

Е. В. Вязов, Н. В. Шалыго

Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

**АКТИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА
И ЗАЩИТНАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ ОГУРЦА (*CUCUMIS SATIVUS* L.)
ПРИ УЗКОПОЛОСНОМ ОСВЕЩЕНИИ РАЗЛИЧНОГО СПЕКТРАЛЬНОГО СОСТАВА**

Освещение растений огурца с применением красных и синих светодиодов приводит к небольшому снижению активности фотосистемы 2, что вызвано адаптацией фотосинтетического аппарата. Используемое светодиодное освещение не оказывает существенного влияния на площадь листа и сухую массу растений, а при применении только синих светодиодов наблюдается интенсификация их роста. Под красными светодиодами активизируется антиоксидантная и антипатогенная защита растений. Полученные результаты могут быть применены для оптимизации условий выращивания растений в теплицах.

Ключевые слова: фотосистема 2, защитная система, условия освещения, *Cucumis sativus* L.

Y. V. Viazau, N. V. Shalygo

Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

**PHOTOSYNTHETIC APPARATUS AND DEFENSE SYSTEM OF CUCUMBER (*CUCUMIS SATIVUS* L.)
PLANTS UNDER LED LIGHTING OF DIFFERENT SPECTRAL COMPOSITION**

Lighting with the use of red and blue light-emitting diodes (LED) causes a slight decrease in photosystem II activity due to an adaptation of photosynthetic apparatus in cucumber plants. Applied lighting generally does not have a significant effect on leaf area and dry weight of plants. However, intensification of growth under blue LEDs alone takes place. Red narrow-band light induces antioxidant and anti-pathogenic protection in cucumber plants. The obtained results can be applied for optimization of the growing conditions of greenhouse plants.

Keywords: photosystem 2, defense system, lighting conditions, *Cucumis sativus* L.

Введение. Известно, что спектральный состав освещения оказывает влияние на структуру и функционирование фотосинтетического аппарата, рост и развитие растений [1, 2]. Такое влияние опосредовано фоторецепторами, участвующими в восприятии видимого света и ультрафиолета, и фотосинтетическими пигментами [3, 4]. В условиях естественного освещения только часть поглощенной пигментами энергии светового излучения может быть использована для целей фотосинтеза [5]. Как правило, существует некоторый избыток энергии, который затем просто рассеивается посредством флуоресценции хлорофилла или в виде тепла. Эта избыточная энергия может также мигрировать с возбужденных молекул хлорофилла на молекулы кислорода, приводя к образованию синглетного кислорода, либо вызывать дисбаланс в фотосинтетической электрон-транспортной цепи, при котором отдельные ее компоненты могут быть чрезмерно восстановлены или окислены, что повышает вероятность образования супероксидного анион-радикала и других активных форм кислорода [6, 7]. Известно, что избыточное накопление активных форм кислорода (например, при воздействии ряда абиотических стрессовых факторов или при проникновении патогенов) приводит к развитию окислительного стресса, сопровождающегося рядом деструктивных окислительных процессов. С другой стороны, при этом обычно наблюдается активация защитной системы: увеличение содержания низкомолекулярных антиоксидантов, повышение активности антиоксидантных ферментов, накопление стрессовых белков.

Можно предположить, что ввиду наличия связи между утилизацией энергии светового излучения и накоплением активных форм кислорода возможны специфические различия в интенсив-

ности окислительных процессов и, следовательно, в активности защитной системы растения в зависимости от спектрального состава освещения. Это может быть обусловлено в том числе и тем фактором, что кванты света разной длины поглощаются разными наборами фоторецепторов, активирующих характерные для них сигнальные пути.

В ряде публикаций приводятся результаты исследований, свидетельствующие о влиянии спектрального состава света на содержание и активность компонентов защитной системы растений. В то же время эти данные несколько противоречивы. Samuoliene и соавт. [8] показали, что освещение синими и зелеными светодиодами приводит к интенсификации тушения свободных радикалов и увеличению содержания токоферола, в то время как синие светодиоды вызывают снижение содержания аскорбиновой кислоты в листьях салата (*Lactuca sativa*). Согласно Li и Kubota [9], дополнительное освещение красным, но не синим или зеленым, светом вызывает увеличение уровня фенолов в листьях салата. Кроме того, фоторецепторные сигнальные пути, задействованные в адаптации к условиям освещения, вероятно, взаимосвязаны с сигнальными путями салициловой и жасмоновой кислот и, следовательно, могут оказывать влияние на активность защитной системы (например, вызывать накопление антипатогенных белков), возможно за счет индукции изменения уровня активных форм кислорода [5, 10]. Szechyńska-Hebda и соавт. [7] показали, что в *Arabidopsis thaliana* изменение электрического потенциала плазматической мембраны в ответ на освещение зависит от длины волны, и привели доказательства того, что это связано с адаптацией к условиям освещения и с работой защитной системы. Ранее на растениях огурца нами показана интенсификация работы аскорбат-глутатионового цикла утилизации активных форм кислорода при освещении красными светодиодами [11, 12].

Таким образом, при помощи оптимизации спектрального состава источников света может быть достигнута модификация не только состояния фотосинтетического аппарата, но и активности защитной, в том числе антиоксидантной и антипатогенной, системы растений. Такая оптимизация в первую очередь важна в случае выращивания растений в теплицах, где широко применяется основное или дополнительное искусственное освещение. Использование светодиодов для решения этой задачи является предпочтительным ввиду малой ширины спектральных полос, отсутствия токсичных материалов и высокой энергоэффективности [13]. Стоит отметить, что относительная простота конструирования осветителей позволяет комбинировать светодиоды с разной длиной волны света и дает возможность динамического изменения их спектра.

Значимым компонентом защитной системы растения являются PR-белки, синтезируемые в растительной клетке в ответ на атаку патогеном. Они синтезируются при поражении растений грибами, вирусами, бактериями, при проникновении нематод и насекомых. PR-белки играют значительную и разнообразную роль при патогенезе, являясь участниками сигнальных систем, катализируя образование вторичных мессенджеров и вызывая повреждения мембран патогенов. Белок PR-2 представляет собой β -1,3-глюканазу, которая играет важную роль в защите от грибковых патогенов, так как способна разлагать один из основных компонентов их клеточной стенки – β -1,3-глюкан.

Цель данного исследования – изучение влияния красного и синего светодиодного освещения на морфометрические показатели, состояние фотосинтетического аппарата, антиоксидантную активность и уровень экспрессии гена, кодирующего белок PR-2.

Объекты и методы исследования. В опытах использовали растения огурца (*Cucumis sativus* L.) тепличного сорта Кураж, районированного в Республике Беларусь, выращенные в лабораторных условиях под люминесцентными лампами Philips TL-D 36W/765 при температуре 23 ± 1 °C и относительной влажности воздуха 65 ± 5 % до появления зачатка первого листа, что составляло в среднем 8 сут. Затем часть растений выращивали, используя светильники с красными (630–650 нм, вариант «Красный»), синими (450–465 нм, вариант «Синий») или красными и синими светодиодами одновременно в соотношении 2:1 (вариант «Красный + Синий») до полного развития первого листа (8–10 сут). Контролем служили растения огурцов, которые продолжали выращивать в течение 8–10 сут под белым светом люминесцентных ламп (вариант «Белый»). В светильниках использовали светодиоды XLamp фирмы Cree. Для всех вариантов освещения фотопериод составлял 14 ч, а освещенность – 50 Вт/м². Для анализа использовали первый настоящий лист.

Из морфометрических показателей определяли высоту растений, площадь листовой пластины и сухую массу. Высоту растений измеряли как расстояние от земли до черешка первого листа. Площадь листовых пластин определяли с помощью нанесения контуров листьев на миллиметровую бумагу. Для определения сухой массы навески листьев огурца по 1 г измельчали и помещали в стеклянные бюксы. Образцы в бюксах переносили в вакуумный сушильный шкаф VacuCell 111 Standard (ВМТ, Чехия) и высушивали в течение 2,5 ч при 100 °С и давлении в 0,05 атм, а затем взвешивали.

Анализ активности фотосистемы 2 (ФС2) проводили с помощью метода индукции флуоресценции хлорофилла в интактных листьях огурца, адаптированных в течение 15 мин к темноте. Для этого использовали РАМ-флуориметр Teaching-РАМ (Heinz Walz, Германия), позволяющий возбуждать фоновую флуоресценцию хлорофилла F_0 светом низкой интенсивности, модулированным с частотой 32 Гц ($0,04 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, 650 нм). При включении актиничного света ($120 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, 665 нм) интенсивность флуоресценции достигала максимального уровня F_m , а затем снижалась за счет дезактивации по фотохимическому и диссипационному пути. Применение вспышки насыщающего света ($3500 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, 665 нм) на фоне действия актиничного увеличивало интенсивность флуоресценции с уровня F до уровня F_m' . После вспышки насыщающего света актиничный свет выключали и включали источник дальнего красного света, возбуждающий только ФС1. При этом пул переносчиков электронов быстро и полностью окислялся. Уровень флуоресценции достигал значения F_0' . По полученным значениям F_0 , F_0' , F_m , F_m' и F рассчитывали величину эффективного квантового выхода фотохимических реакций ФС2 ($\Phi_{\text{ФС2}}$) и коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла (qN) по следующим формулам:

$$\Phi_{\text{ФС2}} = (F_m' - F)/F_m',$$

$$qN = 1 - (F_m' - F_0')/(F_m - F_0).$$

Эффективность функционирования электрон-транспортной цепи, или скорость транспорта электронов (ETR), рассчитывали по формуле

$$ETR = \Phi_{\text{ФС2}} \cdot FAR \cdot c \cdot 0,5,$$

где FAR – интенсивность фотосинтетически активной радиации ($120 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$); c – часть поглощенного света (84 %); 0,5 – часть фотосинтетически активной радиации, приходящейся на ФС2 [14].

Содержание структурных белков фотосистем, таких как белки Lhcb1, Lhcb2 светособирающего комплекса ЛНСII и белок PsaA ядра ФС1, определяли с помощью иммуноблоттинга. Для этого навески свежих листьев (по 0,2 г) гомогенизировали в 1 мл буфера для экстракции ДТЕ. Затем проводили денатурирующий гель-электрофорез (SDS-PAGE), используя установку Mighty Small II (Amersham Biosciences, США), 12 %-ный разделяющий гель и 4 %-ный концентрирующий гель. После электрофореза белки переносили на нитроцеллюлозную мембрану Hybond-C (Amersham Biosciences, США) с порами 0,45 мкм, которую затем блокировали TBST-буфером, содержащим 4 %-ное обезжиренное сухое молоко, в течение 1 ч при комнатной температуре. Далее мембрану инкубировали в течение 1 ч с первичными поликлональными антителами к белкам Lhcb1, Lhcb2 или PsaA (Agrisera, Швеция), а затем в течение 1 ч со вторичными антителами, конъюгированными со щелочной фосфатазой (Agrisera, Швеция). Визуализацию белков проводили с помощью BCIP и NBT (Sigma-Aldrich, США) в соответствии с протоколом производителя. Содержание белка рассчитывали по площади и интенсивности визуализированных пятен на нитроцеллюлозной мембране.

Общую антиоксидантную активность в листьях огурца определяли с помощью теста на нейтрализацию стабильного радикала 2,2-дифенил-1-пикрилгидразила (DPPH) по [15]. Для этого навески листьев по 0,2 г помещали в фарфоровые ступки, добавляли 1 мл 80 %-ного этанола и растирали до гомогената. Далее гомогенат переносили в пробирки Эппендорф, ступки смывали 1 мл 80 %-ного этанола, гомогенат объединяли. Объединенный гомогенат встряхивали в термо-

блоке Thermomixer comfort (Eppendorf, Германия) в течение 20 мин при комнатной температуре и центрифугировали в течение 10 мин при 13 000 g на центрифуге Heraeus Pico 17 (Thermo Scientific, США). Затем к 175 мкл полученного супернатанта добавляли 1 мл 200 мкМ раствора DPPH (Sigma-Aldrich, Германия) и инкубировали образцы 30 мин при комнатной температуре. Для анализа общей антиоксидантной активности полученные экстракты разбавляли в 80 %-ном этаноле в 3 раза и регистрировали кинетику изменения оптической плотности раствора при 517 нм в течение 10 мин. В качестве контроля выступал супернатант без добавления DPPH. Количество нейтрализованного DPPH на 1 г навески растительного материала рассчитывали по разнице исходной и конечной концентраций DPPH, с учетом разбавления, используя калибровочную кривую, построенную с применением коммерческого DPPH (Sigma-Aldrich, Германия).

Экспрессию гена *PR-2*, кодирующего один из ключевых антипатогенных белков PR-2 (β -1,3-глюканазу), определяли с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР), как описано в работе [16], с применением амплификатора MJ Mini Cycler (Bio-Rad, США) и олигонуклеотидных праймеров (прямой 5'GACG CCTC AACG ACTG TAGG3' и обратный 5'CAGC CGCA CATG TATT GGTC3'), рассчитанных нами в программе Vector NTI (Invitrogen Corp.). В качестве гена-нормализатора использовали ген *18S rRNA*, праймеры для которого были взяты из работы [16] (праймеры синтезированы в Институте биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси). Продукты ПЦР разделяли при помощи горизонтального гель-электрофореза на установке Wide Mini-Sub Cell GT (Bio-Rad, США) и визуализировали, используя краситель SYBR Green (Fermentas, Литва).

Анализ продуктов электрофореза и иммуноблотинга проводили в программе TotalLab v.2.01. Для измерения оптической плотности использовали спектрофотометр Uvikon 931 фирмы Kontron (Германия). Все данные представлены как средние арифметические и их стандартные отклонения, вычисленные из трех независимых опытов. Статистическую обработку данных осуществляли с помощью программы SigmaPlot 11.2.

Результаты и их обсуждение. Использование красных и синих светодиодов при выращивании огурцов показало, что в таких условиях изменяются отдельные морфометрические показатели. Так, под синим светом (вариант «Синий») наблюдалось увеличение высоты растений в 1,6 раза по сравнению с контролем (вариант «Белый»), в то же время под светодиодным осветителем с двумя спектральными полосами (вариант «Красный + Синий») растения по высоте практически не отличались от контроля (см. таблицу). При этом по площади первого листа опытные варианты и контроль достоверно не различались, а сухая масса во всех опытных вариантах была несколько выше контроля (см. таблицу). Выявленное действие синих светодиодов на рост растений огурца может быть опосредовано фототропинами – рецепторами синего света, контролирующими процесс фототропизма. Фототропины также участвуют в осуществлении поворота к солнцу листьев растений [17]. В наших экспериментах наблюдался такой же эффект после действия синего света. Например, в опытных вариантах («Синий», «Красный + Синий») и в контроле («Белый») листья были ориентированы перпендикулярно падающему свету, а в варианте «Красный», т. е. при отсутствии синей спектральной полосы в освещении, наблюдалась частичная дезориентация листовой пластинки.

Морфометрические показатели растений огурца при освещении красными и синими светодиодами

Вариант освещения	Высота растений, см	Площадь листа, см ²	Сухая масса, мг/г сыр. массы
Белый	13,3 ± 1,6	29,8 ± 1,5	85 ± 2
Красный	13,5 ± 1,6	32,5 ± 3,8	92 ± 3
Красный + Синий	13,4 ± 1,6	25,6 ± 3,9	101 ± 2
Синий	21,7 ± 1,8	26,9 ± 2,6	100 ± 4

Показано некоторое снижение функциональной активности ФС2 при выращивании растений огурцов под красными и синими светодиодами как по отдельности, так и при их сочетанном использовании. Это выражалось в снижении квантового выхода фотохимических реакций ФС2 $\Phi_{\text{ФС2}}$ в опытных вариантах: «Красный» – на 7,5 %, «Красный + Синий» на – 7,5, «Синий» – на 10,3 % по сравнению с контролем (рис. 1). На ингибирование активности ФС2 при использовании

узкополосного освещения указывает также снижение эффективности работы электрон-транспортной цепи *ETR* («Красного» – на 7,5 %, «Красного + Синего» – на 7,8, «Синего» – на 10,5 %) и заметное увеличение константы нефотохимического тушения *qN* («Красный» – на 60 %, «Красный + Синий» – на 139, «Синий» – на 120 %) по сравнению с растениями, выращиваемыми под белым светом (рис. 1).

Выявленное снижение активности ФС2 в условиях узкополосного светодиодного освещения может быть связано со стрессовым воздействием, в том числе с высокой долей фотосинтетически активного света в спектре использованных светодиодов (ввиду больших значений константы нефотохимического тушения). Однако, принимая во внимание лишь небольшое снижение активности ФС2 и показанное нами ранее отсутствие нарушения целостности клеточных мембран в таких условиях [18], речь идет об умеренном стрессе, предполагающем протекание адаптационных процессов в растительном организме. Причиной снижения функциональной активности ФС2 и ослабления транспорта электронов может быть перераспределение в белковом составе ФС при продолжительном действии новых условий освещения. Ранее нами показано снижение содержания белков светособирающих комплексов ФС1 (Lhca1-4) при освещении синими или красными светодиодами [19]. В данной работе изучено содержание белков мигрирующего светособирающего комплекса ЛНСII (Lhcb1 и Lhcb2) и белка PsaA ядра ФС1. Анализ показал, что при освещении синими и красными светодиодами (как по отдельности, так и совместно) происходит незначительное уменьшение содержания комплекса ЛНСII: «Красного» – на 0,5 %, «Красного + Синего» – на 34, «Синего» – на 36 % в среднем по сравнению с контролем (рис. 2, а). В то же время синий свет приводил к заметному увеличению (в 2 раза) содержания белка PsaA ядра ФС1 относительно контроля (рис. 2, б).

Представленные данные находятся в соответствии с результатами, изложенными выше, и показывают, что при освещении красными и синими светодиодами (совместно либо по отдельности) в растениях огурца происходит уменьшение количества светособирающих комплексов. Это объясняет небольшое снижение активности ФС2 в таких условиях и указывает на регуляцию экспрессии генов белков фотосистем в ходе адаптации фотосинтетического аппарата растения к продолжительному действию специфических условий освещения [2].

Для анализа влияния узкополосного освещения на компоненты защитной системы нами изучена общая антиоксидантная (антирадикальная) активность экстрактов листьев огурца по нейтрализации радикала DPPH и уровень экспрессии гена, кодирующего один из важнейших антипатогенных белков – белок PR-2.

Тест с использованием радикала DPPH показал наибольшую антиоксидантную активность в растениях под красным светом и несколько сниженную (на 9 %) способность нейтрализовывать свободные радикалы в растениях под синими светодиодами по сравнению с белым светом (рис. 3, а). Количество нейтрализованного DPPH в варианте «Красный + Синий» было близко

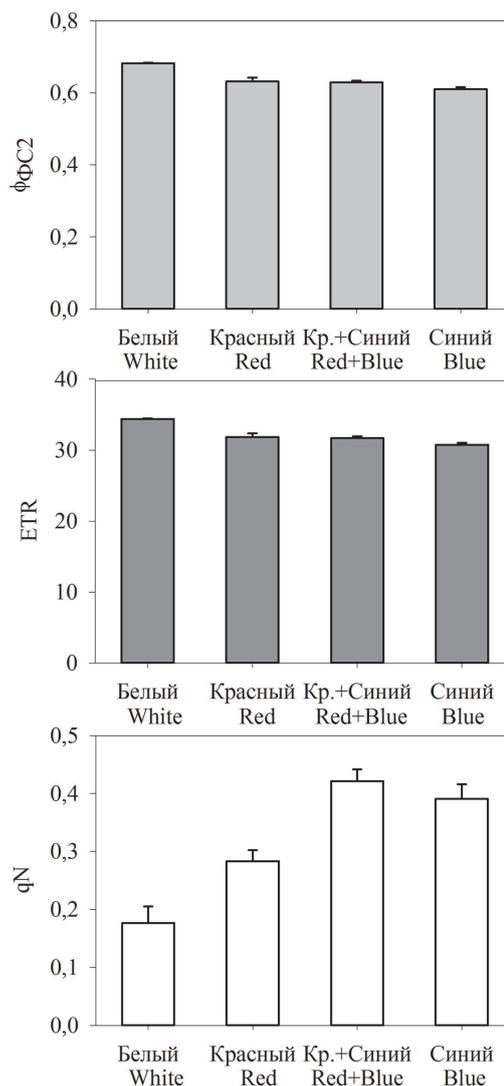


Рис. 1. Показатели активности ФС2 в листьях огурца при освещении красными и синими светодиодами

Fig. 1. Parameters of PS2 performance in leaves of cucumber illuminated with red and blue LEDs

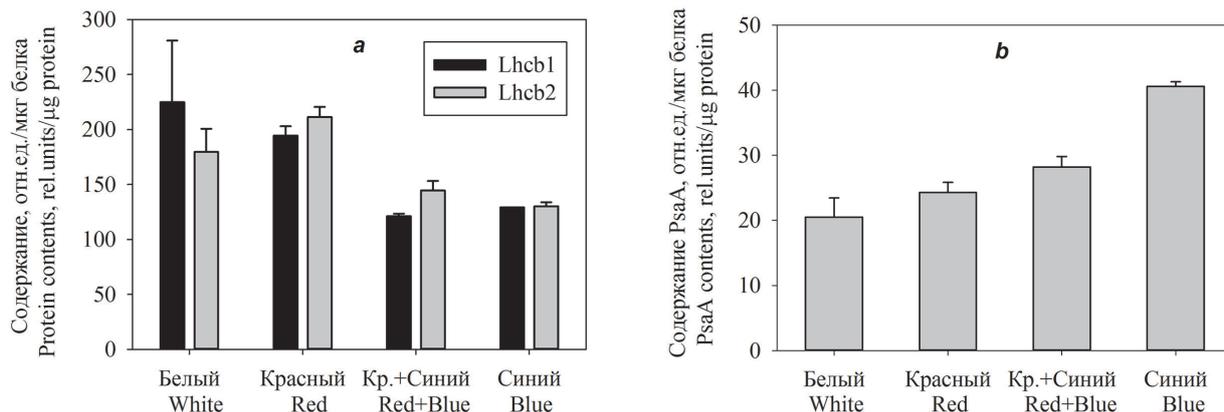


Рис. 2. Содержание белков комплекса ЛНСII (a) и белка PsA (b) ядра ФС1 в листьях огурца при использовании осветителей с красными и синими светодиодами

Fig. 2. Contents of LHCII complex proteins (a) and PS1 core protein PsA (b) in leaves of cucumber illuminated with red and blue LEDs

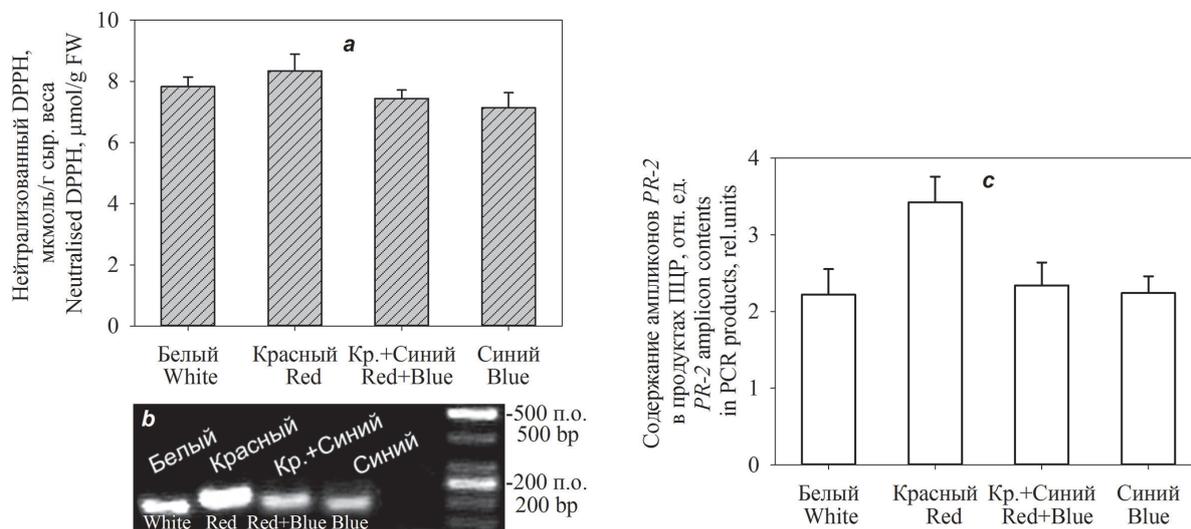


Рис. 3. Общая антиоксидантная активность (a) и экспрессия гена PR-2 (b, c) в листьях огурца при освещении красными и синими светодиодами

Fig. 3. Total antioxidant activity (a) and PR-2 gene expression (b, c) in leaves of cucumber illuminated with red and blue LEDs

к контролю (варианту «Белый»). Полученные нами данные, соответствующие изложенным в предыдущих публикациях результатам [12, 13], позволяют сделать вывод о том, что красный узкополосный свет стимулирует антиоксидантную систему растения огурца, в то время как синий свет ее несколько ослабляет.

Анализ экспрессии генов, кодирующих антипатогенный белок PR-2, показал наличие ампликонов гена PR-2 во всех изученных вариантах, в том числе в контрольном (рис. 3, b). Наибольшее их число (154 % от контроля) обнаружено в образцах растений, выросших под красными светодиодами (рис. 3, c). В остальных вариантах уровень экспрессии гена PR-2 близок к контролю. Таким образом, полученные результаты показывают, что красный узкополосный свет индуцирует экспрессию PR-2, а другие варианты освещения не влияют на этот процесс.

Заключение. Показано, что узкополосное освещение растений огурца с применением красных и синих светодиодов (совместно либо по отдельности) вызывает незначительное снижение активности ФС2, связанное со стрессовым влиянием большой доли эффективно поглощаемого фотосинтетическими пигментами света. При этом происходит адаптация фотосинтетического аппарата,

сопровождающаяся изменением белкового состава фотосистем и усилением нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла. В то же время такое освещение в целом не оказывает существенного влияния на морфометрические показатели растения (площадь листа и сухая масса), за исключением интенсификации роста при использовании только синих светодиодов. Под красным узкополосным светом, в отличие от других вариантов освещения, активизируется антиоксидантная и антипатогенная защита. Данные результаты следует учитывать при разработке светодиодных осветителей для сельскохозяйственных растений.

Благодарности

Работа выполнена в рамках темы 1.03 и задания 1.26 Государственной программы научных исследований «Фундаментальные основы биотехнологий» (2010–2013 гг.) и поддержана грантами Президиума НАН Беларуси для аспирантов (2013–2014 гг.).

Acknowledgments

This work was supported by the State Research Program of the Republic of Belarus “Fundamentals of biotechnology”, grants 1.03 and 1.26, and also by two grants of Presidium of NAS of Belarus for postgraduate students.

Список использованных источников

1. Photosynthetic Performance and Pigment Composition of Leaves from two Tropical Species is Determined by Light Quality / J. C. Ramalho [et al.] // *Plant Biol.* – 2002. – N 4. – P. 112–120.
2. 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) / K.-H. Lin [et al.] // *Sci. Hort.* – 2013. – Vol. 150. – P. 86–91.
3. Galvão, V. C. Sensing the light environment in plants: photoreceptors and early signaling steps / V. C. Galvão, C. Fankhauser // *Curr. Opin. in Neurobiol.* – 2015. – Vol. 34. – P. 46–53.
4. Dietzel, L. Photosynthetic acclimation: state transitions and adjustment of photosystem stoichiometry – functional relationships between short-term and long-term light quality acclimation in plants / L. Dietzel, K. Bräutigam, T. Pfannschmidt // *FEBS J.* – 2008. – Vol. 275, N 6. – P. 1080–1088.
5. Light acclimation, retrograde signalling, cell death and immune defences in plants / S. Karpiński [et al.] // *Plant, Cell and Environment.* – 2013. – Vol. 36. – P. 736–744.
6. Baxter, A. ROS as key players in plant stress signaling / A. Baxter, R. Mittler, N. Suzuki // *J. of Experim. Botany.* – 2014. – Vol. 65, N 5. – P. 1229–1240.
7. Evidence for light wavelength-specific photoelectrophysiological signaling and memory of excess light episodes in arabidopsis / M. Szechyńska-Hebda [et al.] // *The Plant Cell.* – 2010. – Vol. 22. – P. 2201–2218.
8. The Effect of Supplementary LED Lighting on the Antioxidant and Nutritional Properties of Lettuce / G. Samuolienė [et al.] // *Acta Hort.* – 2012. – Vol. 952. – P. 835–842.
9. Li, Q. Effects of supplemental light quality on growth and phytochemicals of baby leaf lettuce / Q. Li, C. Kubota // *Environmental and Experim. Botany.* – 2009. – Vol. 67. – P. 59–64.
10. Photosynthesis, photorespiration, and light signalling in defence responses / S. Kangasjärvi [et al.] // *J. of Experim. Botany.* – 2012. – Vol. 63, N 4. – P. 1619–1636.
11. Активность аскорбат-глутатионового цикла в растениях огурца (*Cucumis sativus*) в условиях светодиодного освещения / Е. В. Вязов [и др.] // *Вес. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук.* – 2014. – № 1. – С. 78–83.
12. Вязов, Е. В. Влияние спектрального состава светодиодного излучения на активность антиоксидантных ферментов и накопление защитных белков в растениях огурца (*Cucumis sativus* L.) / Е. В. Вязов, Н. В. Шалыго // *Докл. Нац. акад. наук Беларусі.* – 2015. – Т. 59, № 2. – С. 87–92.
13. Prospects for LED lighting / S. Pimputkar [et al.] // *Nat. Photonics.* – 2009. – Vol. 3. – P. 180–182.
14. Корнеев, Д. Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции / Д. Ю. Корнеев. – Киев: Альтерпрес, 2002. – 188 с.
15. Ragaee, S. Antioxidant activity and nutrient composition of selected cereals for food use / S. Ragaee, E. M. Abdel-Aal, N. Maher // *Food Chemistry.* – 2006. – Vol. 95. – P. 32–38.
16. Технология ДНК-типирования генов устойчивости ячменя к засухе: метод. указания / И. Н. Доманская [и др.]. – Минск: Право и экономика, 2011. – 31 с.
17. Briggs, W. R. Phototropins 1 and 2: versatile plant blue-light receptors / W. R. Briggs, J. M. Christie // *Trends in Plant Sci.* – 2002. – Vol. 7, N 5. – P. 204–210.
18. Вязов, Е. В. Содержание активных форм кислорода, продуктов перекисного окисления липидов и проницаемость клеточных мембран в растениях огурца (*Cucumis sativus*) в условиях узкополосного освещения / Е. В. Вязов, Н. В. Шалыго // *Вес. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук.* – 2013. – № 2. – С. 71–74.
19. Spectral changes of cucumber leaf during adaptation of the photosynthetic apparatus to LED lighting / Y. V. Viazau [et al.] // *J. of Appl. Spectroscopy.* – 2015. – Vol. 81, N 6. – P. 1019–1024.

References

1. Ramalho, J. C., Marques, N. C., Semedo, J. N., Matos, M. C. and Quartin, V. L. (2002) «Photosynthetic Performance and Pigment Composition of Leaves from two Tropical Species is Determined by Light Quality», *Plant Biology*, no. 4, pp. 112–120.
2. Lin, Kuan-Hung, Huang, Meng-Yuan, Huang, Wen-Dar, Hsu, Ming-Huang, Yang, Zhi-Wei and Yang, Chi-Ming (2013) «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)». *Scientia Horticulturae*, vol. 150, pp. 86–91.

3. Galvão, V. C. and Fankhauser, C. (2015) «Sensing the light environment in plants: photoreceptors and early signaling steps», *Current Opinion in Neurobiology*, vol. 34, pp. 46-53.
4. Dietzel, L., Bräutigam, K. and Pfannschmidt, T. (2008) «Photosynthetic acclimation: state transitions and adjustment of photosystem stoichiometry – functional relationships between short-term and long-term light quality acclimation in plants», *Federation of European Biochemical Societies*, vol. 275, no. 6, pp. 1080-1088.
5. Karpiński, S., Szechyńska-Hebda, M., Wituszyńska, W. and Burdiak, P. (2013) «Light acclimation, retrograde signaling, cell death and immune defences in plants», *Plant, Cell and Environment*, vol. 36, pp. 736-744.
6. Baxter, A., Mittler, R. and Suzuki, N. (2014) «ROS as key players in plant stress signaling», *Journal of Experimental Botany*, vol. 65, no. 5, pp. 1229-1240.
7. Szechyńska-Hebda, M., Kruk, J., Górecka, M., Karpińska, B. and Karpiński, S. (2010) «Evidence for light wavelength-specific photoelectrophysiological signaling and memory of excess light episodes in Arabidopsis», *The Plant Cell*, vol. 22, pp. 2201-2218.
8. Samuolienė, G., Brazaitytė, A., Sirtautas, R., Novičkovas, A. and Duchovskis, P. (2012) «The Effect of Supplementary LED Lighting on the Antioxidant and Nutritional Properties of Lettuce», *Acta Horticulturae*, vol. 952, pp. 835-842.
9. Li, Q. and Kubota, C. (2009) «Effects of supplemental light quality on growth and phytochemicals of baby leaf lettuce», *Environmental and Experimental Botany*, vol. 67, pp. 59-64.
10. Kangasjärvi, S., Neukermans, J., Li, S., Aro, E.-M. and Noctor, G. (2012) «Photosynthesis, photorespiration, and light signalling in defence responses», *Journal of Experimental Botany*, vol. 63, no. 4, pp. 1619-1636.
11. Vyazov, E. V., Kozel, N. V., Domanskii, V. P. and Shalygo, N. V. (2014) «Activity of ascorbate-glutathione cycle in cucumber plants (*Cucumis sativus*) under LED lighting», *Vestsi NAN Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk* [Proceedings of the NAS of Belarus, biological series], no. 1, pp. 78-83.
12. Vyazov, E. V. and Shalygo, N. V. (2015) «Effect of spectral composition of led lighting on the activity of antioxidant enzymes and defence protein contents in the cucumber plants (*Cucumis sativus* L.)», *Doklady NAN Belarusi* [Doklady of the NAS of Belarus], vol. 59, no. 2, pp. 87-92.
13. Pimpitkar, S., Speck, J. S., DenBaars, S. P. and Nakamura, S. (2009) «Prospects for LED lighting», *Nature Photonics*, vol. 3, pp. 180-182.
14. Korneev, D. Yu. (2002) *Informatsionnye vozmozhnosti metoda induktsii fluorestsentsii* [Informational capabilities of the fluorescence induction method], Alterpres, Kyiv, UA.
15. Ragaee, S., Abdel-Aal, E. M. and Maher, N. (2006) «Antioxidant activity and nutrient composition of selected cereals for food use», *Food Chemistry*, vol. 95, pp. 32-38.
16. Domanskaya, I. N., Radyuk, M. S., Budakova, E. A., Samovich, T. V., Spivak, E. A. and Shalygo, N. V. (2011) *Tekhnologiya DNK-tipirovaniya genov ustoychivosti yachmenya k zasukhe: metodicheskie ukazaniya* [The technology of DNA typing of genes for drought tolerance of barley: guidelines], Pravo i ekonomika, Minsk, BY.
17. Briggs, W. R. and Christie, J. M. (2002) «Phototropins 1 and 2: versatile plant blue-light receptors», *Trends in Plant Science*, vol. 7, no. 5, pp. 204-210.
18. Vyazov, E. V. and Shalygo, N. V. (2013) «Reactive oxygen species content, lipid peroxidation and cell membranes permeability in cucumber (*Cucumis sativus*) plants under narrow-band lighting», *Vestsi NAN Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk* [Proceedings of the NAS of Belarus, biological series], no. 2, pp. 71-74.
19. Vyazau, Y. V., Kozel, N. V., Domanski, V. P. and Shalygo, N. V. (2015) «Spectral changes of cucumber leaf during adaptation of the photosynthetic apparatus to LED lighting», *Journal of Applied Spectroscopy*, vol. 81, no. 6, pp. 1019-1024.

Информация об авторах

Вязов Евгений Викторович – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: viazau@yahoo.com

Шальго Николай Владимирович – д-р биол. наук, чл.-кор. НАН Беларуси, доцент, зав. лабораторией биофизики и биохимии растительной клетки. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: shalygo@ibp.org.by

Для цитирования

Вязов, Е. В. Активность фотосинтетического аппарата и защитная система растений огурца (*Cucumis sativus* L.) при узкополосном освещении различного спектрального состава / Е. В. Вязов, Н. В. Шальго // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2016. – № 4. – С. 19–26.

Information about the authors

Viazau Yauhen Viktoravich – Junior Scientific Researcher. Institute of biophysics and cell engineering of the National academy of sciences of Belarus (Akademicheskaya str., 27, 220072, Minsk, Belarus). E-mail: viazau@yahoo.com

Shalygo Nikolai Vladimirovich – Sc. D. (Biology), corresponding member of NAS of Belarus, Associate Professor, Head of the Laboratory of biophysics and biochemistry of plant cell. Institute of biophysics and cell engineering of the National academy of sciences of Belarus (Akademicheskaya str., 27, 220072, Minsk, Belarus). E-mail: shalygo@ibp.org.by

For citation

Viazau Y. V., Shalygo N. V. Photosynthetic apparatus and defense system of cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants under LED lighting of different spectral composition. *Proceedings of the National academy of sciences of Belarus, biological series*, 2016, no. 4, pp. 19–26.