 nm šviesa, kuria švitinami mikrožalumynai tris dienas prieš planuojamą derliaus nuėmimą šiltnamyje lėmė aukštesnes fenolinių junginių, askorbo rūgšties, antocianinų koncentracijas (Brazaitytė ir kt., 2013b, Samuolienė ir kt., 2012e); nors efektas buvo savitas mikrožalumynų rūšiai. Fitotrone, po pagrindinėmis raudona, mėlyna ir tolimąja raudona šviesos komponentėmis išaugintų mikrožalumynų antrinių metabolitų kiekybinė sudėtis priklausė nuo apšvietimo spektro, o optimalios jų koncentracijos nustatytos mikrožalumynuose, išaugintuose po vidutiniu apšvietimo srautu (330–440 μmol m^{-2} s^{-1}): tai

[10] Viršilė A., Brazaitytė A., Sirtautas R. 2013. LMT Proveržio idėjų programos projekto „Fotofiziologiniai efektai augalų antrinio metabolizmo valdymui“ (METABOLED) ataskaita. (Rankraščio elektroninė versija saugoma LMT ir LAMMC SDI Augalų fiziologijos laboratorijoje).





14 pav. Mikrožalumynai, auginami po kietakūniu apšvietimu fitotrone ir šiltnamyje

lėmė aukštesnes antocianinų, fenolinių junginių (Samuolienė ir kt., 2013a) ir karotenoidų (Brazaitytė ir kt., 2015a) koncentracijas kopūstinių šeimos ir agurklės (Viršilė, Sirtautas, 2013) mikrožalumynuose. Didesnes atskirų karotinoidų koncentracijas kauptis taip pat skatino papildomos geltona ir žalia spektro komponentės apšvietimo spektre. UV-A spinduliuotė taip pat pasižymi antioksidacinį mikrožalumynų potencialą didinančiomis savybėmis (Brazaitytė ir kt., 2015b). Įvertinus 366, 390 ir 402 nm UV-A komponentes, papildomas pagrindinių raudonų ir melynų LED deriniui fitotrone, nustatyta, kad nuosaikesnį teigiamą efektą skirtingų rūšių mikrožalumynų fitocheminių medžiagų sudėčiai turėjo trumpesni, 366 ir 390 nm bangų ilgiai ir didesnis, 12 μmol m^{-2} s^{-1} UV-A spinduliuotės intensyvumas: sukaupta daugiau fenolinių junginių, antocianinų, askorbo rūgšties ir α-tokoferolio.

Atlikti tyrimų kompleksai atskleidė, kad šviesos spektras, srautas turi reikšmingos įtakos antrinių metabolitų sudėčiai augaluose. Visgi, efektas yra jautriai nulemtas augalo genotipo bei sąveikauja su kitais aplinkos veiksniais, todėl nustatytų dėsningumų negalima taikyti kaip bendros taisyklės įvairiems augalams. Toliau plėtojant apšvietimo technologijas lapinėms daržovėms ar žalumyniniams augalams, greta fotofiziologinių efektų augimui ir vystymuisi, būtina atsižvelgti į šviesos spektro efektus jų antriniam metabolizmui, nes apšvietimo sąlygos labai keičia jų vidinę maistinę kokybę, lemia augalinio maisto naudą ir saugumą vartotojui.

Išvados, rekomendacijos

- Pasėlių, sodų fotosintezės rodiklių stebėjimas augalų vegetacijos metu leidžia laiku reaguoti į produktyvumo elementų formavimosi tendencijas ir koreguoti taikomas technologinės priemonės. Daugiausia informacijos apie pasėlio būklę suteikia grynojo fotosintezės produktyvumo, lapų indekso, chlorofilų *a* / *b* santykio stebėjimai. Optimalūs fotosintezės rodiklių parametrai skirtingais raidos tarpsniais turi būti nustatyti visiems svarbiausiems Lietuvoje auginamiems augalams.
- Šviesos parametrais galima valdyti augalo fotosintetinius ir fotomorfogenetinius procesus, pirminių ir antrinių metabolitų sintezę.
- Šviesos spektre mėlynos ir raudonos šviesos santykis fotosintezės sistemai yra svarbus tiek, kiek ir skirtingų raudonų šviesų komponenčių santykis. Fotomorfogenetiniam atsakui svarbus raudonos ir tolimosios raudonos šviesos santykis skirtingais raidos tarpsniais.
- Augalų poreikiai šviesai skiriasi priklausomai nuo jų gyvybinės formos, augimo strategijos, genetiškai nulemtų rūšies savybių, raidos tarpsnio. Auginant augalus šiltnamiuose ar kitose uždarose sistemose ir dirbtinio klimato sąlygomis šviesos spektras turi atitikti to receptoriaus(rių) sugerties smailei, kuris svarbus agronominiam tikslui pasiekti.
- Keičiant apšvietimo spektrą žalumyninėms daržovėms ir želmenims galima sukelti fotooksidacinį stresą ir iššaukiant apsauginę augalų antioksidacinės sistemos reakciją didinti fenolinių junginių, askorbo rūgšties koncentraciją audiniuose taip pagerinant žalumyninių daržovių antioksidacines savybes.
- Kietakūniai šviesos šaltiniai yra ekonomiški ir sudaro daug galimybių valdyti šviesos parametrus per augalo vegetaciją, todėl tai tinkama priemonė šiltnamių šviesokultūrai, ypač daigams auginti.

- Derinant raudoną puslaidininkinių lempų šviesą su foniniu natūraliu ir aukšto slėgio natrio lempų apšvietimu šiltnamiuose teigiamas efektas nitratų redukcijai silpnėja didėjant natūralaus apšvietimo srautui ir fotoperiodui bei priklauso nuo mikroklimato sąlygų skirtingu metų laiku.
- Antioksidantų ir kitų fitocheminių medžiagų metabolizmas žalumyninėse daržovėse priklauso nuo multikomponentinio genotipo, šviesos parametrų ir sezoniškumo poveikio.
- Trumpalaikis (iki 3 parų) salotų švitinimas didelio fotosintetiškai aktyvios spinduliuotės srauto tankio kietakūne raudona (638 nm) šviesa prieš nuimant derlių leidžia didinti biologiškai vertingų medžiagų kiekį ir labai sumažinti nitratų kiekius salotose ir kitose žalumyninėse daržovėse.
- Modeliuojant šviesos parametrų derinius galima valdyti augalų regeneracijos ir morfogenezės procesus *in vitro* sistemoje. Tai ypač aktualu rizogenezės procesams valdyti.

Literatūra

1. Ainsworth E. A., Bush D. R. 2011. Carbohydrate export from the leaf: a highly regulated process and target to enhance photosynthesis and productivity. Plant Physiology, 155(1): 64–69.
2. Anderson J. V., Gesch R. W., Jia Y., Chao W. S., Horvath D. P. 2005. Seasonal shifts in dormancy status, carbohydrate metabolism, and related gene expression in crown buds of leafy spurge. Plant, Cell and Environment, 28(12): 1567–1578.
3. André C. M., Larondelle Y., Evers D. 2010. Dietary antioxidants and oxidative stress from a human and plant perspective. Current Nutrition & Food Science, 6: 2–12.
4. Anjana S. U., Iqbal m. 2009. Factors, responsible for nitrate accumulation: a review. Sustainable Agriculture, 5: 533–549.
5. Baier M., Kandlbinder A., Golldack D., Dietz K. J. 2005. Oxidative stress and ozone: perception, signaling and response. Plant, Cell and Environment, 28: 1012–1020.
6. Balčiūnas M., Jankauskienė S., Brazaitytė A., Duchovskis P. 2008. Lapų indekso ir fotosintetinių pigmentų dinamika įvairaus tankumo pluoštinių linų pasėlyje. Žemdirbystė: mokslo darbai, 95(4): 97–109.
7. Baležentienė L., Spruogis V., Snieškienė V., Stankevičienė A. 2012. Effects of liquid humic fertilizer on changes in biometric indices of winter wheat during autumn acclimation. Food, Agriculture and Environment, 10(3–4): 463–467.
8. Bandžiulienė R., Mateikienė I., Januškienė R. 1993. Sumedėjusių augalų dauginimo *in vitro* galimybės Lietuvoje. Dendrologia Lithuaniae,1: 28–30.
9. Barzda V., Vengris M., Valkunas L., van Grondelle R., van Amerongen H. (2000) Generation of fluorescence quenchers from the triplet states of chlorophylls in the major light-harvesting complex II from green plants, Biochemistry, 39:10468–10477.
10. Bian Z. H., Yang Q. C., Liu W. K. 2014. Effects of light quality in the accumulation of phytochemicals in vegetables produced in controlled

environments: a review. Journal of the Science of Food and Agriculture, Early view.

11. Blazquez M., Koornneef M., Putterill J. 2001. Flowering on time: genes that regulate the floral transition. EMBO reports, 21(121): 1078–1082.

12. Blinstrubienė A. 2005. Sėmėninių linų tyrimai somatinių ir generatyvinių audinių kultūrose. Daktaro disertacija (biomedicines mokslai, agronomija). Lietuvos žemės ūkio universitetas. Akademija. 104 p.

13. Bliznikas Z., Breivė K., Tamulaitis G., Kurilčik G., Novičkovas A., Žukauskas A., Duchovskis P., Ulinskaitė R., Brazaitytė A., Šikšnianienė J. 2004. Puslaidininkinė lempa augalų fotofiziologiniams procesams tirti ir valdyti. Elektronika ir elektrotechnika, 56(7): 74–79.

14. Bliznikas Z., Breivė K., Novičkovas A., Vitta P., Žukauskas A., Duchovskis P. 2009. Solid-state lamp for the improvement of nutritional quality of leafy vegetables. Electronics and Electrical Engineering, 8:47–50.

15. Bliznikas Z., Žukauskas A., Samuolienė G., Viršilė A., Brazaitytė A., Jankauskienė J., Duchovskis P., Novičkovas A. 2012. Effect of supplementary pre-harvest LED lighting on the antioxidant and nutritional properties of green vegetables. Acta Horticulturae, 939: 85–91.

16. Brazaitytė A., Kazėnas V., Petkevičienė L. 1994. Švitinimo skirtingomis elektros lempomis įtaka pomidorų daigų vystymuisi. Sodininkystė ir daržininkystė, 13: 58–66.

17. Brazaitytė A. 1998. Pomidorų produktyvumo elementų ir aplinkos veiksnių monitoringas šiltnamiuose. Daktaro disertacijos santrauka. Babtai. 32 p.

18. Brazaitytė A., Duchovskis P. 1999. Monitoring of dynamics of tomato *Svara* physiological parameters and environmental factors and their interrelation. Sodininkystė ir daržininkystė, 18(3): 312–320.

19. Brazaitytė A. 1999a. Importance of Environmental Factors for Intensity of Tomato Photosynthesis. Biologija, 1: 73–75.

20. Brazaitytė A. 1999b. Pomidorų hibridų ir jų tėvinių porų fiziologinių procesų stebėjimai įvairiose temperatūrose. Sodininkystė ir daržininkystė, 18(4): 98–112.

21. Brazaitytė A. 2000a. Phytomonitoring investigations of physiology of tomato productivity and resistance. Sodininkystė ir daržininkystė, 19(3)-1: 25–40.

22. Brazaitytė A. 2000b. Genotipo ir temperatūros įtaka pomidorų lapų pigmentams įvairiais organogenezės etapais. Sodininkystė ir daržininkystė, 19(4): 62–73.

23. Brazaitytė A., Ulinskaitė R., Duchovskis P., Samuolienė G., Šikšnianienė J. B., Jankauskienė J., Šabajevienė G., Baranauskis K., Stanienė G., Tamulaitis G., Bliznikas Z., Žukauskas A. 2006. Optimization on Lighting Spectrum for photosynthetic system and productivity on lettuce by using light-emitting diodes. Acta Horticulturae, 711: 183–188.

24. Brazaitytė A., Sakalauskaitė J., Samuolienė G., Urbonavičiūtė A., Šabajevienė G., Lukatkin A., Kolmykova T., Šikšnianienė J. B., Baranauskis K., Gelvonauskis B., Sakalauskienė S., Klimas E., Duchovskis P. 2007. 'Senga Sengana' braškių reakcija į ozono stresą. Sodininkystė ir daržininkystė, 26(1): 45–54.

25. Brazaitytė A., Juknys R., Sakalauskaitė J., Sakalauskienė S., Gelvonauskis B., Samuolienė G., Šabajevienė G., Urbonavičiūtė A., Ulinskaitė R., Sliesaravičius A., Ramaškevičienė A., Duchovskis P. 2008. Effect of UV-B radiation and ozone stress on photosynthetic pigment system of various horticultural plants. Sodininkystė ir daržininkystė. 27(4): 93–105.

26. Brazaitytė A., Duchovskis P., Urbonavičiūtė A., Samuolienė G., Jankauskienė J., Kasiulevičiūtė-Bonakėrė A., Bliznikas Z., Novičkovas A., Breivė K., Žukauskas A. 2009a. Daržovių daigų auginimas po aukšto slėgio natrio lempomis papildant šviesos spektrą 447 nm komponente. Sodininkystė ir daržininkystė, 28(2): 121–135.

27. Brazaitytė A., Duchovskis P., Urbonavičiūtė A., Samuolienė G., Jankauskienė J., Kasiulevičiūtė-Bonakėrė A., Bliznikas Z., Novičkovas A., Breivė K., Žukauskas A. 2009b. The effect of light–emitting diodes lighting on cucumber transplants and after-effect on yield. Zemdirbyste–Agriculture, 96(3): 102–118.

28. Brazaitytė A., Duchovskis P., Urbonavičiūtė A., Samuolienė G., Jankauskienė J., Kazėnas V., Kasiulevičiūtė-Bonakėrė A., Bliznikas Z., Novičkovas A., Breivė K., Žukauskas A. 2009c. After-effect of light-emitting diodes Lighting on tomato growth and yield in greenhouse. Sodininkystė ir daržininkystė, 28(1): 115–126.

29. Brazaitytė A., Jankauskienė J., Urbonavičiūtė A., Samuolienė G., Sirtautas R., Duchovskis P., Novičkovas A., Bliznikas Z., Žukauskas A. 2010a. Agurkų daigų auginimas, naudojant kietakūnius šviesos šaltinius. Sodininkystės ir daržininkystės mokslo tyrimai, 23: 98–104.

30. Brazaitytė A., Jankauskienė J., Urbonavičiūtė A., Samuolienė G., Sirtautas R., Duchovskis P., Novičkovas A., Bliznikas Z., Žukauskas A. 2010b. Kietakūnės šviesos išliekamasis poveikis daržovių daigams derėjimo metu. Sodininkystės ir daržininkystės mokslo tyrimai, 23: 112–117.

31. Brazaitytė A., Duchovskis P., Urbonavičiūtė A., Samuolienė G., Jankauskienė J., Sakalauskaitė J., Šabajevienė G., Sirtautas R., Novičkovas A. 2010c. The effect of light emitting diodes lighting on the growth of tomato transplants. Zemdirbyste–Agriculture, 97(2): 89–98.

32. Brazaitytė A., Jankauskienė J., Urbonavičiūtė A., Samuolienė G., Sirtautas R., Duchovskis P., Novičkovas A., Bliznikas Z., Žukauskas A. 2010d. Pomidorų daigų auginimas, naudojant kietakūnius šviesos šaltinius. Sodininkystės ir daržininkystės mokslo tyrimai, 23: 105–111.

33. Brazaitytė A., Samuolienė G., Jankauskienė J., Viršilė A., Sirtautas R., Sakalauskienė S., Sakalauskaitė J., Duchovskis P. 2012. The effect of blue light dose on cucumber transplants physiological indices. 2nd Symposium on Horticulture in Europe. Angers, France, 1–5 July 2012, 72–73.

34. Brazaitytė A., Kasiulevičiūtė A. 2013a. The effects of HPS lamp supplementation with blue light-emitting diodes on the growth of two tomato hybrid transplants. Rural Development 2013, Proceedings, 6(2): 49–53.

35. Brazaitytė A., Jankauskienė J., Novičkovas A. 2013b. The Effects of Supplementary Short-term Red LEDs Lighting on Nutritional Quality of Perilla frutescens L. Microgreens. Rural Development 2013, Proceedings, 6(2): 54–58.

36. Brazaitytė A., Sakalauskienė S., Samuolienė G., Jankauskienė J., Viršilė A., Novičkovas A., Sirtautas R., Miliauskienė J., Vaštakaitė V., Dabašinskas L., Duchovskis P. 2015a. The effects of LED illumination spectra and intensity on carotenoid content in Brassicaceae microgreens. Food Chemistry, 173: 600–606.

37. Brazaitytė A., Viršilė A., Jankauskienė J., Sakalauskienė S., Samuolienė G., Sirtautas R., Novičkovas A., Dabašinskas L., Miliauskienė J., Vaštakaitė V., Bagdonavičienė A., Duchovskis P. 2015b. The effect of supplemental UV-A irradiation in the solid-state lighting on microgreen growth and phytochemical content. International Agrophysics. Priimtas spausdinti.

38. Bundinienė O., Duchovskis P., Brazaitytė A. 2008. The influence of fertilizers with nitrification inhibitor on edible carrot photosynthesis parameters and productivity. Sodininkystė ir daržininkystė, 27(2): 245–257.

39. Butkevičienė L. M. 2012. Skirtingu laiku sėtų žieminių rapsų ir jų hibridų vystymosi dėsningumai. Daktaro disertacija (biomedicinos mokslai, agronomija), Kaunas, 115 p.

40. Commission regulation (EU) No 1258/2011. Official Journal of European Union, 320: 15–17. Prieiga per internetą: http://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ. do?uri=OJ:L:2011:320:0015:0017:EN:PDF

41. Čelkienė A. 1991. 'Melbos' veislės obelų pramečiavimo morfofiziologiniai aspektai. Sodininkystė ir daržininkystė, 10: 15–23.

42. Davis D. R. 2009. Declining fruit and vegetable nutrient composition: what is the evidence? Hortscience, 44: 15–19.

43. Dėdelienė K., Juknys R. 2008. Skirtingų vasarinių miežių veislių jautrumas ozonui. Žemės ūkio mokslai, 15(4): 35–39.

44. Duchovskienė Z. 2000. Gūžinių, ropinių kopūstų ir raudonųjų burokėlių žydėjimo iniciacija bei generatyvinė raida. Daktaro disertacija (biomedicinos mokslai, agronomija), LSDI, LŽŪU bibliotekos, Babtai, 114 p.

45. Duchovskis P., Žukauskas N., Šikšnianienė J. B., Samuolienė G. 2003. Valgomųjų morkų (*Daucus sativus* Röhl.) juvenalinio periodo, žydėjimo indukcijos ir evokacijos procesų ypatumai. Sodininkystė ir daržininkystė, 22(1): 86–93.

46. Duchovskis P. 2004. Flowering initiation of wintering plants. Sodininkystė ir daržininkystė, 23(2): 3–11.

47. Duchovskis P., Brazaitytė A., Juknys R., Januškaitienė I., Sliesaravičius A., Ramaškevičienė A., Burbulis N., Šikšnianienė J. B., Baranauskis K., Duchovskienė L., Stanys V., Bobinas Č. 2006. Changes of Physiological and Genetic Indices of *Lycopersicon Esculentum* Mill. by Cadmium under Different Acidicity and Nutrition. Polish Journal of Environmental Studies, 15(2): 235–242.

48. Duchowski P., 1995. Indukcja kwitnienia wybranych roślin pastewnych (Traw I koniczyny białej). Acta Academiae Agriculturae ac Technicae Olstenensis (509). Agricultura, 61, Supplementum C: 61 s.

49. Duffy C. D., Chmeliov J., Macernis M., Sulskus J., Valkunas L., Ruban A. V. 2013. Modeling of fluorescence quenching by lutein in the plant light-harvesting complex LHCII. Journal of Physical Chemistry B, 117: 10974–10986.

50. Dukhovskis P., Juknys R., Brazaityte A., Zukauskaite I. 2003. Plant Response to Integrated Impact of Natural and Anthropogenic Stress Factors. Russian Journal of Plant Physiology, 50(2): 147–154.

51. Dutta-Gupta S., Jatothu B. 2013. Fundamentals and applications of light-emitting diodes (LEDs) in *in vitro* plant growth and morphogenesis. Plant Biotechnol Rep, 7: 211–220.

52. Economou A. S., Read P.E. 1987. Light treatments to improve efficiency of *in vitro* propagation systems. Hortic Sci, 22: 751–754.

53. Gasperavičiūtė G. 1977. Liuminescencinių lempų panaudojimas derantiems agurkams apšviesti rudens–žiemos laikotarpiu. Lietuvos žemdirbystės mokslinio tyrimo instituto darbai, 103-107.

54. Gelvonauskis B., Brazaitytė A., Sasnauskas A., Duchovskis P., Gelvonauskienė D. 2006. Morphological and physiological characteristics of columnar apple trees. Sodininkystė ir daržininkystė, 25(3): 350–356.

55. Gruda N. 2005. Impact of environmental factors on product quality of greenhouse vegetables for fresh consumption. Critical Reviews in Plant Sciences, 24: 227–247.

56. Jakienė E., Šlapakauskas V., Mickevičius V., Sapijanskaitė B. 2008. Stilitų įtaka cukrinių runkelių šviesos absorbcijai, chlorofilų kaupimuisi ir produktyvumui. Žemės ūkio mokslai, 15(2): 32–40.

57. Jakienė E., Šlapakauskas V., Brazaitytė A., Sakalauskienė S., Mickevičius V., Duchovskis P. 2009. Skystųjų kompleksinių trąšų ir augimo reguliatorių įtaka cukrinių runkelių fotosintezės rodikliams. Vagos: LŽUU mokslo darbai, 85(38): 14–22.

58. Jakienė E., Mickevičius V. 2010. Skystųjų kompleksinių trąšų ir augimo reguliatorių įtaka cukrinių runkelių (*Beta vulgaris* L., var. *saccharifera*) pasėlio fotosintetinių rodiklių formavimuisi ir produktyvumui. Vagos: LŽUU mokslo darbai, 84(37): 7–16.

59. Jankauskienė J., Brazaitytė A., Kazėnas V. 2001. Įvairios spinduliuotės šviesos lempų įtaka pomidorų daigams. Sodininkystė ir daržininkystė, 20(4) –1: 25–34.

60. Jankauskienė J., Brazaitytė A. 2003. Pomidorų šaknų maitinamojo tūrio tyrimas dviguba polimerine plėvele dengtuose šiltnamiuose. Sodininkystė ir daržininkystė, 22(2): 150–159.

61. Jankauskienė J., Brazaitytė A. 2005. Influence of transplant age on the earliness of yield and productivity of short-fruit cucumbers. Sodininkystė ir daržininkystė, 24 (3): 138–146.

62. Jankauskienė J., Brazaitytė A. 2006. Sodinimo tankumo įtaka pavasarinių agurkų produktyvumui. Sodininkystė ir daržininkystė, 25(4): 286–294.

63. Jankauskienė J., Brazaitytė A. 2007a. Durpių bei durpių ir ceolito substratų poveikis pomidorų produktyvumui. Sodininkystė ir daržininkystė, 26(1): 119–126.

64. Jankauskienė J., Brazaitytė A. 2007b. Substratų poveikis pomidorų produktyvumui bei fiziologiniams procesams. Sodininkystė ir daržininkystė, 26(2): 66–77.

65. Jankauskienė J., Brazaitytė A. 2008a. The Influence of Various Substratum on the Quality of Cucumber Seedlings and Photosynthesis Parameters. Sodininkystė ir daržininkystė, 27(2): 285–294.

66. Jankauskienė J., Brazaitytė A. 2008b. The influence of zeolite on the quality of cucumber seedlings and total yield. Овощеводство, 15:162–168.

67. Jankauskienė J., Brazaitytė A.. 2009a. Auginimo tankio įtaka pomidorų produktyvumui. Sodininkystės ir daržininkystės mokslo tyrimai, 22: 156–162.

68. Jankauskienė J., Brazaitytė A. 2009b. Substrato tūrio įtaka pavasarinių agurkų produktyvumui. Sodininkystė ir daržininkystė, 28(4): 141–150.

69. Jankauskienė J., Brazaitytė A., Bobinas Č., Duchovskis P. 2013. Effect of transplant growth stage on tomato productivity. Acta Scientiarum Polonorum, Hortorum Cultus, 12(2): 143–152.

70. Jansen M. A. K., Hectors K., O'Brien N. M., Guisez Y., Potters G. 2008. Plant stress and human health: Do human consumers benefit from UV-B acclimated crops? Plant Science, 175: 449–458.

71. Janušauskaitė D. 2009. Tręšimo intensyvumo įtaka vasarinių kvietrugių produktyvumui ir lapijos chlorofilo indeksui. Zemdirbyste–Agriculture, 96(4): 110–123.

72. Janušauskaitė D., Auškalnienė O., Pšibišauskienė G. 2009. Skirtingo tankumo vasarinių miežių pasėlių lapijos chlorofilo indeksas ir jo ryšys su derliumi. Zemdirbyste–Agriculture, 96(4): 124–138.

73. Janušauskaitė D., Auškalnienė O., Pšibišauskienė G. 2010. Chlorofilo indekso dinamika skirtingo tankumo herbicidais purkštuose ir nepurkštuose vasariniuose miežiuose. Vagos: LŽUU mokslo darbai. Nr. 87 (40): 19–27.

74. Janušauskaitė D., Auškalnienė O., Feizienė D., Feiza V. 2013. Response of common barley (*Hordeum vulgare* L.) physiological parameters to agricultural practices and meteorological conditions Zemdirbyste–Agriculture, 100(2): 127–136.

75. Jonavičienė R. 2005. Ultravioletiniai Saulės spinduliuotės matavimai Lietuvos hidrometeorologijos tarnyboje. Meteorologija ir hidrologija Lietuvoje: raida ir perspektyvos. Respublikinės mokslinės konferencijos, vykusios 2005 metų kovo 23 d., pranešimai, Vilniaus universitetas, 48–50.

76. Juknevičienė Ž., Samuolienė G., Viršilė A., Duchovskis P., Venskutonienė E. 2011. Šviesos spektro sudėtis įtaka bulvių (*Solanum tuberosum* L.) stiebagumbių apikalinio dominavimo slopinimui. Žemės ūkio mokslai, 18(1): 1–8.

77. Juknys R., Dėdelienė K., Martinavičienė J., Blažytė A., Duchovskis P., Šikšnianienė J. B., Brazaitytė A. 2005. Vasarinių miežių (*Hordeum sativum* L.) jautrumo ultravioletinei (UV-B) spinduliuotei tyrimai. Sodininkystė ir daržininkystė, 24(2): 97–104.

78. Juknys R., Duchovskis P., Sliesaravičius A., Šlepetys J., Raklevičienė D., Januškaitienė I., Brazaitytė A., Ramaškevičienė A., Lazauskas S., Rančelienė V., Dėdelienė K., Sakalauskaitė J., Juozaitytė R., Kadžiulienė Ž., Švegždienė D., Martinavičienė J., Urbonavičiūtė A. 2008. Changes in the sensitivity of agricultural plants to the impact of ozone and UV-B radiation in simulated warmer climate conditions. Ekologija, 54(4): 195–200.

79. Juknys R., Januškaitienė I., Dikšaitytė A., Šliumpaitė I. 2012. Impact of warming climate on barley and tomato growth and photosynthetic pigments. Biologija, 58(2): 87–97.

80. Juozaitytė R., Ramaškevičienė A., Sliesaravičius A., Brazaitytė A., Duchovskis P., Burbulis N. 2007. Growth and physiological features of pea (*Pisum sativum* L.) of different morphotypes under ozone exposure. Biologija, 53(3): 71–74.

81. Juozaitytė R., Ramaškevičienė A., Sliesaravičius A., Burbulis N., Kuprienė R., Liakas V., Blinstrubienė A. 2008. Effects of UV-B radiation on photosynthesis pigmens systems and growth of pea (*Pisum sativum* L.). Sodininkystė ir daržininkystė, 27(2): 179–186.

82. Juozaitytė R. 2009. Sėjamojo žirnio (*Pisum sativum* L.) skirtingų morfotipų reakcija į ozono ir UV-B spinduliuotės poveikį. Daktaro disertacija (biomedicinos mokslai, agronomija). Akademija, 87 p.

83. Kabelienė J. 1986. Pomidorų sodinimo tankumas ir kekių skaičius auginant juos rudenį žieminiuose šiltnamiuose. Sodininkystė ir daržininkystė, 4: 80–87.

84. Kavaliauskaitė D., Duchovskis P., Brazaitytė A., Bobinas Č. 2004. Baltųjų balandų (*Chenopodium Album* L.) įtaka raudonųjų burokėlių (*Beta vulgaris* L. *var. Conditiva*) fotosintetiniams rodikliams. Sodininkystė ir daržininkystė, 24(1): 80–86.

85. Kavaliauskaitė D. 2005. Piktžolių kontrolės agrotechniniai ir biologiniai aspektai raudonųjų burokėlių (*Beta vulgaris* subsp. *vulgaris* var. *vulgaris*)

pasėliuose. Daktaro disertacija (biomedicinos mokslai, agronomija). Babtai, 125 p.

86. Kavaliauskaitė D., Duchovskis P., Brazaitytė A. 2006. Impact of common lambsquartier (*Chenopodium Album* L.) competition on formation of red beet (*Beta vulgaris* L. *var. vulgaris*) photosynthetic indices. Sodininkystė ir daržininkystė, 25(2): 118–124.

87. Kazėnas V., Jankauskienė J., Brazaitytė A. 2001. Didžiaslėgių natrio ir metalų halogenų lempų biofotometrinis įvertinimas ir biologiniai bandymai. Energetikos ir elektrotechnikos technologijos, konferencijų pranešimų medžiaga, 128–129.

88. Kazlauskas E., Šlapakauskas V. A., Beresnevičius Z. J., Tumosienė I. 2007. Effect of *β-alanine* hydrazide derivatives on *Phaseolus vulgaris* photochemistry and CO_2 assimilation. Biologija, 53(2): 13–15.

89. Kazlauskas E. 2008. β-alanino darinių hidrazidų įtaka daržo pupelių (*Phaseolus vulgaris* L.) fotosintezei, rizogenezei ir produktyvumui. Daktaro disertacija (biomedicinos mokslai, agronomija). Akademija, 95 p.

90. Kazlauskas E., Šlapakauskas V. 2009. β-alanino darinių hidrazidų poveikis pupelių fotosintezei, azoto koncentracijai ir produktyvumui. Žemės ūkio mokslai, 16(1–2): 41–46.

91. Kosteckas R. 2012. Skirtingu intensyvumu tręštų vasarinių rapsų (*Brassica napus* L.) biopotencialo formavimosi dėsningumai įvairaus tankumo pasėliuose. Daktaro disertacija (biomedicinos mokslai, agronomija), Akademija, 82 p.

92. Kurilčik A., Miklušytė-Čanova R., Žilinskaitė S., Dapkūnienė S., Duchovskis P., Kurilčik G., Tamulaitis G., Žukauskas A. 2007. *In vitro* cultivation of grape culture under solid–state lighting. Sodininkystė ir daržininkystė, 26(3): 235–245.

93. Kurilčik A., Miklušytė-Čanova R., Dapkūnienė S., Žilinskaitė S., Kurilčik G., Tamulaitis G., Duchovskis P., Žukauskas A. 2008a. *In vitro* culture of *Chryzanthemum* plantlets using light-emiting diodes, Central European Journal of Biology, 3(2):161–167.

94. Kurilčik A., Dapkūnienė S., Kurilčik G., Žilinskaitė S., Žukauskas A., Duchovskis P. 2008b. Effect of the photoperiod duration on the growth of *Chrysanthemum* plantlets *in vitro*. Sodininkystė ir daržininkystė, 27(2): 39–46.

95. Kurilčik A., Dapkūnienė S., Žilinskaitė S., Duchovskis P. 2009. Per parą pasikartojančio fotoperiodo poveikis chrizantemų augimui ir vystymuisi *in vitro*. Sodininkystė ir daržininkystė, 28(2): 147–152.

96. Kurilčik A., Dapkūnienė S., Kurilčik G., Duchovskis P., Urbonavičiūtė A., Žilinskaitė S., Žukauskas A. 2011. Effect of far-red light on the growth of chrysanthemum plantlets *in vitro*. Sodininkystė ir daržininkystė, 30(3–4): 103–108.

97. Kviklys A. 1988. Sodo agrotechnikos tyrimai. Sodininkystė ir daržininkystė, 7: 47–68.

98. Lazauskas S., Povilaitis V., Antanaitis Š., Sakalauskaitė J., Sakalauskienė S., Pšibišauskienė G., Auškalnienė O., Raudonius S., Duchovskis P. 2012. Winter wheat leaf area index under low and moderate input management and climate change. Journal of Food, Agriculture & Environment, 10(1): 588–593.

99. Leistrumaitė A., Paplauskiene V. 2004. Evaluation of photosynthetic pigments content and agronomically valuable traits in Lithuanian spring barley varieties. Žemės ūkio mokslai, 4: 36–41.

100. Leliūnienė J., Samuolienė G., Klimas E., Duchovskis P. 2013. Sėjos laiko ir tręšimo įtaka sėklai skirtų eraičinsvidrių (*Festulolium*) augimui ir fotosintezei. Žemės ūkio mokslai, 20(3): 133–140.

101. Liatukas Ž., Ronis A., Ruzgas V. 2009. Lapų ploto indekso tinkamumas žieminio kviečio (*Triticum aestivum* L.) selekcinių linijų atrankai. Zemdirbyste–Agriculture, 96(3): 3–15.

102. Losinka R., Raklevičienė D., Švegždienė D. 2008. Light and gravity-related tropistic responses of garden cress leaves. Sodininkystė ir daržininkystė, 27(2): 47–56.

103. Malinauskas K., Pranckietis V., Kazlauskas E., Pranckietienė I., Šlapakauskas V. 2010. Pirmamečių obelaičių fotosintezės intensyvumo tyrimas per lapus tręšiant azoto trąšomis. Sodininkystė ir daržininkystė, 29(1): 11–20.

104. Marcinkevičienė A., Velička R., Kosteckas R. 2009. Vasarinių rapsų produktyvumo elementų formavimasis priklausomai nuo trešimo ir pasėlio tankumo. Vagos: LŽUU mokslo darbai, 84(37): 23–28.

105. Marcinkevičienė A., Velička R., Kosteckas R. 2010. Crop density and fertilization effects on weed suppression in spring oilseed rape. Zemdirbyste–Agriculture, 97 (2): 83–88.

106. Mažeikienė I., Stanys V., Stanienė G. 2007. Mineralinių druskų ir apšvietimo įtaka *Paeonia lactiflora* mikroūglių rizogenezei *in vitro*. Sodininkystė ir daržininkystė, 26(4): 347–354.

107. Mažuolytė-Miškinė E., Pranckietienė I., Dromantienė R., Pranckietis V. 2013. Aminorūgščių poveikis fotosintezės pigmentams vasarinių miežių lapuose imitacinės sausros sąlygomis. Žemės ūkio mokslai, 20(4): 253–265.

108. Mažuolytė-Miškinė E., Pranckietienė I., Dromantienė R., Pranckietis V. 2014. Fotosintezės pigmentų dinamika vasariniuose miežiuose imitacinės sausros streso sąlygomis. Žemės ūkio mokslai, 21(3): 161–172.

109. Mohr H. 1987. Mode of co-action between blue/UV light and light absorbed by phytochrome in higher plants. Florida: CRC Press, 133–134.

110. Novičkovas A. 2006. Šviesos diodų taikymai apšvietimui ir matavimams. Daktaro disertacija (fiziniai mokslai, fizika), Vilniaus universitetas, Fizikos institutas, Vilnius, 105 p.

111. Novičkovas A., Brazaitytė A., Duchovskis P., Jankauskienė J., Samuolienė G., Viršilė A., Sirtautas R., Bliznikas Z., Žukauskas A. 2012. Solid-state lamps (LEDs) for the short-wavelength supplementary lighting in greenhouses: experimental results with cucumber. Acta Horticulturae, 927: 723–730.

112. Olle M., Viršilė A. 2013. The effects of light-emitting diode lighting on greenhouse plant growth and quality. Agricultural and Food Sciences, 22: 223–234.

113. Paplauskienė V., Leistrumaitė A., Basiulienė B. 2001. Evalution of chlorophyll content and yield components in spring barley doubled haploid lines. Biologija, 1: 68–70.

114. Pečkytė A. 2009. Salyklinių miežių agrobiologinio potencialo bei derliaus kokybės priklausomumas nuo mineralinių ir lapų trąšų. Daktaro disertacija (biomedicinos mokslai, agronomija), Akademija, 122 p.

115. Petkevičienė L. 1988. Šiltadaržių agrotechnikos tyrimai. Sodininkystė ir daržininkystė, 7: 112–121.

116. Petronienė D. 2000. Burokėlių fotosintetinio potencialo, produktyvumo ir kokybės veiksniai. Sodininkystė ir daržininkystė, 19(3): 55–61.

117. Rakleviciene D., Svegzdiene D., Tamulaitis G., Zukauskas A. 2005. Growth of cress seedlings and morphogenesis of root gravisensors under clino–rotation and in unidirectional red or blue light. Journal of Gravitational Physiology, 12(1): 209–210.

118. Raklevičienė D., Švegždienė D., Stanevičienė R., Losinka R. 2007. Effects of illumination on the growth and histogeny of garden cress seedlings under altered gravity. Biologija, 53(2): 55–58.

119. Raklevičienė D., Švegždienė D., Losinska R. 2008. Photomorphogenetic responses of garden cress to light in altered gravity. Sodininkystė ir daržininkystė, 27(2): 65–74.

120. Ramaškevičienė A., Kupčinskienė E., Sliesaravičius A., Blažytė A. 2001. Physiological responses of Lithuanian cultivars of *Hordeum sativum* ssp. *distichum* L. to Al exposure. Biologija, 2: 47–49.

121. Ramaškevičienė A. 2003. Sunkiųjų metalų jonų ir judraus aliuminio toksiškumas vasariniams miežiams. Daktaro disertacijos santrauka. Kaunas, 29 p.

122. Ramaškevičienė A., Burbulis N., Duchovskis P., Sliesaravičius A., Pilipavičius V., Kuprienė R., Blinstrubienė A., Urbonavičiūtė A., Sakalauskaitė J., Baranauskis K.. 2006. Impact of substrate acidity and heavy metals (Cu, Cd) on pea plants growth and pollen germination. Ekologija, 2: 8–14.

123. Romaneckas R., Kazėnas V., Žulienė R. 2001. Cukrinių runkelių pasėlių apšvitos ir lapų asimiliacinio paviršiaus ploto tyrimai. Žemės ūkio mokslai, 14(2): 31–39.

124. Romaneckienė R., Pilipavičius V., Šlapakauskas V., Romaneckas K. 2008. Vasarinių miežių pasėlį ir piktžoles pasiekianti FAR ir UV-B spinduliuotė. Vagos: mokslo darbai, 79(32): 94–102.

125. Sakalauskaitė J., Brazaitytė A., Samuolienė G., Urbonavičiūtė A., Šabajevienė G., Šikšnianienė J. B., Baranauskis K., Gelvonauskis B., Duchovskis P. 2006. Obelų fotosintetinės sistemos reakcija į ozono sukeltą stresą. Sodininkystė ir daržininkystė, 25(2): 99–106.

126. Sakalauskaitė J. 2009. Klimato ir antropogeninių veiksnių kompleksinis poveikis valgomojo ridikėlio (*Raphanus sativus* L.) fotosintezės sistemai. Daktaro disertacija (biomedicinos mokslai, agronomija). Babtai, 109 p.

127. Sakalauskaitė J., Brazaitytė A., Urbonavičiūtė A., Samuolienė G., Šabajevienė G., Sakalauskienė S., Duchovskis P. 2010. Radish plant behaviour under short-term elevated ozone fumigation. Central European Journal of Biology, 5(5): 674–681.

128. Sakalauskaitė J., Viškelis P., Duchovskis P., Dambrauskienė E., Sakalauskienė S., Samuolienė G., Brazaitytė A. 2012. Supplementary UV-B irradiation effects on basil (Ocimum basilicum L.) growth and phytochemical properties. Journal of Food, Agriculture & Environment, 10(3–4): 342–346.

129. Sakalauskaitė J., Viskelis P., Dambrauskienė E., Sakalauskienė S., Samuolienė G., Brazaitytė A., Duchovskis P., Urbonavičienė D. 2013. The effects of different UV-B radiation intensities on morphological and biochemical

characteristics in Ocimum basilicum L. Journal of the Science of Food and Agriculture, 93(6): 1266–1271.

130. Sakalauskienė S., Brazaitytė A., Šabajevienė G., Lazauskas S., Sakalauskaitė J., Urbonavičiūtė A., Samuolienė G., Duchovskis P. 2009. Kompleksinis aplinkos veiksnių poveikis sėjamojo žirnio (*Pisum sativum* L.) fiziologiniams rodikliams organogenezės III–IV organogenezės etapais. Zemdirbyste–Agriculture, 96(3): 93–101.

131. Sakalauskienė S. 2011. Klimato ir antropogeninių veiksnių pokyčių komplementarinio poveikio daržo augalų fiziologinėms sistemoms modeliavimas fitotrone. Daktaro disertacija (biomedicinos mokslai, agronomija). Babtai, 88 p.

132. Sakalauskienė S., Januškaitienė I., Juknys R., Miliauskienė J. 2013. The Effects of UV-B Radiation on Phytochemical Properties of Spinacia oleracea. Rural Development 2013, Proceedings, 6 (2): 227–231.

133. Samulienė M. I., Uselis N., Kviklys A. 1988. Braškių lapų ploto nustatymo metodika. Sodininkystė ir daržininkystė, 8: 40–44.

134. Samuolienė G., Šikšnianienė J. B., Duchovskis P., Brazaitytė A., Ulinskaitė R., Baranauskis K. 2004. Šviesos kokybės įtaka valgomųjų morkų fiziologiniams procesams evokacijos bei žiedų iniciacijos tarpsniais. Sodininkystė ir daržininkystė, 23(1): 78–87.

135. Samuolienė G. 2007. Valgomosios morkos *Daucus sativa* (Hoffm.) Röhl žydėjimo iniciacijos fiziologiniai ir biocheminiai aspektai. Daktaro disertacija (biomedicinos mokslai, agronomija), LSDI, LŽŪU bibliotekos, Akademija, 70 p.

136. Samuolienė G., Šabajevienė G., Urbonavičiūtė A., Duchovskis P. 2007. Carrot flowering initiation: light effect, photosynthetic pigments, carbohydrates. Acta Biologica Szegediensis, 51(1): 39–42.

137. Samuolienė G., Urbonavičiūtė A., Šabajevienė G., Duchovskis P.. 2008. Flowering Initiation in Carrot and Caraway. Sodininkystė ir daržininkystė, 27(2): 17–25.

138. Samuolienė G., Urbonavičiūtė A., Brazaitytė A., Sirtautas R., Šabajevienė G., Uselis N., Duchovskis P. 2009a. “Frigo” braškių daigų augimo ir derliaus atsakas į šviesos spektrą. Sodininkystė ir daržininkystė, 28(4): 81–88.

139. Samuolienė G., Urbonavičiūtė A., Brazaitytė A., Jankauskienė J., Duchovskis P., Bliznikas Z., Žukauskas A. 2009b. The benefits of red LEDs:improved nutritional quality due to accelerated senescence in lettuce. Sodininkystė ir daržininkystė, 28(2): 111–120.

140. Samuolienė G., Urbonavičiūtė A., Duchovskis P., Bliznikas Z., Vitta P., Žukauskas A. 2009c. Decrease in nitrate concentration in leafy vegetables under a solid-state illuminator. HortScience, 44: 1857–1860.

141. Samuolienė G., Brazaitytė A., Urbonavičiūtė A., Šabajevienė G., Duchovskis P. 2010. The effect of red and blue light component on the growth and development of frigo strawberries. Zemdirbyste–Agriculture, 97(2): 99–104.

142. Samuolienė G., Sirtautas R., Brazaitytė A., Sakalauskaitė J., Sakalauskienė S., Duchovskis P. 2011a. The impact of red and blue light-emitting diode illumination on radish physiological indices. Central European Journal or Biology, 6(5): 821–828.

143. Samuolienė G., Urbonavičiūtė A., Brazaitytė A., Šabajevienė G., Sakalauskaitė J., Duchovskis P. 2011b. The impact of LED illumination on antioxidant properties of sprouted seeds. Central European Journal of Biology, 6: 68–74.

144. Samuolienė G., Brazaitytė A., Sirtautas R., Novičkovas A., Duchovskis P. 2011c. Supplementary red-LED lighting affects phytochemicals and nitrate of baby leaf lettuce. Journal of Food, Agriculture&Environment, 9: 271–274.

145. Samuolienė G., Sirtautas R., Brazaitytė A., Viršilė A., Duchovskis P. 2012a. Supplementary red-LED lighting and the changes in phytochemical content of two baby leaf lettuce varieties during three seasons. Journal of Food, Agriculture & Environment, 10: 701 – 706.

146. Samuolienė G., Sirtautas R., Brazaitytė A., Duchovskis P. 2012b. LED lighting and seasonality effects antioxidant properties of baby leaf lettuce. Food Chemistry, 134: 1494–1499.

147. Samuolienė G., Brazaitytė A., Duchovskis P., Viršilė A., Jankauskienė J., Sirtautas R., Novičkovas A., Sakalauskienė S., Sakalauskaitė J. 2012c. Cultivation of vegetable transplants using solid-state lamps for the short-wavelength supplementary lighting in greenhouses. Acta Horticulturae, 952: 885–892.

148. Samuolienė G., Brazaitytė A., Sirtautas R., Novičkovas A., Duchovskis P. 2012d. The effect of supplementary LED lighting on the antioxidant and nutritional properties of lettuce. Acta Horticulturae, 952: 835–841.

149. Samuolienė G., Brazaitytė A., Sirtautas R., Sakalauskienė S., Jankauskienė J., Duchovskis P., Novičkovas A. 2012e. The impact of supplementary short-term red LED lighting on the antioxidant properties of microgreens. Acta Horticulturae, 956: 649–656.

150. Samuoliene G., Duchovskis P. 2012f. Interaction between flowering initiation and photosynthesis. In: Mohammad Mahdi Najafpour (ed.), Applied Photosynthesis. InTech., 121–140.

151. Samuolienė G., Duchovskis P. 2012g. Interaction between light quality and tocopherol antioxidant activity. In: Tocopherol: Sources, Uses and Health Benefits. Publisher: Nova Science Publishers, Inc. ISBN: 978–162100704–3, 103–116.

152. Samuolienė G., Brazaitytė A., Jankauskienė J., Viršilė A., Sirtautas R., Novičkovas A., Sakalauskienė S., Sakalauskaitė J., Duchovskis P. 2013a. LED irradiance level affects growth and nutritionalas quality of Brassica microgreens. Central European Journal of Biology, 8(12): 1241–1243.

153. Samuolienė G., Brazaitytė A., Sirtautas R., Viršilė A., Sakalauskaitė J., Sakalauskienė S. Duchovskis P. 2013b. LED illumination affects bioactive compounds in romaine baby leaf lettuce. Journal of the Science of Food and Agriculture, 93(13): 3286–3291.

154. Santamaria P. 2006. Nitrate in vegetables: toxicity, content, intake and EC regulation. Journal of the Science of Food and Agriculture, 86: 10–17.

155. Schreiner m. 2005. Vegetable crop management strategies to increase the quantity of phytochemicals. European Journal of Nutrition, 44: 85–94.

156. Sirtautas R., Samuoliene G. 2013. The effect of red-LED lighting on the antioxidant properties and nitrates in red baby leaf lettuces. Rural Development 2013, Proceedings, 6 (2): 241–244.

157. Sirtautas R. 2014. Šviesos ir kitų aplinkos veiksnių poveikis salotų maistinei kokybei. Daktaro disertacija (žemės ūkio mokslai, agronomija), LAMMC, ASU bibliotekos, Akademija, 82 p.

158. Sirtautas R., Virsile A., Samuoliene G., Brazaityte A., Miliauskiene J., Sakalauskiene S., Duchovskis P. 2014. Growing of leaf lettuce (*Lactuca sativa* L.) under high-pressure sodium lamps with supp lemental blue, cyan and green LEDs. Zemdirbyste–Agriculture, 101 (1): 75–78.

159. Stašelis A., Brazaitytė A., Duchovskis P. 2000. Elektromagnetinių laukų poveikis pomidorams: pigmentų kiekis, fotosintezės intensyvumas ir derėjimas. Žemės ūkio inžinerija, 32(2): 81–89.

160. Stašelis A., Duchovskis P., Brazaitytė A. 2004. Impact of electromagnetic fields on morphogenesis and physiological indices of tomato. International Agrophysics, 8(3): 277–283.

161. Survilienė E., Brazaitytė A., Šidlauskienė A. 2003. Effect of benzotiadiazole on phytopathological and physiological processes in tomato. Žemės ūkio mokslai, 1: 34–40.

162. Šabajevienė G., Uselis N., Duchovskis P. 2005. AUKSIO obelų fotosintezės pigmentų tyrimai įvairių konstrukcijų intensyviuose soduose. Sodininkystė ir daržininkystė, 24(4): 57–64.

163. Šabajevienė G., Kviklys D., Duchovskis P. 2006a. Rootstock effect on photosynthetic pigment system formation in leaves of apple. Sodininkystė ir daržininkystė, 25(3): 357–363.

164. Šabajevienė G., Kviklys D., Kviklienė N., Kasiulevičiūtė A., Duchovskis P. 2006b. Poskiepių įtaka obelų vaismedžių fotosintezės sistemos veiklai. Sodininkystė ir daržininkystė, 25(4): 79–87.

165. Šabajevienė G., Sakalauskaitė J., Šlapakauskas V., Uselis N., Duchovskis P. 2006c. Chlorophyll fluorescence characteristics of cultivar 'Auksis' on rootstocs P 22 and P 60 in high density orchards of different construction. Sodininkystė ir daržininkystė, 25(3): 364–370.

166. Šabajevienė G., Uselis N., Duchovskis P. 2006d. 'Auksis' veislės obelų su P 22 poskiepiu fotosintetinės pigmentų sistemos formavimasis įvairių konstrukcijų soduose. Sodininkystė ir daržininkystė, 25(1): 23–28.

167. Šabajevienė G., Sakalauskienė S., Lazauskas S., Duchovskis P., Urbonavičiūtė A., Samuolienė G., Ulinskaitė R., Sakalauskaitė J., Brazaitytė A., Povilaitis V. 2008a. Aplinkos temperatūros ir substrato drėgnio poveikis vasarinių miežių fiziologiniams rodikliams. Žemdirbystė: mokslo darbai, 95(4): 71–80.

168. Šabajevienė G., Uselis N., Kviklienė N., Samuolienė G., Sasnauskas A., Duchovskis P. 2008b. Effect of growth regulators on apple tree cv. 'Jonagold King' photosynthesis and yield parameters. Sodininkystė ir daržininkystė, 27(4): 23–32.

169. Šabajevienė G. 2009a. Obelų fotosintezės rodiklių ir morfogenezės procesų valdymas intensyviuose soduose. Daktaro disertacija (biomedicinos mokslai, agronomija). Babtai, 89 p.

170. Šabajevienė G., Uselis N., Samuolienė G., Kviklys D., Sakalauskaitė J., Duchovskis P. 2009b. Sodinimo tankumo įtaka obelų veislės 'Auksis' su P 22 poskiepiu fiziologiniams rodikliams. Zemdirbyste–Agriculture, 96(3): 83–92.

171. Šidlauskaitė J. 1990. Agurkų daigų, švitinamų įvairiomis lempomis, auginimas. Sodininkystė ir daržininkystė, 9: 66–73.

172. Šikšnianienė J. B., Duchovskis P., Bundinienė O., Brazaitytė A. 2006. Skirtingų azoto trąšų formų ir ceolito įtaka burokėlių pasėlio fotosintezės rodikliams. Sodininkystė ir daržininkystė, 25(1): 116–122.

173. Šikšnianienė J. B., Bundinienė O., Brazaitytė A., Duchovskis P., Stepulaitienė I. 2007a. Skirtingų azoto trąšų formų ir ceolito įtaka morkų fotosintezės rodikliams. Sodininkystė ir daržininkystė, 26(1): 142–148.

174. Šikšnianienė J. B., Bundinienė O., Brazaitytė A., Duchovskis P. 2007b. Trąšų su nitrifikacijos inhibitoriumi poveikis raudonųjų burokėlių fotosintezės rodikliams. Sodininkystė ir daržininkystė, 26(2): 52–59.

175. Šlapakauskas V., Ruzgas V. 2005. Chlorophyll fluorenscence characteristics of different winter wheat varieties (*Triticum aestivum* L.). Agronomy Research, 3(2): 203–209.

176. Šlapakauskas V. A., Kazlauskas E., Gliožeris S. 2006. Effect of carboxylic acid hydrazide derrivatives on the adventitious roots formation and photosynthetic electron transport in *Phaseolus vulgaris*. Sodininkystė ir daržininkystė, 25(4): 305–315.

177. Šlapakauskas V., Duchovskis P. 2008. Augalų produktyvumas. ISBN 978–9955–865–04–9. Klaipėda: IDP solutions. 277 p.

178. Tamulaitis G., Duchovskis P., Bliznikas Z., Breivė K., Ulinskaitė R., Brazaitytė A., Novičkovas A., Žukauskas A. 2005. High-power light-emitting diode based facility for plant cultivation. Journal of Physics D: Applied Physics, 38(17): 3182–3187.

179. Tarakanov I.G. 2006. Light control of growth and development in vegetable plants with various life strategies. Acta Horticulturae, 711: 315–321.

180. Tarvydienė A. 2004. „Raudonųjų burokėlių (*Beta vulgaris* L. subsp. *vulgaris* var. *vulgaris*) pasėlio agrobiologinio potencialo optimizavimas“. Daktaro disertacija (biomedicinos mokslai, agronomija). Kaunas, 127 p.

181. Tarvydienė A., Duchovskis P., Šiuliauskas A. 2004a. Raudonųjų burokėlių fotosintetinių rodiklių formavimosi dinamika skirtingai tręštame pasėlyje. Sodininkystė ir daržininkystė, 23(3): 76–88.

182. Tarvydienė A., Duchovskis P., Šiuliauskas A. 2004b. Skirtingų raudonųjų burokėlių (*Beta vulgaris* L. var. *conditiva*) morfotipų fotosintetinių rodiklių formavimosi dinamika įvairaus tankumo pasėlyje. Vagos, 62(15): 44–52.

183. Tranavičienė T., Šikšnianienė J. B., Urbonavičiūtė A., Vagusevičienė I., Samuolienė G., Duchovskis P., Sliesaravičius A. 2007. Effects of nitrogen fertilizers on wheat photosynthetic pigment and carbohydrate contents. Biologija, 53(4): 80–84.

184. Ulinskaitė R., Duchovskis P., Brazaitytė A., Jankauskienė J., Viškelis P., Šikšnianienė J. B., Samuolienė G., Šabajevienė G., Bliznikas Z., Breivė K., Novičkovas A., Tamulaitis G., Žukauskas A. 2004. Influence of illumination

spectrum on growth and quality of onion leaves. Sodininkystė ir daržininkystė, 23(3): 44–53.

185. Urbonavičiūtė A., Samuolienė G., Sakalauskaitė J., Duchovskis P., Brazaitytė A., Šikšnianienė J. B., Šabajevienė G., Baranauskis K., Sakalauskienė S., Gelvonauskis B., Uselis N. 2006. Kompleksinis UV-B spinduliuotės ir temperatūros poveikis braškių fiziologiniams rodikliams. Sodininkystė ir daržininkystė, 25 (4): 146–152.

186. Urbonavičiūtė A., Samuolienė G. 2007a. The effect of light on internal nutritional quality of green vegetables. International young scientist conference „The vital nature sign“:7–9.

187. Urbonavičiūtė A., Pinho P., Samuolienė G., Duchovskis P., Vitta P., Stonkus A., Tamulaitis G., Žukauskas A., Halonen L. 2007b. Effect of short-wavelength light on lettuce growth and nutritional quality. Sodininkystė ir daržininkystė, 26(1): 157–165.

188. Urbonavičiūtė A., Pinho P., Samuolienė G., Duchovskis P., Vitta P., Stonkus A., Tamulaitis G., Žukauskas A., Halonen L. 2007c. Influence of bicomponent complementary illumination on development of radish. Sodininkystė ir daržininkystė, 26(4): 309–316.

189. Urbonavičiūtė A., Samuolienė G., Brazaitytė A., Ulinskaitė R., Jankauskienė J., Duchovskis P., Žukauskas A. 2008. The possibility to control the metabolism of green vegetables and sprouts using light emitting diode illumination. Sodininkystė ir daržininkystė, 27(2): 83–92.

190. Urbonavičiūtė A., Samuolienė G., Brazaitytė A., Duchovskis P., Ruzgas V., Žukauskas A. 2009a. The effect of variety and lighting quality on wheatgrass antioxidant properties. Žemdirbystė / Zemdirbyste–Agriculture, 96(3): 119–128.

191. Urbonavičiūtė A., Samuolienė G., Brazaitytė A., Ruzgas V., Šabajevienė G., Šliogerytė K., Sakalauskaitė J., Duchovskis P., Žukauskas A. 2009b. The effect of light quality on the antioxidative properties of green barely leaves. Sodininkystė ir daržininkystė, 28(2): 153–161.

192. Urbonavičiūtė A., Samuolienė G., Brazaitytė A., Duchovskis P., Karklelienė R., Šliogerytė K., Žukauskas A. 2009c. The effect of light quality on nutritional aspects of leafy radish. Sodininkystė ir daržininkystė, 28(1): 147–155.

193. Urbonavičiūtė A., Samuolienė G., Sakalauskienė S., Brazaitytė A., Jankauskienė J., Duchovskis P., Ruzgas V., Stonkus A., Vitta P., Žukauskas A., Tamulaitis G. 2009d. Effect of flashing amber light on the nutriotional quality of green sprouts. Agronomy Research, 7(Special issue 2): 761–767.

194. Uselis N., Lanauskas J., Duchovskis P., Brazaitytė A., Viškelis P., Šabajevienė G. 2006. "Frigo" daigais pasodintų braškių 'Elsanta' auginimo būdai šiltnamiuose. Sodininkystė ir daržininkystė, 25(1): 56–63.

195. Uselis N., Lanauskas J., Kviklys D., Buskienė L., Kviklienė N., Duchovskis P., Brazaitytė A., Viškelis P. 2007a. Braškių veislių tinkamumas nesezoniniam derliui išauginti iš anksti pavasarį nešildomame šiltnamyje pasodintų „frigo" daigų. Sodininkystė ir daržininkystė, 26(2): 26–33.

196. Uselis N., Lanauskas J., Duchovskis P., Brazaitytė A., Šabajevienė G. 2007b. "Frigo" daigų kokybės įtaka braškių 'Elsanta' biologiniams ūkiniams rodikliams auginant jas nešildomame šiltnamyje. Sodininkystė ir daržininkystė, 26(1): 63–70.

197. Uselis N., Lanauskas J., Zalatorius V., Duchovskis P., Brazaitytė A., Urbonavičiūtė A. 2008. Evaluation of the Methods of Soil Cultivation Growing Desert Strawberries in Beds. Sodininkystė ir daržininkystė, 27(2): 295–305.

198. Vagusevičienė I., Burbulis N., Jonytienė V., Vasinauskienė R. 2012. Influence of nitrogen fertilization on winter wheat physiological parameters and productivity. Journal of Food, Agriculture & Environment, 10(3–4): 733–736.

199. Valkūnas L., Cervinskas, Trinkūnas, Muller M., Holzwarth A. R. 1999. Effects of excited state mixing on transient absorption spectra in dimers: Application to photosynthetic light-harvesting complex II. Journal of Physical Chemistry, 111: 3121.

200. Velička R., Marcinkevičienė A., Rimkevičienė M., Trečiokas K. 2007a. Skirtingo tankumo vasarinių rapsų biopotencialo vertinimas. Žemės ūkio mokslai, 50(3): 41–46.

201. Velička R., Marcinkevičienė A., Rimkevičienė M. 2007b. Photosynthetic characteristics and productivity of spring rape plants as related to crop density. Russian Journal of Plant Physiology, 54(4): 545–552.

202. Velička R., Marcinkevičienė A., Kosteckas R., Pupalienė R., Duchovskis P., Brazaitytė A. 2012. The influence of crop density on the photosynthetic characteristics and productivity of the spring oilseed rape under non-fertilized and fertilized conditions. Journal of Food, Agriculture & Environment, 10(3–4): 850–856.

203. Venskutonis V., Venskutonienė E. 2000. Ankstyvųjų bulvių fotosintetinio potencialo dinamika. Sodininkystė ir daržininkystė, 19(3): 119–127.

204. Viršilė A. 2012. Fotofiziologiniai efektai metabolitų dinamikai žalumyninėse daržovėse ir želmenyse. Daktaro disertacija (žemės ūkio mokslai, agronomija), LAMMC, ASU bibliotekos, Akademija, 108 p.

205. Viršilė A., Brazaitytė A., Sirtautas R. 2013. Fotofiziologiniai efektai augalų antrinio metabolizmo valdymui. LMT proveržio idėjų programos projekto baigiamoji ataskaita. (Saugoma LMT).

206. Viršilė A., Sirtautas R. 2013. Light Irradiance Level for Optimal Growth and Nutrient Contents in Borage Microgreens. Rural Development 2013, Proceedings, 6(2): 280–283.

207. Wang H., Ma L. G., Li J. M., Zhao H. Y., Deng X. W. 2001. Direct interaction of *Arabidopsis* cryptochromes with *COP1* in light control development. Science, 294: 154–158.

208. Žiauka J., Kuusienė S. 2007. Illumination-dependent effects of gibberellin on *in vitro* developing European larch shoot. Biologija, 53(1). 69–74.

209. Žukauskaitė I. 2003. Oro temperatūros, substratų rūgštumo ir sunkiųjų metalų kompleksinis poveikis sėjamajai pipirinei (*Lepidium sativum* L.) ir valgomajam pomidorui (*Lycopersicon esculentum* Mill.). Daktaro disertacija (biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra). Kaunas, 117 p.

210. Žukauskas A., Duchovskis P., Bliznikas Z., Samuolienė G., Urbonavičiūtė A., Vitta P. 2008. Žalingų nitratų kiekio augaluose sumažinimo, apšvitinant kietakūnio šviestuvo sukuriamu šviesos srautu, būdas ir įrenginys. Lietuvos Respublikos patentas Nr. 5516. (LT2006082A paraiška). Lietuvos Respublikos Valstybinio patentų biuro oficialus biuletenis, 2008/09, 2008 09 25, 9: 11.

211. Žukauskas A., Bliznikas Z., Breivė K., Novičkovas A., Samuolienė G., Urbonavičiūtė A., Brazaitytė A., Jankauskienė J., Duchovskis P. 2011. Effect of supplementary pre-harvest LED lighting on the antioxidant properties of lettuce cultivars. Acta Horticulturae, 907: 87–90.

212. Zukauskas A., Duchovskis P., Bliznikas Z., Samuoliene G., Urbonavičiute A., Vitta P. 2012. Method and Apparatus for the Reduction of Harmful Nitrates in Plants Using Radiant Flux Generated By a Solid-State Illuminator. Patent No. 2111097 B1. European Patent Bulletin 12/21 of 23.05.12.

213. Žukauskas A., Shur M. S., Gaska R. 2002. Introduction to Solid State Lighting. New York, Wiley.

214. Žulienė R. 1978. Cukrinių runkelių derlius ir kokybė. Vilnius: Mokslas, 143 p.

215. Духовский П. В., Паплаускас А. Ю., 1989. Способ выращивания клевера ползучего в условиях защищенного грунта. Авторское свидетельство СССР на изобретение. SU 1489655, МКИ A 01 G 31/00. Описание 2 с.

Fo-264 *Fotofiziologininių tyrimų būklė ir jų taikymo perspektyvos augalininkystėje* / Lietuvos mokslų akademija; parengė: Pavelas Duchovskis, Aušra Brazaitytė, Giedrė Samuolienė, Akvilė Viršilė, Viktorija Vaštakaitė. – Vilnius: Lietuvos mokslų akademija, 2015. – 92 p.: lent., iliustr.

ISBN 978-9955-9371-9-7
UDK 581.1:633

Autorių grupės parengtoje studijoje apibendrinti Lietuvoje vykdyti fundamentiniai ir taikomieji fotofiziologiniai tyrimai, taip pat darbai optimizuojant įvairių augalų pasėlių ir sodų fotosintezės parametrus. Aptartos fotosintezės produktyvumo, fotomorfogenezės, metabolizmo valdymo galimybės. Pristatyti gauti pasiekimai kietakūne šviesa optimizuojant augalų augimo ir raidos santykį, produktyvumą, metabolizmo valdymo šviesos parametrais aspektus, kai sudarant nedidelį fotostresą galima nukreipti augalo metabolizmą maistiniu požiūriu vertingų medžiagų sintezės link arba redukuoti žalingus nitratus daržovėse.

Studija parengta įgyvendinant Europos socialinio fondo ir Lietuvos Respublikos biudžeto lėšomis finansuojamą projektą *Integruoto mokslo, studijų ir verslo centro (slėnio) „Nemunas“ programos įgyvendinimas, stiprinant partnerystę ir institucijų veiklą” pagal priemonę MTTP tematinių tinklų, asociacijų veiklos stiprinimas* (VP1-3.1-ŠMM-05-K-02-018).

Redaktorė Aurika Bagdonavičienė

Maketuotoja Miglė Datkūnaitė

Išleido Lietuvos mokslų akademija
Gedimino pr. 3, 01103 Vilnius

Spausdino UAB „Parazitas”
Kalvarijų g. 143, 08221 Vilnius
www.parazitas.lt

Tiražas 100 egz.

9 789955 937197

Mokslas • Ekonomika • Sanglauda

Europos Sąjunga
Europos socialinis fondas

Kuriame Lietuvos ateitį

Lithuaniae Academia Scientiarum