

ВЛИЯНИЕ СВЕТОДИОДНОГО ОСВЕЩЕНИЯ НА МОРФОГЕНЕЗ, СОДЕРЖАНИЕ АСКОРБИНОВОЙ КИСЛОТЫ, P, K, Ca В РАСТЕНИЯХ *Eruca sativa*

© 2021 г. О. В. Наконечная^{a, *}, О. В. Грищенко^a, Ю. А. Хроленко^a, В. П. Булгаков^a,
Е. В. Бурковская^a, В. П. Григорчук^a, Н. А. Прокуда^a, А. С. Холин^b, И. В. Гафицкая^a,
А. В. Михеева^a, И. Ю. Орловская^a, М. Л. Бурдуковский^a, Е. П. Субботин^b, Ю. Н. Кульчин^b

^aФедеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Владивосток, Россия

^bИнститут автоматизации и процессов управления Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Владивосток, Россия

*e-mail: markelova@biosoil.ru

Поступила в редакцию 22.05.2020 г.

После доработки 01.08.2020 г.

Принята к публикации 03.08.2020 г.

Изучено влияние разных спектров светодиодных (СД) источников в процессе культивирования на развитие растений *E. sativa* сорта “Диковина”. Исследование проведено с использованием 4 собранных нами СД светильников: солнечный бокс (SB), красно-зелено-синий (RGB), красно-синий (FS) и теплый белый (WW) в качестве контроля, с соотношением энергий в диапазоне синий-зеленый-красный 14% : 48% : 38%. Спектры SB (26% : 41% : 33%), RGB (32% : 19% : 49%) и FS (27% : 11% : 62%) использованы при постановке экспериментов для получения 9 различных вариантов освещения со сменой спектров в процессе культивирования. Растения под вариантами освещения FS-RGB, SB-FS и RGB-SB характеризовались максимальными значениями сырой массы побега. Перенос растений в бокс SB привел к замедлению развития корневой системы у растений. Изменение мезоструктуры листа при переносе в бокс SB свидетельствовало о том, что условия этого бокса способствовали формированию структуры листа с более низкими мембранными индексами, с видоизмененными по форме клетками мезофилла. В то же время, выращивание растений в течение двух недель при SB, а затем четырех недель при FS стимулировало развитие внутренней ассимиляционной поверхности листа с максимальными интегральными индексами поверхности наружных мембран клеток листа (ИМК) и хлоропластов (ИМХ), в сравнении с другими вариантами опыта. Как следствие этого, у растений SB-FS образовалась максимальная сухая масса побега и корней. Растения бокса FS без смены освещения уступали контрольным (WW) по показателям мезоструктуры листа и занимали вторую позицию среди других вариантов. Максимальное накопление P и Ca отмечено для группы FS-RGB, где выявлены максимальные значения процента сухого вещества побега и корней, а также максимальная концентрация аскорбиновой кислоты. Перенос растений из других боксов в FS приводил к снижению аккумуляции макроэлементов в растениях *E. sativa*. Таким образом, применение гибкого графика освещения при культивировании растений *E. sativa* влияет на их характеристики и может быть использовано для оптимизации выращивания растений.

Ключевые слова: *Eruca sativa*, Индау диковина, спектр света, светодиоды, мезоструктура листа, аскорбиновая кислота, кальций, калий, фосфор, защищенный грунт

DOI: 10.31857/S0015330321020135

ВВЕДЕНИЕ

Свет — электромагнитное излучение, является одним из самых важных сигналов, который влияет

Сокращения: Аск — аскорбиновая кислота, ИМК — индекс поверхности наружных мембран клеток листа, ИМХ — индекс поверхности наружных мембран хлоропластов, КОХ — объем клетки, приходящийся на один хлоропласт, СД — светодиоды, ЭТЦ — электрон-транспортные цепи, красно-зелено-синий спектр (RGB), красно-синий спектр (FS), спектр солнечного бокса (SB), спектр теплого белого света (WW).

на развивающиеся растения, регулирует их реакции [1, 2], определяет габитус [3, 4 и др.] и химический состав [5]. При изменении спектрального состава запускается сигнальная система внутри растения [6], действие которой направлено на балансирование или снижение негативного воздействия стрессового фактора. Считается, что качество света оказывает более сложное влияние на морфологию и физиологию растений по сравнению с интенсивностью света и фотопериодом [7]. Каче-

ство света влияет на формирование и накопление фотосинтетических пигментов листьев [8], экспрессию генов растений посредством инициирования сигнального каскада фоторецепторов [9], определяет морфологические различия у растений, культивируемых под одним спектром, но с разным периодом световой обработки [10].

К настоящему времени накоплен определенный опыт по выращиванию растений при разных интенсивностях освещения и под разными спектрами [3, 4 и др.]. Монохроматический свет любой длины волны не способствует нормальному росту растений [10]. Длины волн красного, синего и зеленого света присутствуют в солнечном спектре. При этом оптимальное сочетание трех вариантов света для роста разных растений может отличаться [10]. Ответ растения на свет и его изменение для каждого вида, а иногда и сорта может быть специфичен [11]. Поэтому исследование реакции разных видов растений на изменение света является актуальным. В нашей работе было исследовано влияние 4 источников светодиодного (СД) освещения с разной долей красного, синего и зеленого света. Один из источников (SB) имеет спектр освещения, схожий со спектром Солнца [11].

Объект исследования – салат рукола Индау (*Eruca sativa* Mill., Brassicaceae) сорта “Диковина”. Эти растения – однолетники, относятся к ранне- и среднеспелым культурам длинного дня; листья собраны в полуприподнятую розетку, высотой от 18 до 20 см. Короткий жизненный цикл растений данного сорта, а также их компактность является преимуществом перед другими сортами *E. sativa* при постановке экспериментов. *E. sativa* – важный источник биогенного йода; содержание пролина в биомассе *E. sativa* в 2 раза больше, чем в мяте, шнитт-луке, салате, базилике, кинзе [12]. В растениях *E. sativa* выявлена аскорбиновая кислота (Аск). Она участвует во многих окислительно-восстановительных реакциях, оказывает общестимулирующее влияние на иммунитет человека. Аск не образуется в организме человека, а поступает только с пищей [13]. *E. sativa* богата макро- и микроэлементами (Ca, K, P, Na, Zn, Fe, Mn, Cu, Mo, B) [16], необходимыми для благополучного функционирования организма человека. Так, калий участвует в нормализации ритмов сердечной мышцы, оптимизации кровяного давления, равновесии кислотно-щелочного баланса и регулировании активности ферментов, связанных с превращением белков и углеводов и др. [14]. Фосфор – компонент нуклеиновых кислот, фосфолипидов, АТФ; связан со всеми системами преобразования энергии в живой клетке [15]. Кальций необходим для построения костной ткани; принимает участие в регуляции проницаемости клеточных мембран, механизме мышечного сокращения, секреции и действии гормонов,

контролирует ряд ферментных процессов, участвующих в свертывании крови [16].

Исследования по выращиванию *E. sativa* под разными спектрами представлены в ряде работ. Так, установлено, что добавление синего света в диапазоне (420–450 нм) к основному излучению натриевой лампы высокого давления не повлияло на флуоресценцию хлорофилла, длину стеблей, количество биомассы растений *E. sativa*, но увеличило интенсивность фотосинтеза и количество листьев [17]. Также проверяли влияние белого освещения с цветовой температурой 5000К (в диапазоне 400–700 нм, с пиками 430 и 550 нм), монохромных синего (440) и красного (660 нм) света в качестве досветки к естественному освещению в теплице при выращивании *E. sativa* сорта “Рокет”. При использовании белого и красного СД освещения масса надземной части растений была максимальной, тогда как при синем свете значения были минимальными, по сравнению с контролем (естественный свет) [18]. Канадские авторы, исследовавшие воздействие синего (450 нм) и красного (660 нм) освещения на развитие *E. sativa* сорта “Рокет”, получили противоположные данные [19]. В этом исследовании использовали СД лампы: чистый красный (660 нм), чистый синий (450 нм), сочетание синего и ультрафиолетового (UVA), а также сочетание синего и дальнего красного света. Было установлено, что синий свет во всех сочетаниях способствует более быстрому росту растений, по сравнению с красным светом [19]. Аналогичные результаты были показаны при культивировании *E. sativa* сорта “Рокет” под красным (665 нм) и синим (440 нм) светом СД ламп и 6 вариантах интенсивности света (20, 70, 120, 250, 450 и 650 мкмоль/(с м²)) [20]. Было выявлено, что после 7–8 дней эксперимента синий свет способствовал удлинению гипокотыля и черешков листьев, по сравнению с красным светом при разных уровнях интенсивности; растения под синим светом отличались меньшими показателями биомассы и размеров семядолей, по сравнению с таковыми под красным светом. Вытягивание гипокотыля уменьшалось при повышении интенсивности света [20].

Влияние разного света на содержание макроэлементов P, K, Ca, а также Аск не изучали в растениях *E. sativa*. Действие разного сочетания красного, синего и зеленого света на развитие растений *E. sativa* не исследовано. Целью работы было изучение физиологического ответа растений *E. sativa* сорта “Диковина” на изменяющееся СД освещение для выявления оптимальных условий, определяющих получение максимальных значений морфометрических, мезоструктурных параметров, содержание аскорбиновой кислоты, накопление макроэлементов P, K, Ca.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение развития растений *E. sativa* при воздействии освещения разного спектрального состава проводили в Федеральном научном центре биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) в 2020 г. Для эксперимента использовали семена *E. sativa* сорта “Диковина” урожая 2018 г. компании ООО “Приморские семена” (п. Тимирязевский, Приморский край).

Семена замачивали в дистиллированной воде на 3 дня. После появления зародышевого корешка проростки помещали в пластиковые горшки объемом 10 см³, заполненные почвогрунтом. Для посадки использовали готовый почвогрунт для садово-огородных растений, цветов и рассады “Универсальный” с содержанием элементов: азот – 160–240 мг/л, фосфор – 145–215 мг/л, калий – 180–290 мг/л, магний – 135 мг/л, гуминовые вещества – 35 мг/л, pH водного раствора – 5.5–7 (ООО “Терра мастер”, Новосибирск). Для эксперимента использовали хорошо развитые проростки примерно одинакового размера. Расстояние от горшка до источника света составляло 80 см. Растения выращивали в почве при средней температуре 21°C, влажности воздуха 70% и световом режиме 16 часов света и 8 часов темноты. Полив растений проводили раз в два дня. Сразу после посадки горшки с проросшими семенами поме-

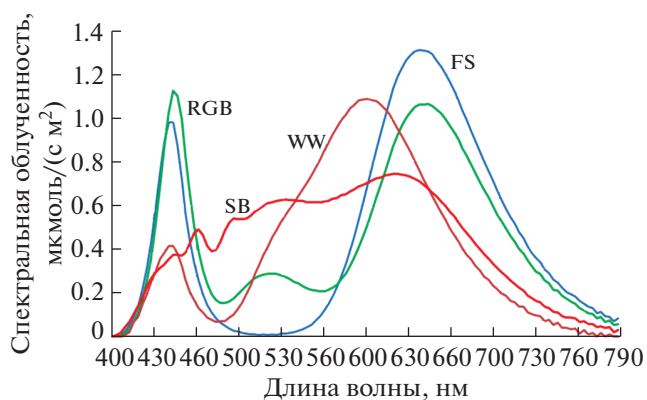


Рис. 1. Сводные спектры излучения источников света с интенсивностью облучения 150 мкмоль/(с м²).

стили в 4 бокса (SB, RGB, FS и WW) экспериментальной установки, сконструированной в Лазерном центре Института автоматики и процессов управления ДВО РАН (ЛЦ ИАПУ ДВО РАН). Каждый отсек оснащен СД светильниками с разными спектральными характеристиками (рис. 1, табл. 1). Соотношение энергий в диапазоне синий-зеленый-красный для светильника SB равно 26% : 41% : 33%, для RGB – 32% : 19% : 3.1%, для FS – 27% : 11% : 62%.

Для выравнивания условий освещения у всех растений внутри боксов создавали диффузное

Таблица 1. Сводные спектральные характеристики исследованных источников света

| Параметр | Единица измерения | Тип светильника | | | |
|------------------------------------------------------|------------------------------------|-----------------|--------|--------|--------|
| | | SB | RGB | FS | WW |
| Максимальная облученность в диапазоне длин волн | $E_{e_{max}}$, мВт/м ² | 145.00 | 301.00 | 264.00 | 219.00 |
| Общая ФАР облученность (400–700 нм) | E_e (PAR), Вт/м ² | 33.10 | 32.40 | 31.60 | 31.40 |
| | PPFD, мкмоль/(с м ²) | 154.70 | 153.40 | 154.60 | 150.30 |
| | % | 100.00 | 100.00 | 100.00 | 100.0 |
| Плотность фотосинтетического фотонного потока / PPFD | | | | | |
| Синий (400–500 нм) | E_e (PAR), Вт/м ² | 8.40 | 10.30 | 8.50 | 4.50 |
| | PPFD, мкмоль/(с м ²) | 32.60 | 38.70 | 31.60 | 16.90 |
| | % | 25.47 | 31.79 | 26.84 | 14.36 |
| Зеленый (500–600 нм) | E_e (PAR), Вт/м ² | 13.60 | 6.20 | 3.40 | 15.0 |
| | PPFD, мкмоль/(с м ²) | 62.70 | 28.50 | 16.40 | 70.20 |
| | % | 41.09 | 19.04 | 10.70 | 47.77 |
| Красный (600–700 нм) | E_e (PAR), Вт/м ² | 11.10 | 15.90 | 19.70 | 11.90 |
| | PPFD, мкмоль/(с м ²) | 59.30 | 86.20 | 106.50 | 63.20 |
| | % | 33.38 | 49.17 | 62.37 | 37.83 |

освещение с помощью наклеивания на внутренние боковые стенки светоотражающей пленки, формирующей рассеянный свет. Для создания одинакового уровня освещенности подбирали мощность излучения каждого светильника с помощью световых драйверов (EUM-150S105DG, Китай). Уровень освещенности контролировали спектрофотометром “ТКА-Спектр” (НТП “ТКА”, Россия).

Исследовали влияние разного освещения с биарными динамическими спектрами на морфометрические показатели растений, т.е. эксперимент начинали под одним спектром излучения, заканчивали под другим. Выращивание 45 растений в каждом отсеке проводили две недели. Далее по 15 растений из каждого бокса (SB, RGB, FS) были переставлены так, что в каждом экспериментальном боксе оказались растения из других боксов (SB-RGB, SB-FS, RGB-SB, RGB-FS, FS-RGB, FS-SB); по 15 растений остались в исходных боксах без перестановки (SB-SB, RGB-RGB, FS-FS). Выращивание растений до конца эксперимента проводили еще 4 недели.

Бокс WW (теплый белый с цветовой температурой 3500K), используемый для контроля, оснащен источником света, который имеет два основных максимума излучения на длинах волн 440 и 590 нм, с глубоким провалом на длине волны 480 нм между ними (рис. 1, табл. 1). Соотношение энергий внутри диапазонов синий-зеленый-красный равно 14% : 48% : 38%. Растения в боксе WW оставались весь эксперимент без перестановки.

Для оценки результатов изучали морфометрические показатели (число листьев, их длину и ширину, длину черешков, сырую и сухую массу побега и корней, процент сухого вещества побега и корней, соотношение массы корня к общей сырой массе растения, характеристики мезоструктуры листа), содержание Аск и макроэлементов (P, K, Ca).

Исследование мезоструктуры. Параметры ассимиляционного аппарата листа изучали у растений во всех вариантах опыта, для анализа использовали третий настоящий лист. Мезоструктурный анализ оценивает следующие группы параметров мезофилла листа: объемные, связанные с размерами клеток и хлоропластов, и численные, которые связаны с их числом на единицу площади листа. Клетки и хлоропласты принимаются как модели разных геометрических фигур (цилиндра, сферы, эллипсоида вращения и т.д.), объемы которых описываются математическими уравнениями. В уравнениях используются измерения длины и толщины клеток и хлоропластов, соответственно. Детальная методика исследования приведена нами ранее [21].

Методика определения аскорбиновой кислоты. К навеске предварительно измельченного сырого образца (250 мг) добавляли 1 мл раствора муравьиной кислоты (0.5%) в воде. Полученную смесь

интенсивно перемешивали в течение 20 минут в шейкере, затем помещали на 15 минут в центрифугу (18000 об/мин, 4°C). Полученный экстракт анализировали ВЭЖХ с диодно-матричным детектором (1260 “Infinity, Agilent”, США). Элюирование проводили на двух последовательно соединенных колонках Zorbax C18 (150 * 2.1 мм, 3.5 мкм, “Agilent”, США) в изократическом режиме, в качестве элюента использовали раствор муравьиной кислоты (0.1%) в воде. Сигнал детектора записывали при 263 нм. Содержание Аск в образцах рассчитывали методом внешнего стандарта, для определения градуировочной характеристики использовали коммерчески доступный L-Ascorbic acid (99%, “Sigma”, США).

Методика определения макроэлементов. Элементный состав (P, K, Ca) исследовали методом рентгенофлуоресцентного анализа на энергодисперсионном спектрометре “Shimadzu EDX-800HS” (Япония). Для этого 1 г тонкоизмельченного растительного материала запрессовывали с помощью гидравлического пресса в таблетку-излучатель диаметром 13 мм. Для градуировки средств измерений использовали стандартные образцы: ГСО 9091-2008, ГСО 10-173-2011, ГСО 93-18-2009, ГСО 10-176-2011, ГСО 8922-2007, ГСО 8923-2007.

Результаты были обработаны статистически с использованием пакета “Statistica” версии 13.0. Диаграммы построены на основе средних арифметических значений измеренных параметров со стандартной ошибкой. Для сравнений групп растений, культивируемых при разных вариантах освещения, использовали тест ANOVA и сравнение с контрольными растениями с учетом *t*-критерия Стьюдента для 95% уровня значимости. Критический уровень значимости при проверке статистических гипотез принимали равным 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфометрические параметры. В течение первых 14 дней культивирования ростовые характеристики растений были сходными (рис. 2). Так, растения трех боксов (WW, SB, FS), кроме группы RGB, по длине гипокоты были близки по значениям к контрольным, выращиваемым в условиях теплого белого света WW. У 25% растений WW наблюдали отставание в разворачивании четвертого листа, в то время как у растений SB отметили разворачивание пятого листа. По длине первого листа меньшими значениями характеризовались растения бокса FS, в то время как по ширине первого листа отставания не наблюдали, по сравнению с растениями WW.

Анализ результатов, полученных после 6 недель роста растений, выявил, что максимальную сырую надземную массу накапливали растения в варианте освещения FS-RGB (рис. 3а). Растения, перене-

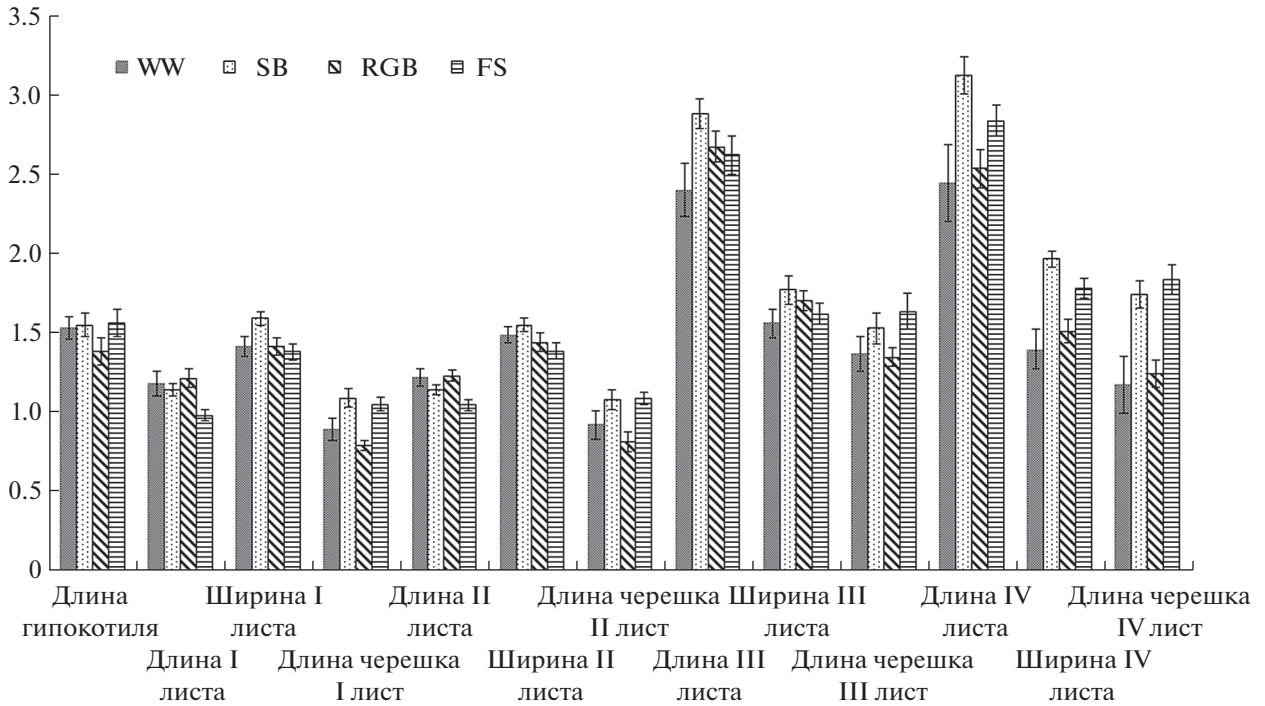


Рис. 2. Диаграмма морфометрических характеристик ювенильных растений *Eruca sativa* сорт “Диковина”, культивируемых под разным спектральным светодиодным освещением 2 недели.

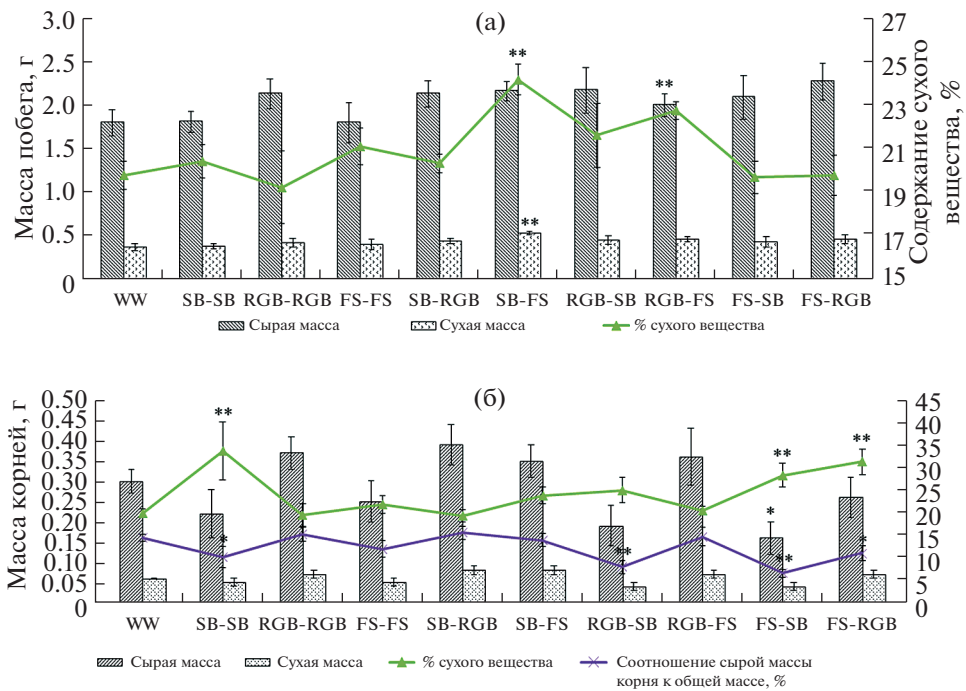


Рис. 3. Диаграмма морфометрических характеристик растений *Eruca sativa* сорт “Диковина”, культивируемых под разным спектральным светодиодным освещением 6 недель. * – достоверность $P < 0.05$ по отношению к контролю; ** – достоверность $P < 0.01$ по отношению к контролю.

Таблица 2. Мезоструктурные характеристики листьев *Eruca sativa* сорт “Диковина”, выращенных в течение 6 недель на свету разного спектрального состава

| Параметры | WW-контроль | SB-SB | RGB-RGB | FS-FS | SB-RGB | SB-FS | RGB-SB | RGB-FS | FS-SB | FS-RGB |
|----------------------------------------------------|--------------|----------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| Толщина листа, мкм | 301 ± 1.47 | 257 ± 3.73 | 237.00 ± 2.03 | 254.22 ± 5.13 | 224.93 ± 2.93 | 293.67 ± 2.03 | 205.87 ± 2.71 | 245.50 ± 2.32 | 218.73 ± 2.22 | 217.20 ± 7.92 |
| Число хлоропластов в 1 см ² листа, млн. | 19.46 ± 0.81 | 20.34 ± 1.6 | 19.26 ± 1.38 | 24.02 ± 1.54 | 34.94 ± 1.5* | 34.34 ± 2.7* | 23.3 ± 3.09 | 29.01 ± 0.74 | 22.24 ± 2.87 | 24.35 ± 1.55 |
| КОХ палисадных клеток, мкм ³ | 635 ± 28 | 488.96 ± 21,41 | 701 ± 15 | 661 ± 11 | 290 ± 8 | 642 ± 64 | 239 ± 11 | 366 ± 17 | 379 ± 15 | 292 ± 5 |
| КОХ губчатых клеток, мкм ³ | 475 ± 11 | 224 ± 8 | 426 ± 17 | 398 ± 14 | 191 ± 11 | 289 ± 19 | 164 ± 8 | 223 ± 13 | 300 ± 11 | 137 ± 3 |
| ИМК | 17.29 | 13.48 | 16.93 | 21.44 | 15.51 | 26.17 | 9.96 | 16.96 | 14.46 | 10.47 |
| ИМХ | 13.30 | 16.04 | 17.49 | 31.81 | 25.42 | 41.85* | 23.41 | 23.42 | 27.62 | 27.1 |

сенные из бокса SB в боксы RGB и FS (SB-RGB, SB-FS), а также выращиваемые на протяжении всего эксперимента в боксе RGB, имели тенденцию к более активному накоплению сырой массы побега. Достоверная разница значений сырой массы выявлена между растениями вариантов SB-SB и SB-FS.

Корневая система была лучше развита у растений вариантов RGB-RGB, SB-RGB и RGB-SB (рис. 3б). Наименьшие значения сырой массы корней отмечены у растений варианта FS-SB, этот показатель был в 2 раза меньше, чем у контрольной группы WW. Достоверные различия по значению сырой массы корней выявлены у растений SB-SB и SB-RGB, RGB-RGB и RGB-SB, SB-SB и RGB-RGB пар вариантов.

Максимальное значение сухой зеленой массы отмечено для SB-FS (рис. 3). Достоверное увеличение процента сухого вещества побега выявлено у растений SB-FS и RGB-FS. Процент сухого вещества корней был достоверно выше у растений вариантов SB-SB, FS-SB и FS-RGB. Максимальные значения отношения сырой массы корня к общей массе растения отмечены у растений из вариантов SB-RGB, RGB-RGB и WW (рис. 3). Минимальные значения данного отношения были получены для растений, перенесенных в бокс SB из боксов RGB и FS.

Анализ мезоструктуры листа. В табл. 2 и на рис. 4 приведены характеристики мезоструктуры листьев растений, выращенных при разных спектральных условиях освещения, по сравнению с контролем (бокс WW). Во всех вариантах опыта в листьях наблюдали дифференциацию мезофилла на столбчатую и губчатую ткани (рис. 5). Столбчатая ткань представлена 2–3, а губчатая 4–5 сло-

ями клеток. Соотношение длины палисадной клетки к ее ширине изменяется от 1.5 до 2.2. Для растений варианта SB-RGB отличительной особенностью мезофилла листа является наличие второго слоя столбчатых конусовидных клеток (рис. 5д). Крупные дланевидные клетки встречаются в листьях растений варианта RGB-RGB (рис. 4а, 5в). Максимальное значение индекса поверхности наружных мембран клеток (ИМК) в опыте у варианта SB-FS, минимальное значение индекса поверхности наружных мембран хлоропластов (ИМХ) наблюдается в контроле WW (табл. 2).

Содержание Аск. Результаты ВЭЖХ анализа показали, что под разными спектрами освещения накопление Аск варьировало от 0.88 мг/г (RGB-FS) до 2.14 мг/г (FS-RGB) и в среднем составило 1.37 ± 0.12 мг/г (рис. 6а). Достоверное увеличение содержания Аск наблюдали в растениях под FS-RGB, в сравнении с контролем (WW) и другими вариантами освещения, за исключением SB, RGB-SB и FS-SB. В группе растений SB наибольшее содержание Аск было в растениях, выращенных без смены спектра освещения. Достоверно меньше оно было в растениях SB-RGB. В группе растений RGB наблюдали увеличение накопления Аск в растениях варианта RGB-SB и снижение его накопления в растениях варианта RGB-FS. В группе из бокса FS достоверно больше Аск накапливали растения FS-RGB в сравнении с FS-FS. В целом, наблюдается тенденция к снижению содержания Аск в растениях разных исходных боксов, переставленных в FS бокс, по сравнению с исходными боксами SB и RGB. Во время как в растениях из бокса FS, переставленных в другие боксы, содержание аскорбиновой кислоты увеличивалось.

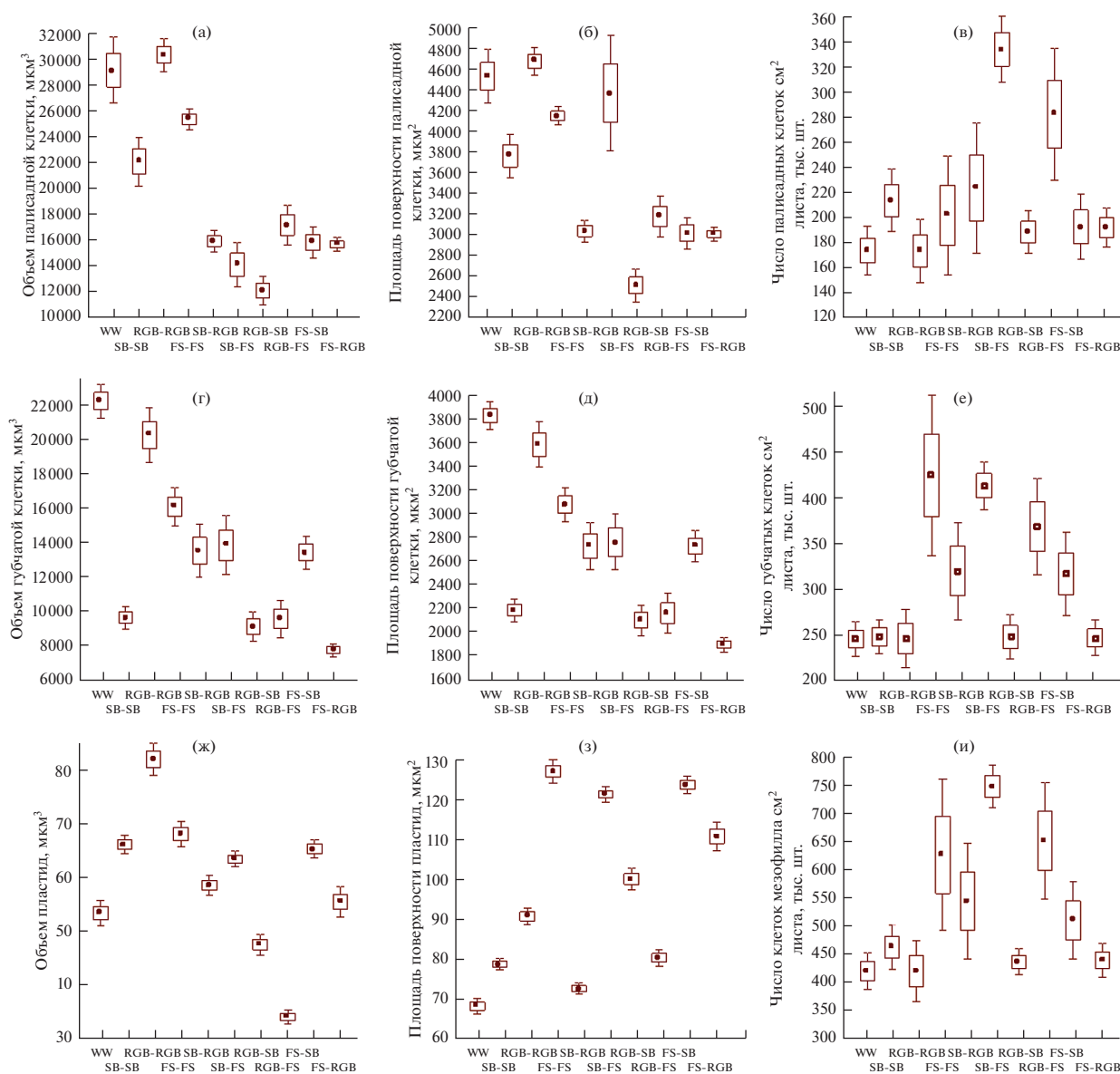


Рис. 4. Диаграмма размаха параметров мезоструктуры фотосинтетического аппарата листа *Eruca sativa* сорт “Диковина” в зависимости от разного спектрального состава светодиодных светильников. а) изменение объема палисадной клетки; б) изменение площади поверхности палисадной клетки; в) изменение числа палисадных клеток в см^2 листа; г) изменение объема губчатой клетки; д) изменение площади поверхности губчатой клетки; е) изменение числа губчатых клеток в см^2 листа; ж) изменение объема пластиид; з) изменение площади поверхности пластиид; и) изменение числа клеток мезофилла в см^2 листа. \square — среднее значение; \square — среднее значение \pm стандартная ошибка; I — среднее значение $\pm 1.96 \times$ стандартная ошибка.

Содержание макроэлементов. Содержание макроэлементов в растениях разных вариантов освещения варьировало (рис. 6б), составляя в среднем для всех растений эксперимента $1.37 \pm 0.09\%$ для К, $1.88 \pm 0.09\%$ для Са, $0.16 \pm 0.00\%$ для Р. Максимальные значения содержания К отмечены у растений варианта RGB-RGB. При перестановке растений в другие боксы содержание К уменьшалось. Достоверно большее, чем в контроле (растения варианта WW), содержание К отмечено в SB-SB, и оно также снижалось при смене бокса. Мини-

мальные значения накопления К наблюдали у растений, перенесенных в FS из других боксов. Среди образцов, выращенных в группе FS, значительно возросло содержание К в FS-RGB. Содержание Са было примерно одинаково у растений большинства боксов. Снижение наблюдали у растений SB-RGB, SB-FS, RGB-FS и FS-SB. Максимальное накопление Р выявлено у растений варианта FS-RGB, а минимальное значение отмечено у растений варианта RGB-FS.

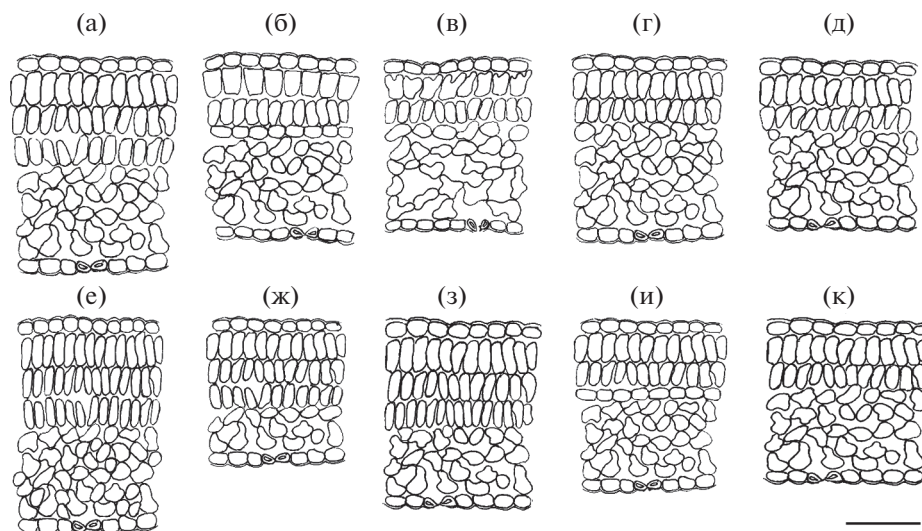


Рис. 5. Схемы строения мягких тканей мезофилла листа растений *Eruca sativa* сорт “Диковина”, культивируемых под разным спектральным светодиодным освещением. а) WW; б) SB-SB; в) RGB-RGB; г) FS-FS; д) SB-RGB; е) SB-FS; ж) RGB-SB; з) RGB-FS; и) FS-SB; к) FS-RGB. Масштаб: 100 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Морфометрические параметры. Можно отметить, что за 14 дней растения бокса SB демонстрировали более высокую скорость развития по сравнению с растениями трех других боксов, включая контроль (WW). Можно заключить, что уже через 2 недели проявляются особенности развития растений при воздействии света разного спектрального состава.

Анализ результатов, полученных после 6 недель роста растений, выявил, что растения, выращенные при разных вариантах освещения, отличались по значениям морфометрических параметров. Увеличение доли красного света на 16 и 29% при перестановке в боксы RGB и FS, соответственно, способствовало накоплению сырой массы побега. Наблюдаемая тенденция согласуется с опубликованными ранее данными по растениям салата (*Lactuca sativa*) “Waldmann’s Green”, выращенными с использованием четырех видов освещения различного спектра (красно-синий, RB; холодный белый флуоресцентный, CWF; красно-сине-зеленый, RGB; зеленый флуоресцентный, GF) [22]. Было показано, что максимальная сырая и сухая масса получена у растений варианта RGB, значения массы растений CWF и RB близки [22]. Аналогичные результаты получены при выращивании *L. sativa* сорта “Capitata” с применением четырех спектров: белого СД (RBW), флуоресцентного белого (FL), красного и красно-синего. Максимальные значения свежей и сухой массы отмечены у растений RBW и FL [23].

В нашем эксперименте значения показателя сухой массы у растений не отличались в зависимости от условий освещения, за исключением

SB-FS, у которого значение сухой зеленой массы максимально. Вероятно, снижение доли зеленого света в спектре на 30% способствовало увеличению накопления сухого вещества в побегах, как это показано ранее для *L. sativa* [24], и снижению накопления воды. Поскольку максимальное значение процента сухого вещества корней отмечено у растений вариантов SB-SB, FS-SB и FS-RGB, можно предположить, что увеличение доли зеленого света на 30% (для FS-SB) и 8% (для FS-RGB), сохранение 41% для SB-SB в спектре при смене варианта освещения привело к более активному накоплению сухого вещества в корнях. Можно сделать вывод о разнонаправленности влияния зеленого спектра на развитие надземной и подземной частей растений.

Анализируя полученные максимальные значения отношения сырой массы корня к общей массе растения, отмеченные у растений из 4 вариантов (SB-RGB, RGB-RGB, RGB-FS и WW), и минимальные значения данного отношения для растений, перенесенных в бокс SB из боксов RGB и FS, можно отметить, что использование освещения бокса SB на втором этапе культивирования ведет к подавлению развития корневой системы. Это может быть связано с изменением соотношения энергий внутри диапазонов зеленый-красный у светильника SB в сторону увеличения доли зеленого. Так, это соотношение у SB ~1.2 (41% : 33%), в то время как у светильников RGB и FS оно составляет 0.38 (19% : 49%) и ~0.18 (11% : 62%), соответственно. В то же время доля синего света в спектре светильников примерно одинаковая. Ранее при исследовании *L. sativa* сорта “Waldmann’s Green” было показано, что увеличение доли зеленого

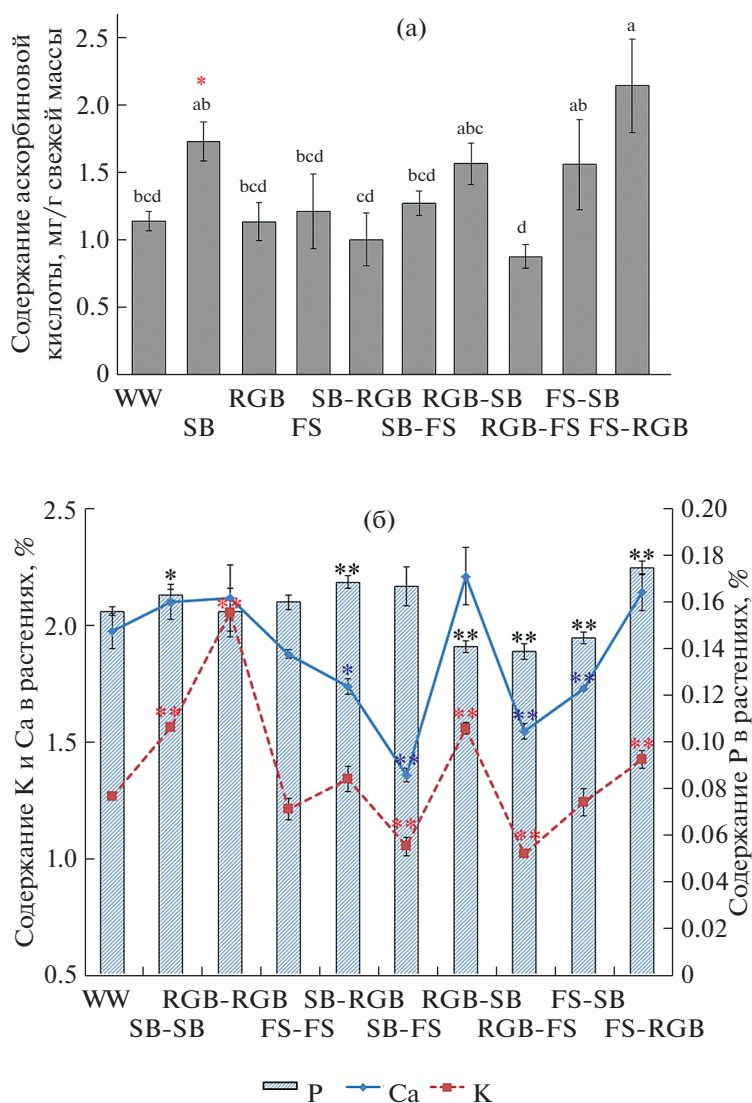


Рис. 6. Содержание аскорбиновой кислоты и макроэлементов К, Са и Р в листьях *Eruca sativa* сорт “Диковина”, $P \leq 0.05$. а) аскорбиновая кислота; б) макроэлементы. * – достоверность $P < 0.05$ по отношению к контролю; ** – достоверность $P < 0.01$ по отношению к контролю.

света в спектре привело к снижению накопления свежей и сухой массы растений [22].

Анализ мезоструктуры листа. В растениях вариантов освещения SB-FS и RGB-FS палисадная паренхима увеличивается до трех слоев, также иногда третий слой палисадной ткани появляется в контрольной группе WW и группе RGB-SB (рис. 5а, е, ж, з). Палисадные клетки типичные, однако, они различались по отношению их длины к ширине в зависимости от спектрального состава СД. Облучение светом с RGB спектром как после SB, так и после FS привело к увеличению соотношения длины палисадной клетки к ее ширине до 2.0, в то время как при постоянном выращивании под RGB спектром это соотношение было меньше (1.5). Самые толстые листья развива-

лись у образцов контроля (WW) и варианта SB-FS (табл. 2, рис. 5а, е), различия между ними находятся в пределах погрешности. Однако, листья этих образцов очень сильно различаются по клеточному и пластидному наполнению (рис. 4в, е, и, табл. 2). По числу клеток на единицу листовой поверхности растения варианта SB-FS превышают таковые в контроле практически в 2 раза и, как следствие, эти растения имеют максимальные значения ИМК (табл. 2, рис. 4и). Группы растений SB-RGB и SB-FS имели достоверно большее (на 39%) число хлоропластов на единицу площади листа, по сравнению с контролем (WW) (табл. 2). Максимальное ИМХ при варианте SB-FS формируется благодаря наибольшему пластидному наполнению листа, что сочетается с наивысшими значе-

ниями ИМК. Именно у растений данной группы были получены максимальные значения сухой массы надземной части и корней, а также процент сухого вещества.

Постоянное облучение RGB спектром способствовало формированию крупных дланевидных столбчатых клеток (рис. 4а, 5в). Влияние RGB спектра также прослеживалось и на размерах пластид: хлоропласты увеличились на 36% по сравнению с WW (контроль) (рис. 4ж). Появление переходной ткани между палисадной и губчатой паренхимой, сложной из округлых клеток, наблюдали у растений вариантов SB-SB, FS-SB (рис. 5б, и). Проекция палисадных клеток верхнего слоя варианта SB-SB приобретала форму перевернутых трапеций (рис. 5б), а хлоропласты палисадных клеток варианта FS-SB имели парастрофное расположение.

Известная литература о влиянии СД источников на мезоструктуру ФА листа свидетельствует о том, что это воздействие видо- и сортоспецифично. Спектр света не влиял на мезоструктуру листьев капусты *Brassica chinensis* L. [25], а у микрорастений картофеля толщина листьев, палисадной и губчатой паренхимы под RGB светом значительно увеличилась, в сравнении с контрольным белым (люминесцентным), RB и R (красным) спектрами, что сказывалось на сырой и сухой массе растений [26].

Изменения, наблюдаемые в структуре листа растений при переносе в SB, свидетельствуют о том, что для *E. sativa* условия освещения бокса SB не соответствуют оптимуму и, как следствие, это отражается на плохом развитии корневой системы (рис. 3б). Минимальное значение ИМК обнаружено в варианте RGB-SB, для него характерны самые низкие в опыте значения толщины листа, размеров клеток и пластид, а также КОХ объема и для палисадной и губчатой ткани, соответственно (табл. 2).

Палисадные клетки дольше растут в длину при обработке RGB спектром после SB и FS, причем у последнего варианта при этом увеличивается синтез Аск и накопление Са и Р. Растения контрольной группы WW имеют самые толстые листья, но структура их сформирована крупными клетками, в то время как листья SB-FS варианта плотно упакованы более мелкими клетками с большим числом слоев этих клеток (рис. 5а, е). Подобная структура листа (SB-FS) с максимальными в опыте значениями интегральных индексов ИМК и ИМХ позволяет растениям иметь потенциально более высокий уровень фотосинтеза [27], по сравнению с другими вариантами. Эти структурные перестройки способствовали развитию растений с максимальными значениями зеленой массы, сухой массы надземной части и корней, а также процента сухого вещества (рис. 3). Среди постоянных вариантов освещения наиболее высоко-

кий фотосинтетический потенциал у варианта FS, занимающего вторую позицию по мембранным индексам, однако по морфометрическим показателям растения FS-FS имеют средние значения в опыте. Интересно отметить, что соотношение энергий в диапазоне синий-зеленый-красный у светильника SB равно 26% : 41% : 33%, у FS – 27% : 11% : 62%. Т.е. увеличение доли красного света при снижении доли зеленого в случае с растениями *E. sativa* привело к увеличению внутренней ассимиляционной поверхности листьев. Полученные данные по мезоструктуре листа согласуются с данными по морфометрии, *E. sativa* демонстрирует пластичность к изменяющимся условиям освещения, свойственную большинству видов с дорзовентральным типом строения мезофилла.

Содержание аскорбиновой кислоты. Данные для сорта “Диковина” по содержанию Аск были ниже, чем показано для сорта “Рокет” – 2.67 г/кг сырой массы [12]. Выявленная тенденция по снижению содержания Аск в растениях SB-FS и RGB-FS и увеличению содержания Аск в растениях из бокса FS, переставленных в другие боксы, может быть связана с изменением в светильниках долей красного света в спектре при перестановке. Поскольку доля синего света в светильниках FS, RGB и SB близка по своим значениям, но доля красного света отличается, можно предположить, что синтез Аск связан с уменьшением (на 13% для бокса RGB и 29% для бокса SB) воздействия красного спектра на развитие растений. Другой причиной уменьшения или увеличения синтеза Аск может быть изменение пропорции долей красного (R, 650 нм) и дальнего красного спектров (FR, 725 нм) при смене светильников, как это было показано ранее [13]. Авторы выявили, что отношение R/FR определяло степень накопления Аск в листьях *Phaseolus vulgaris* L. Регулирующее влияние отношения R / FR на синтез Аск запускалось на ранней стадии реакции акклиматизации на изменение освещенности, и происходило раньше других изменений [13]. Еще одной причиной неодинакового накопления Аск в растениях разных вариантов может быть соотношение долей красного (R, 660 нм) и синего света (B, 450 нм), которое менялось при смене освещения. Ранее было показано, что изменение длительности воздействия красного и синего света ведет к изменениям в накоплении Аск в листьях листового салата сорта “Green Oak leaf” [10].

Содержание макроэлементов. Можно наблюдать общую тенденцию по накоплению К и Са в растениях, сходную при разных вариантах освещения. Перенос растений из других боксов в FS приводил к снижению аккумуляции макроэлементов в растениях *E. sativa*. Интересно отметить, что максимальное накопление Р и Са отмечено для группы FS-RGB, где выявлены максимальные значения процента сухого вещества надземной части и

корней, а также максимальная концентрация Аск. Т.е. у растений данной группы первые 2 недели эксперимента соотношение энергий в диапазоне синий-зеленый-красный для светильника FS было 27% : 11% : 62%. Далее до конца эксперимента при освещении RGB спектром соотношение поменялось на 32% : 19% : 49%. При этом доля красного света сократилась в 1.2 раза, изменив соотношения синий-красный и зеленый-красный. Ранее эксперименты, проведенные на растениях хризантем, показали, что при изменяющихся характеристиках освещения накопление элементов в листьях было сходным [28]. Между тем исследование укоренения черенков ромашки *Symphoricarpos novi-belgii* var. *novi-belgii* сорта "Barbados" выявило влияние спектра света на усвоение растениями азота, натрия, железа и марганца, определяя содержание кальция, натрия и железа в надземных частях растений [29]. Tremblay с соавторами [30] отметили эффект модифицирующего воздействия света на усвоение кальция.

Применение динамического освещения для культивирования *E. sativa* сорта "Диковина" привело к изменениям в развитии корневой системы, накоплению сухого вещества в растениях и содержанию макроэлементов, структурно-функциональных характеристик ассимиляционного аппарата листа. У растений варианта освещения FS-RGB отмечены максимальные показатели накопления сырой надземной массы, Аск и содержания Са и Р. Средние значения мезоструктурных параметров оказывают положительный эффект на накопление сырой массы побега.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (Соглашение от 02.12.2019 г. № 05.604.21.0229, Уникальный идентификатор проекта – RFMEFI60419X0229).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Whitelam G., Halliday K. Annual plant reviews, light and plant development. Oxford: Blackwell Publishing, 2008. V. 30. 325 p.
- Карначук Р.А., Гвоздева Е.С., Ефимова М.В. Световая регуляция морфогенеза растений табака, трансформированных геном интерлейкина-18 человека // Физиология растений. 2008. Т. 55. С. 560.
- Chen M., Chory J., Fankhauser C. Light signal transduction in higher plants // Annu. Rev. Genet. 2004. V. 38. P. 87. <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.38.072902.092259>
- Sysoeva M.I., Markovskaya E.F., Shibaeva T.G. Plants under continuous light: a review // Plant stress. 2010. V. 4. P. 5.
- Карначук Р.А., Тищенко С.Ю., Головацкая И.Ф. Эндогенные фитогормоны и регуляция морфогенеза *Arabidopsis thaliana* синим светом // Физиология растений. 2001. Т. 48. С. 262.
- Bulgakov V.P., Wu H.C., Jinn T.L. Coordination of ABA and Chaperone Signaling in Plant Stress Responses // Trends Plant Sci. 2019. V. 24. P. 636. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.04.004>
- Taiz L., Zeiger E. Plant Physiology. New York: Benjamin/Cummings Publishing Co., 1991. P. 179.
- Carvalho R.F., Takaki M., Azevedo R.A. Plant pigments: the many faces of light perception // Acta Physiol. Plant. 2011. V. 33. P. 241. <https://doi.org/10.1007/s11738-010-0533-7>
- Lillo C., Appenroth K.J. Light regulation of nitrate reductase in higher plants: which photoreceptors are involved? // Plant Biol. 2001. V. 3. P. 455. <https://doi.org/10.1055/s-2001-17732>
- Chen X.L., Yang Q.C., Song W.P., Wang L.C., Guo W.Z., Xue X.Z. Growth and nutritional properties of lettuce affected by different alternating intervals of red and blue LED irradiation // Sci. Hortic. 2017. V. 223. P. 44. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.04.037>
- Kulchin Yu.N., Nakonechnaya O.V., Gafitskaya I.V., Grishchenko O.V., Epifanova T.Y., Orlovskaya I.Y., Zhuravlev Yu.N., Subbotin E.P. Plant morphogenesis under different light intensity // Defect Diffus. Forum. 2018. V. 386. P. 201. <https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/DDF.386.201>
- Головка Т.К., Табаленкова Г.Н., Далькэ И.В., Захожий И.Г., Григорай Е.Е., Буткин А.В. Продуктивность, пищевая ценность и антиоксидантная активность зеленных культур защищенного грунта на Севере // Вестник ИБ Коми НЦ УрО РАН. 2011. Т. 1–2. С. 28.
- Bartoli C.G., Tambussi E.A., Diego F., Foyer C.H. Control of ascorbic acid synthesis and accumulation and glutathione by the incident light red/far red ratio in *Phaseolus vulgaris* leaves // FEBS Lett. 2009. V. 583. P. 118. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2008.11.034>
- Прокошев В.В. Место и значение калия в агроэкосистеме // Рос. хим. журн. 2005. Т. 49. С. 35.
- Швартау В.В., Гуляев Б.И., Карлова А.Б. Особенности реакции растений на дефицит фосфора // Физиология и биохимия культурных растений. 2009. Т. 41. С. 208.
- Буслаева Г.Н. Значение кальция для организма и влияние питания на его метаболизм // Педиатрия. Приложение к журналу Consilium Medicum. 2009. № 3. С. 4.
- Taulavuori K., Pyysalo A., Taulavuori E., Julkunen-Tiitto R. Responses of phenolic acid and flavonoid synthesis to blue and blue-violet light depends on plant species // Environ. Exp. Bot. 2018. V. 150. P. 183. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.03.016>
- Matysiak B., Kowalski A. White, blue and red LED lighting on growth, morphology and accumulation of flavonoid compounds in leafy greens // Zemdirbyste-Agriculture. 2019. V. 106. P. 281. <https://doi.org/10.13080/z-a.2019.106.036>

19. Kong Y., Schiestel K., Zheng Y. Pure blue light effects on growth and morphology are slightly changed by adding low-level UVA or far-red light: A comparison with red light in four microgreen species // *Environ. Exp. Bot.* 2019. V. 157. P. 58.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.09.024>
20. Johnson R.E., Kong Y., Zheng Y. Elongation growth mediated by blue light varies with light intensities and plant species: a comparison with red light in arugula and mustard seedlings // *Environ. Exp. Bot.* 2020. V. 169: e103898.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103898>
21. Наконечная О.В., Гафицкая И.В., Бурковская Е.В., Хроленко Ю.А., Грищенко О.В., Журавлев Ю.Н., Субботин Е.П., Кульчин Ю.Н. Влияние интенсивности света на морфогенез *Stevia rebaudiana* в условиях *in vitro* // *Физиология растений.* 2019. Т. 66. С. 304.
<https://doi.org/10.1134/S0015330319040092>
22. Kim H.H., Goins G.D., Wheeler R.M., Sager J.C. Green-light supplementation for enhanced lettuce growth under red- and bluelight-emitting diodes // *HortScience.* 2004. V. 39. P. 1617.
23. Lin K.H., Huang M.Y., Huang W.D., Hsu M.H., Yang Z.W., Yang C.M. The effects of red, blue, and white light-emitting diodes on the growth, development, and edible quality of hydroponically grown lettuce (*Lactuca sativa* L. var. *capitata*) // *Sci. Hortic.* 2013. V. 150. P. 86.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2012.10.002>
24. Muneer S., Kim E.J., Park J.S., Lee J.H. Influence of green, red and blue light emitting diodes on multiprotein complex proteins and photosynthetic activity under different light intensities in lettuce leaves (*Lactuca sativa* L.) // *Int. J. Mol. Sci.* 2014. V. 15. P. 4657.
<https://doi.org/10.3390/ijms15034657>
25. Аверчева О.В., Бассарская Е.М., Жигалова Т.В., Беркович Ю.А., Смолянина С.О., Леонтьева М.Р., Ерохин А.Н. Фотохимическая и фосфорилирующая активность хлоропластов и мезоструктура листьев китайской капусты при выращивании под светодиодами // *Физиология растений.* 2010. Т. 57. С. 404.
26. Chen L.-L., Zhang K., Gong X.-C., Wang H.-Y., Gao Y.-H., Wang X.-Q., Zeng Z.-H., Hu Y.-G. Effects of different LEDs light spectrum on the growth, leaf anatomy, and chloroplast ultrastructure of potato plantlets *in vitro* and minituber production after transplanting in the greenhouse // *J. Integr. Agric.* 2020. V. 19. N 1. P. 108.
[https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(19\)62633-X](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(19)62633-X)
27. Мокроносов А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1978. С. 5.
28. Breś W., Sztuka A. Macroelement concentration in leaves of chrysanthemums from the Time group grown in spring and summer-autumn seasons // *Folia Horticulturae.* 2008. V. 20. N 2. P. 57. <https://doi.org/10.2478/fhort-2013-0114>
29. Schroeter-Zakrzewska A., Kleiber T. The effect of light colour and type of lamps on rooting and nutrient status in cuttings of michaelmas daisy // *Bulg. J. Agric. Sci.* 2014. V. 20. P. 1426.
30. Tremblay N., Gasia M.C., Ferauge M.-Th., Gosselin A., Trudel M.J. Effects of light spectral quality on nutrient uptake by tomato // *Can. J. Plant Sci.* 1988. V. 68. P. 287.