

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 581.1.03:535.2
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2021-66-1-42-52>

Поступила в редакцию 22.06.2020
Received 22.06.2020

Т. Н. Куделина¹, А. С. Кривобок², Т. Н. Бибилова³, О. В. Молчан¹

¹*Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси,
Минск, Республика Беларусь*

²*Институт медико-биологических проблем РАН, Москва, Российская Федерация*

³*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация*

ОСОБЕННОСТИ ФОТОМОРФОГЕНЕЗА *ARABIDOPSIS THALIANA* В УСЛОВИЯХ LED-ОСВЕЩЕНИЯ РАЗЛИЧНОГО СПЕКТРАЛЬНОГО СОСТАВА

Аннотация. В работе применена ранее разработанная в Институте медико-биологических проблем РАН методика выращивания растений *Arabidopsis thaliana* Heynh на поверхности гидратцеллюлозной пленки в стерильных условиях на гелевых средах. При этом растения полностью доступны для наблюдения, включая корневую систему, а их листья и корни равномерно освещены. С применением данной методики изучены особенности влияния света с различным соотношением физиологически значимых спектральных диапазонов на морфогенез *A. thaliana*. В спектральном составе LED-облучателей, содержащем все длины волн фотосинтетически активной радиации (ФАР), варьировали соотношение красного света к синему (К/С) от 1 до 5, красного к сине-зеленому (К/(С + З)) от 0,7 до 4,1 и красного к дальнему красному (К/ДК) от 2,6 до 5,6. Люминесцентное освещение с соотношениями К/С, К/(С + З) и К/ДК, равными 2, 1 и 11,9 соответственно, использовали в качестве контрольного. Полученные результаты свидетельствуют о том, что рост надземной части и корневой системы, синтез хлорофилла, накопление сухого вещества *A. thaliana* можно стимулировать, повышая уровень красного и снижая уровень дальнего красного света, а при наличии всех других диапазонов ФАР – достигать определенного их соотношения в спектре LED-освещения. Так, вариант LED-освещения с соотношениями К/С, К/(С + З) и К/ДК, равными 4, 2, и 5,6 соответственно, был наиболее эффективен для накопления сырой и сухой массы надземной части, образования хлорофилла, а также для формирования разветвленной корневой системы. Кроме того, при LED-освещении всех вариантов у растений в среднем на 5–6 дней раньше образовывались соцветия, а их количество было больше, чем при люминесцентном освещении.

Ключевые слова: *A. thaliana*, LED-освещение, спектральный состав, фотосинтетические пигменты, фотоморфозы, вегетативная масса, корневая система, цветение

Для цитирования: Особенности фотоморфогенеза *Arabidopsis thaliana* в условиях LED-освещения различного спектрального состава / Т. Н. Куделина [и др.] // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2021. – Т. 66, № 1. – С. 42–52. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2021-66-1-42-52>

Tatiana N. Kudelina¹, Anna S. Krivobok², Tatiana N. Bibikova³, Olga V. Molchan¹

¹*V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Republic of Belarus*

²*Institute of Biomedical Problems of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

³*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation*

FEATURES OF *ARABIDOPSIS THALIANA* PHOTOMORPHOGENESIS WHEN USING LED-LIGHTING WITH DIFFERENT SPECTRAL COMPOSITION

Abstract. In this work we applied the technique of growing *A. thaliana* Heynh plants on the surface of a hydrated cellulose film under sterile conditions on the gel environment, which was previously developed at the Institute of Biomedical Problems of the Russian Academy of Sciences. Using this technique the plant, including the root system, is fully accessible for observation and its leaves and roots are evenly illuminated. Using this technique, the features of the influence of light with a different ratio of physiologically significant spectral ranges on the morphogenesis of *A. thaliana* were studied. In the LED-irradiators' spectral composition which contained all photosynthetically active radiation (PAR) wavelengths we varied the ratio of red/blue (R/B) light from 1 to 5, red/(blue-green) (R/(B + G)) from 0.7 to 4.1 and red/far red (R/FR) from 2.6 to 5.6. Luminescent lighting with R/B, R/(B + G) and R/FR ratios of 2, 1 and 11.9, respectively, was used as a control. The obtained results indicate that the growth of the aerial part and the root system, the synthesis of chlorophyll, the accumulation of dry matter of *A. thaliana* can be stimulated by increasing the level of red and by decreasing the level of far red light (in the presence of all other parts of PAR), reaching their certain ratio in the spectrum of LED lighting. The most effective spectral composition for the accumulation of dry and wet mass of the aerial part, the synthesizing of chlorophyll as well as for the formation of a branched root system was LED-lighting with R/B, R/(B + G) and R/FR ratios of 4, 2 and 5.6 respectively.

In addition, under LED illumination of all variants, plants formed peduncles on average 5–6 days earlier and their number was greater than under luminescent one.

Keywords: *A. thaliana*, LED lighting, spectral composition, photosynthetic pigments, photomorphoses, vegetative mass, root system, flowering

For citation: Kudelina T. N., Krivobok A. S., Bibikova T. N., Molchan O. V. Features of *Arabidopsis thaliana* photomorphogenesis when using LED-lighting with different spectral composition. *Vesti Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2021, vol. 66, no. 1, pp. 42–52 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2021-66-1-42-52>

Введение. На рост и развитие растений влияют многочисленные факторы окружающей среды. Температура, свет, обеспеченность водой и гравитация относятся к числу стимулов, которые служат сигналами для активации эндогенных программ растительного организма [1]. Особенно важную роль играет свет, и не только как источник энергии для фотосинтеза, но и как стимул для многих других процессов на всем протяжении жизненного цикла растения. Чувствительность растений к свету во многом обеспечивается с помощью фотоморфогенетических реакций с участием трех основных фоторецепторных систем: фитохромной, криптохромной и системы фототропинов [2–4]. При этом у *Arabidopsis thaliana* в настоящее время насчитывают по меньшей мере 14 фоторецепторов: это 5 фитохромов (PhyA-E), 3 криптохрома (CRY1-3), 2 фототропина (PHOT1, PHOT2), UVR8 и 3 белка семейства LOV/F-box/Kelch-repeat (ZTL, FKF1, LKP2) [5]. Восприятие светового сигнала фоторецептором сопряжено с изменением ионных потоков через клеточные мембраны, биохимическими процессами и экспрессией генов, продукты которых важны для прорастания семян, деэтиляции проростков, фотоморфогенеза, фототропизма, циркадных ритмов и цветения [6–8]. Активность фоторецепторов зависит и от интенсивности, и от спектра света, что указывает на возможность управления рецепторами и запускаемыми ими реакциями через изменение качественного и количественного состава освещения [9, 10].

Красный свет важен для развития фотосинтетического аппарата (ФСА) и ассимиляции крахмала, именно в этой области находятся пики поглощения хлорофиллов *a* и *b* [11]. Синий свет оказывает влияние на синтез хлорофилла, развитие хлоропластов, функционирование устьичного аппарата [12]. Свет в диапазоне 600–700 и 400–500 нм наиболее эффективно поглощается хлорофиллами, поэтому при создании искусственного светодиодного освещения для растений до сих пор преимущественно использовали красные и синие источники света и ключевым считали соотношение К/С [13]. Однако в фотоморфогенезе растений важен свет не только красной и синей, но и других полос спектра, в том числе в зеленой и дальней красной областях.

Изучение особенностей физиолого-биохимических процессов растений, культивируемых с использованием светодиодного (Light Emission Diodes – LED) освещения, является в настоящее время одним из перспективных направлений фундаментальных и прикладных исследований. К основным преимуществам использования светодиодов относят их энергоэффективность и узкий спектр излучения, который позволяет создавать облучатели с оптимальными спектральными параметрами для конкретного вида и физиологического состояния культивируемых растений [14]. Поскольку светом контролируются практически все процессы в растительном организме, использование светоизлучающих диодов перспективно для точного управления физиологическими реакциями растений. Применение LED-освещения позволяет контролировать рост растений, их развитие, накопление биомассы, процессы первичного и вторичного метаболизма. Спектр освещения определяет не только состав продуктов, синтезируемых при фотосинтезе, но и морфологические характеристики органов, например структуру и параметры листовой пластинки, на что указывают многочисленные экспериментальные данные [15–18].

Особое значение имеет адаптация корневой системы к условиям окружающей среды, которая способствует выживанию растений и реализуется путем образования боковых корней. В процессах инициации и роста последних ключевую роль играют фитогормоны ауксин и цитокинин [19]. Однако механизмы и сигналы, которые определяют направление действия ауксина и цитокинина, все еще недостаточно изучены, и имеются данные, что среди этих сигналов значительную роль может играть световой [20]. Известно, что у арабидопсиса сигнал красного света в корнях опосредуют фитохром А и фитохром В [21]. Установлено, что фитохром регулирует

образование боковых корней путем воздействия на распределение ауксина [19, 22]. Эти данные указывают на важную роль светового сигнала в формировании гормонального статуса боковых корней. В то же время до сих пор не ясно, как именно влияет соотношение физиологически значимых спектральных диапазонов на инициацию и дальнейший рост боковых корней. Одной из причин является ограниченная доступность корневой системы для исследований при постановке классических вегетационных экспериментов. Использование возможностей как современных источников светодиодного освещения, так и новых методик культивирования растений в гидропонных системах и на гелевых средах [23] позволяет глубже исследовать действия отдельных спектральных составляющих облучения на рост побегов и корневой системы растений.

Цель данной работы – установить особенности влияния физиологически значимых спектральных диапазонов и их соотношений на процессы морфогенеза растений арабидопсиса с применением новой методики выращивания растений на поверхности гидратцеллюлозной пленки при освещении LED-облучателями.

Объекты и методы исследования. Объектом исследований являлись растения арабидопсиса *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. дикого типа (экотип Columbia 0). Растения выращивали на стерильной питательной среде Мурасиге–Скуга на основе фитогеля в квадратных (120×120 мм) чашках Петри. Поверх питательной среды размещали лист стерильной гидратцеллюлозной пленки (ГЦП), на поверхность которой наносили отдельные капли фитогеля для формирования посадочных гнезд для крепления семени и растения на поверхности ГЦП. Расположение корневой системы на плоскости прозрачной гидрофильной мембраны позволяет упростить процессы наблюдения и анализа. Перед посадкой семена стерилизовали в течение 1–2 мин в растворе 75 %-ного этанола с добавлением 0,1 % препарата Тритон X-100 и троекратно промывали стерильной водой. Семена размещали на поверхности пленки из расчета два растения на одну чашку Петри. После посадки семян чашки герметично закрывали лентой Parafilm, оставляли на стратификацию (4 сут, 4 °С), а затем переносили в климатическую камеру (24 °С, 24-часовой фотопериод при освещении сверху люминисцентными лампами или LED-облучателями с плотностью потока фотонов (ППФ) 100 мкмоль·м⁻²·с⁻¹). Длительность вегетации составляла 25 сут.

Для освещения растений были использованы LED-облучатели производства Республиканского научно-производственного унитарного предприятия ЦСОТ НАН Беларуси, разработанные по техническому заданию Института экспериментальной ботаники НАН Беларуси [24]. Излучение включало видимый свет всех длин волн (400–800 нм) с варьируемым соотношением квантов синего (С), красного (К), зеленого (З) и дальнего красного (ДК) спектральных диапазонов (см. таблицу). Спектральные характеристики светильников анализировали с использованием спектрорадиометра «МС-12» (Беларусь).

Характеристика вариантов освещения

Characteristics of lighting options

Характеристика облучателей		LL	LED 1	LED 2	LED 3	LED 4
Плотность потока фотонов, %	400–499 нм	24,1	34,8	23,8	15,1	12,5
	500–599 нм	16,3	16,0	16,3	14,3	3,3
	600–699 нм	49,9	35,8	46,8	59,6	64,1
	700–800 нм	4,2	13,4	12,9	10,9	20,2
Соотношение частей спектра	К/С	2	1	2	4	5
	К/(С + З)	1,2	0,7	1,2	2,0	4,1
	К/ДК	11,9	2,6	3,6	5,6	3,2

Определяли сырую и сухую массу розетки листьев, корневой системы, количество цветоносов и время их образования. Концентрацию фотосинтетических пигментов (хлорофиллов *a*, *b*) и каротиноидов оценивали согласно D. Wettstein [25]. Объем экспериментальной выборки для исследований в каждом варианте эксперимента составил 10 растений. Эксперимент проводили в трехкратной повторности. Данные на гистограммах представлены в виде средних арифметических значений со стандартными ошибками [26].

Результаты и их обсуждение. Важным показателем, характеризующим работу фотосинтетического аппарата растения, является количество фотосинтетических пигментов, так как это во многом определяет продуктивность фотосинтеза. Как отмечалось выше, свет разных спектральных диапазонов влияет на синтез хлорофилла и функционирование всего ФСА. Поэтому, варьируя спектральный состав освещения и стимулируя образование фотосинтетических пигментов, можно повысить интенсивность фотосинтеза, ускорить накопление сухого вещества и переход растений в стадию цветения. В данной работе было определено содержание хлорофилла и каротиноидов в листьях арабидопсиса на 25-е сутки вегетации. У растений, выращиваемых при варианте LED 3 (достаточно высокие значения К/С, К/(С + 3) и К/ДК) общее количество хлорофилла было достоверно выше, чем при прочих вариантах. Важно отметить, что спектр LED 3-облучателя по уровню ППФ красной части спектра (60 %) был близок к варианту LED 4 (64 %), но при этом количество света в дальней красной области было в 2 раза меньше (10 %), а в зеленой – в 4 раза больше. Интересно, что растения под облучателями LED 1, LED 2 и LED 4 практически не отличались между собой и содержали хлорофилла больше, чем при LL (рис. 1).

На данном этапе можно было заключить, что используемые варианты освещения по разному влияли на формирование фотосинтетических пигментов в листьях. Самое большое количество хлорофилла было характерно для растений при их освещении LED 3-облучателем с К/С, К/(С + 3), К/ДК – 4, 2 и 5,6 соответственно.

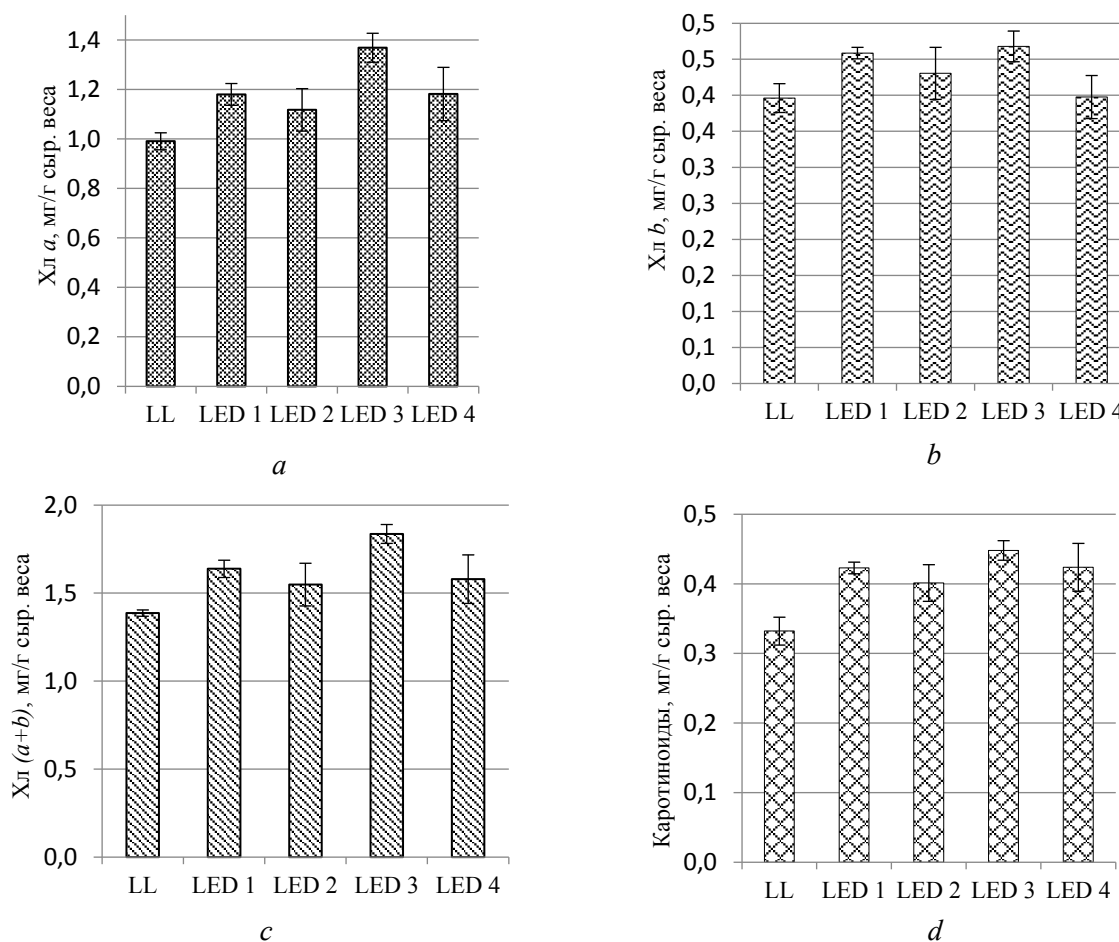


Рис. 1. Содержание фотосинтетических пигментов (*a* – хлорофилл *a*; *b* – хлорофилл *b*; *c* – сумма хлорофиллов; *d* – каротиноиды) в листьях растений *Arabidopsis thaliana* при освещении различного спектрального состава

Fig. 1. The content of photosynthetic pigments (*a* – chlorophyll *a*; *b* – chlorophyll *b*; *c* – total chlorophyll; *d* – carotenoid) in the leaves of *Arabidopsis thaliana* plants using the illumination with different spectral composition

От качества и количества света зависят также и внешняя форма растения, его биометрические показатели. Фотоморфоз как реакция на свет определенного спектрального состава является интегральным ответом растительного организма, формирующимся в результате фоторецепции определенных длин волн и запуска соответствующих процессов сигнальной трансдукции. Как отмечалось выше, при разном спектральном составе освещения для растений были характерны определенные фотоморфозы.

Были оценены количество вегетативной массы и массы корневой системы, накопленной растениями, и время их перехода к стадии цветения. Наиболее сильно отличия были выражены по размерам розетки листьев и корневой системы. Так, самым большим накоплением сырой и сухой массы листьев характеризовались растения варианта LED 3. Например, сухая масса розетки у растений данного варианта была в 1,2–2 раза больше (рис. 2, *a, b*). Такую же закономерность наблюдали и при образовании корневой системы. При этом эффект был даже более значительным, чем для розетки листьев. Так, масса корней у LED 3-растений была в 1,5–4 раза больше, чем у других вариантов (рис. 2, *c, d*). Следует также отметить, что у LED 3-растений масса корневой системы была выше за счет увеличения количества боковых корней разных порядков (данные не приведены), в то время как у других вариантов происходило скорее удлинение боковых

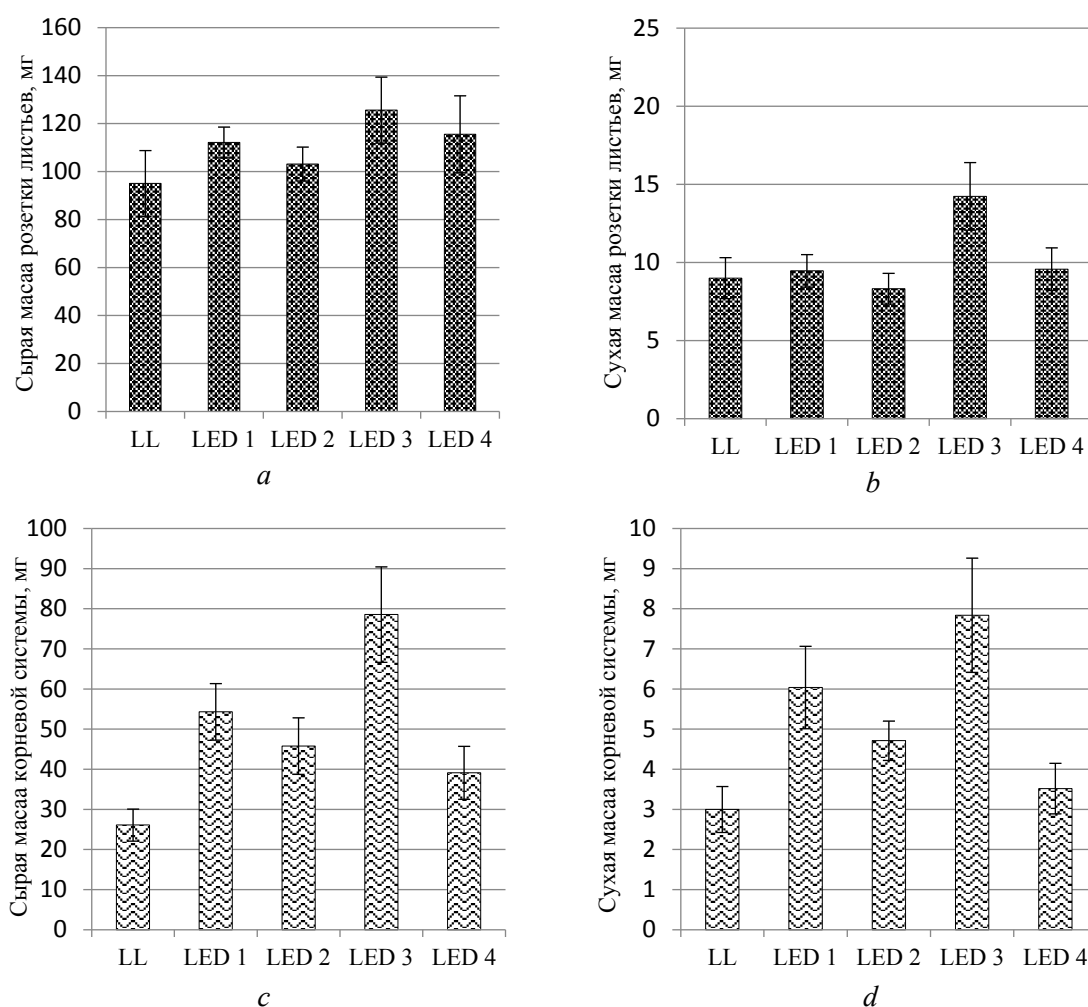


Рис. 2. Накопление сырой и сухой фитомассы *Arabidopsis thaliana* при освещении различного спектрального состава (*a* – сырая масса розетки листьев, *b* – сухая масса розетки листьев, *c* – сырая масса корневой системы, *d* – сухая масса корневой системы)

Fig. 2. The accumulation of wet and dry phytomass of *Arabidopsis thaliana* using the illumination with different spectral composition (*a* – wet mass of the leaves' rosette, *b* – dry mass of the leaves' rosette, *c* – wet mass of the root system, *d* – dry mass of the root system)

корней, чем образование новых. Боковые корни расширяют масштабы корневой системы, чтобы увеличить площадь поверхности для поглощения воды и питательных веществ, а также улучшить способность к креплению. Известно, что у арабидопсиса за ветвление корней отвечают в основном РНУ А, Е и D, а разветвленность корневой системы зависит от соотношения К/ДК. Семейство фоторецепторов фитохрома является мощным регулятором развития растений, влияя на широкий спектр реакций в течение всего жизненного цикла растения. Фитохромы могут быть в неактивной или активной форме. Равновесие между двумя формами динамически изменяется в зависимости от состава светового спектра в диапазоне 300–800 нм и сильно коррелирует с соотношением К/ДК [27]. Влияние фитохромной системы на рост растений от прорастания семени до цветения многогранно. Так, локализованный в побегах фитохром способен действовать на больших расстояниях, влияя на распределение ауксина и регулируя таким образом и развитие корней [28]. Большое количество ДК замедляет образование боковых корней, тогда как смещение соотношения в сторону красного света (увеличение К/ДК) благоприятствует процессу их образования [29, 30]. В нашем эксперименте минимальное количество лучей ДК-области у одного из вариантов (LL) составляло 4 %, максимальное – 20 % (LED 4). При этом, хотя масса корней у LED 4-растений была достаточно низкой, минимальный уровень ППФ в ДК-области и максимальное соотношение К/ДК у варианта LL также оказалось не эффективно для образования разветвленной корневой системы. Самый высокий уровень ППФ в красной области спектра (64 %) имел также вариант LED 4, но при этом для образования боковых корней разных порядков наиболее эффективным оказалось освещение с К, равным 60 %, и вдвое меньшим ДК – 11 % (LED 3). Таким образом, для формирования развитой корневой системы растениям кроме высокого соотношения К/ДК требовался также достаточный уровень К/С (К/С + 3). Возможно, это связано с зависимостью регуляторных и биосинтетических процессов от рецепции света других спектральных диапазонов. В клетках листьев и корней арабидопсиса, как уже было отмечено, функционирует сложная система фоторецепторов, поглощающих свет всего диапазона ФАР и обеспечивающих в результате всю совокупность морфоанатомических модификаций растений. Большинство рецепторов поглощают свет именно в синей и зеленой областях спектра [5].

Следует отметить, что при всех вариантах LED-освещения у растений в среднем на 5–6 дней раньше образовывались соцветия, при этом их количество при разном спектральном составе освещения также отличалось. На 25-е сутки при люминесцентном освещении (LL) у растений в среднем было, как правило, один-два цветоноса. При всех вариантах LED-освещения количество цветоносов было в 3–5 раз больше, чем при люминесцентном освещении (рис. 3, *a*). Соответственно, сырая и сухая масса генеративных побегов за счет их большего количества также была выше при LED-освещении (рис. 3, *c, d*). В то же время показатели массы одного соцветия достоверно не различались при разных вариантах освещения (рис. 3, *b*).

Инициация перехода от вегетативного к генеративному этапу развития – сложный многофазный процесс, который включает индукцию цветения, или перцепцию флорального стимула; транспорт флорального стимула; эвокацию цветения (процесс, в ходе которого в апикальной меристеме побега происходят необратимые изменения, направляющие дифференцировку ее клеток по генеративному пути развития). В процессе эвокации возрастает частота деления клеток в меристеме, увеличивается ее объем и изменяется форма [31]. В данной работе не исследовалось строение меристемы стебля, однако можно заключить, что усиленный синтез органического вещества способствует активному образованию клеточных структур и органов растения, в том числе закладке цветоносов, т. е. ускорению развития растения и более быстрому завершению жизненного цикла. У многих длиннодневных растений, включая *Arabidopsis thaliana*, *Campanula carpatica* и *Gypsophila paniculata*, наблюдается ускоренное цветение в ответ на низкое соотношение К/ДК [32]. У арабидопсиса РНУВ и РНУА являются основными фоторецепторами, которые контролируют цветение в ответ на К и ДК и их соотношение [33]. Красный и дальний красный свет воспринимается фоторецепторами листьев, затем в результате трансдукции сигналов на уровне факторов транскрипции происходит запуск процессов дифференцировки, приводящих к формированию цветка [34]. Полученные нами результаты указывают на важную роль соотношения К/ДК в полноспектральном LED-освещении для наступления цветения. Так, согласно

нашим данным, оптимальным его соотношением является 3–6. В то же время при варианте LED 2 количество соцветий у растений было несколько меньше, чем при других LED-вариантах. Это связано, возможно, с тем, что при данных спектральных характеристиках освещения требуется больше времени, чтобы началось деление меристемы, приводящее к образованию цветка.

При анализе спектральных характеристик используемых облучателей видно, что наиболее близкими по спектральным характеристикам оказались спектр люминесцентного LL и светодиодного облучателя варианта LED 2, за исключением ДК области (у варианта LED 2 количество лучей этой области было в 3 раза больше). Так, по некоторым показателям растения этих двух вариантов очень похожи: масса розетки листьев у них достоверно не отличалась (см. рис. 2). Существенным отличием между этими двумя вариантами является количество цветоносов и время наступления цветения. У растений при LED 2 их количество было в 3 раза больше и было сравнимо с растениями других LED-вариантов, что может быть обусловлено более низким соотношением К/ДК, чем при LL-освещении. Максимальное количество цветоносов формировалось при LED 3-освещении. На первом этапе было установлено, что при данном освещении растения характеризовались самым высоким содержанием хлорофилла в листьях. Среди использованных вариантов оно оказалось наиболее эффективным и для образования сухого вещества надземной

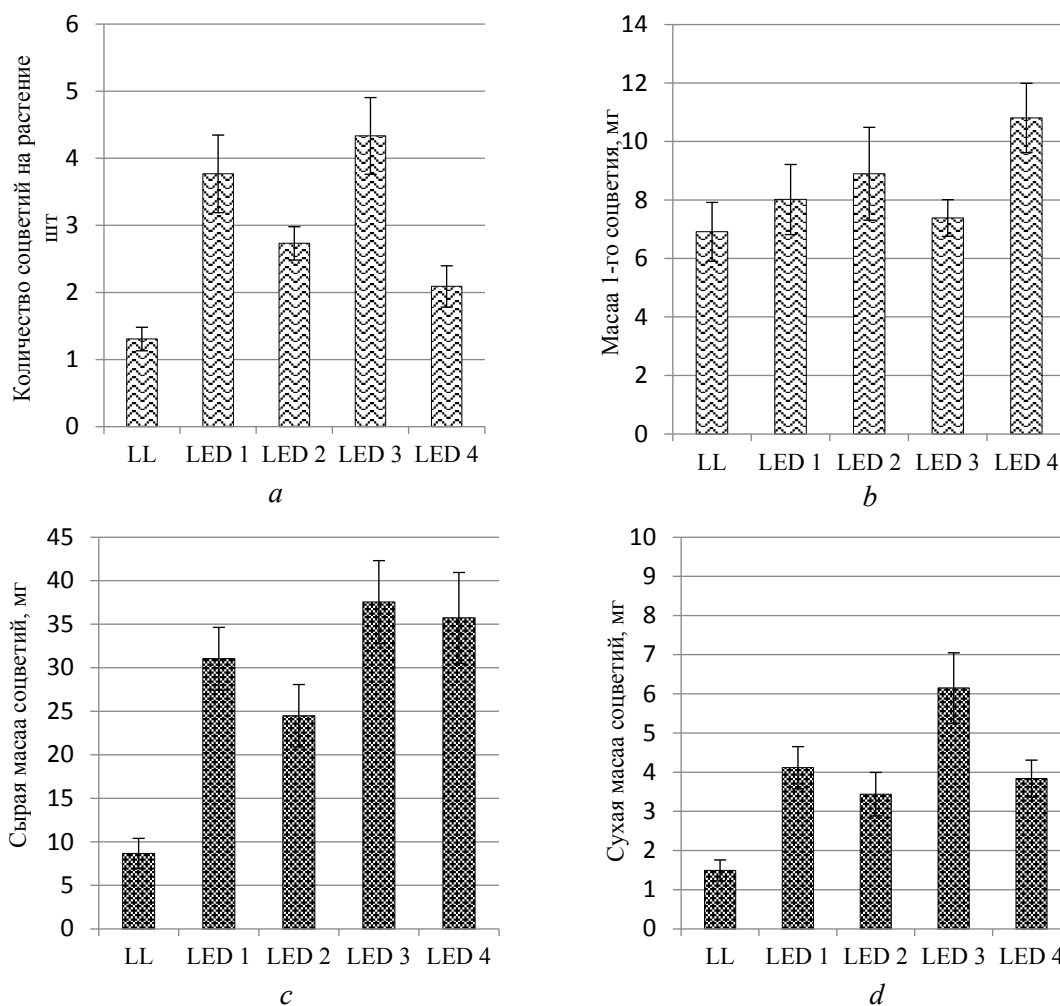


Рис. 3. Масса и количество соцветий у *Arabidopsis thaliana* при освещении различного спектрального состава (a – количество соцветий на одно растение, b – масса одного соцветия, c – сырая масса всех соцветий, d – сухая масса всех соцветий)

Fig. 3. The mass and number of inflorescences of *Arabidopsis thaliana* using the illumination with different spectral composition (a – number of inflorescences per plant, b – mass of one inflorescence, c – wet mass of all inflorescences, d – dry mass of all inflorescences)

части арабидопсиса, особенно для его корневой системы, что может свидетельствовать о более эффективной работе ФСА в листьях при данных спектральных характеристиках облучателя. Как было показано выше, вариант LED 4 имел самый высокий уровень ППФ в красной и дальней красной областях спектра, но данное освещение оказалось не самым эффективным для стимуляции роста листьев и корней. В то же время следует отметить, что у LED 4-освещения практически отсутствует зеленая область спектра (3 %), в то время как у других вариантов ППФ в этой области составляло 14–16 %.

Заключение. Спектральный состав света выступает важным фактором, определяющим морфогенез и конечную форму растения. Методика выращивания *Arabidopsis thaliana* на поверхности гидратцеллюлозной пленки является удобным способом изучения действия света разного спектрального состава на морфогенез всего растения. Расположение корневой системы на плоскости прозрачной гидрофильной мембраны позволяет упростить наблюдение и анализ. В результате проведенных исследований установлено ускорение образования соцветий и цветения при всех вариантах LED-освещения. Это может быть обусловлено тем, что все варианты LED-освещения характеризовались более низким соотношением К/ДК, чем люминесцентное освещение. Наиболее эффективным для стимуляции цветения оказалось LED-освещение с соотношениями К/С, К/(С + З), К/ДК, равными 4, 2, 6 соответственно, что указывает на важное значение данных соотношений в спектре физиологически активной радиации для вступления растений в генеративную фазу. Кроме того, при данном спектральном составе освещения формировалась наиболее разветвленная корневая система, отмечалось максимальное содержание фотосинтетических пигментов и накопление сухого вещества надземной части. Вероятно, свет данного спектрального состава обеспечивает также эффективную работу фотосинтетического аппарата, а в итоге – формирование корневой системы и накопление вегетативной массы розетки листьев, активизируя процессы дифференцировки клеток меристемы по пути закладки цветков.

Полученные данные подтверждают необходимость создания полноспектральных облучателей при искусственном освещении растений. В перспективе эти знания могут служить основой для разработки методик направленного формирования надземной части и корневой системы, стимуляции цветения, синтеза метаболитов, адаптированных под конкретные задачи сельского хозяйства.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований Б19РМ-065 и Российского фонда фундаментальных исследований Бел_мол_а 19-54-04015.

Acknowledgements. This work was supported by the Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research B19RM-065 and the Russian Foundation for Fundamental Research Bel_mol_a 19-54-04015.

Список использованных источников

1. Циклический гуанозинмонофосфат и сигнальные системы клеток растений / Л. В. Дубовская [и др.]. – Минск : Беларус. навука, 2014. – 273 с.
2. Furuya, M. Phytochromes: their molecular species, gene family and functions / M. Furuya // Ann. Rev. Plant Phys. Plant Mol. Biol. – 1993. – Vol. 44, N 1. – P. 617–645. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.44.060193.003153>
3. Lin, C. Cryptochrome structure and signal transduction / C. Lin, D. Shalitin // Ann. Rev. Plant Biol. – 2003. – Vol. 54, N 1. – P. 469–496. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.54.110901.160901>
4. The phototropin family of photoreceptors / W. R. Briggs [et al.] // Plant Cell. – 2001. – Vol. 13, N 5. – P. 993–997. <https://doi.org/10.1105/tpc.13.5.993>
5. Phytochrome Signaling Mechanisms / J. Li [et al.] // Arabidopsis Book. – 2011. – Vol. 2011, N 9. – P. e0148. <https://doi.org/10.1199/tab.0148>
6. Gyula, P. Light perception and signalling in higher plants / P. Gyula, E. Schäfer, F. Nagy // Curr. Opin. Plant Biol. – 2003. – Vol. 6, N 5. – P. 446–452. [https://doi.org/10.1016/s1369-5266\(03\)00082-7](https://doi.org/10.1016/s1369-5266(03)00082-7)
7. Jiao, Y. Light-regulation transcriptional networks in higher plants / Y. Jiao, O. S. Lau, X. W. Deng // Nat. Rev. Genet. – 2007. – Vol. 8, N 3. – P. 217–230. <https://doi.org/10.1038/nrg2049>
8. Galvão, V. C. Sensing the light environment in plants: photoreceptors and early signaling steps / V. C Galvão, C. Fankhauser // Curr. Opin. Neurobiol. – 2015. – Vol. 34. – P. 46–53. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2015.01.013>
9. Folta, K. Light as a growth regulator: controlling plant biology with narrow-bandwidth solid-state lighting systems / K. Folta, K. S. Childers // Horticult. Sci. – 2008. – Vol. 43, N 7. – P. 1957–1964. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.43.7.1957>

10. Gelderen, K. Light signaling, root developmet and plasticity / K. Gelderen, C. Kang, R. Pierik // *Plant Physiol.* – 2018. – Vol. 176, N 2. – P. 1049–1060. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01079>
11. Sæbø, A. Light quality affects photosynthesis and leaf anatomy of brich plantlets *in vitro* / A. Sæbø, T. Krekling, M. Appelgren // *Plant Cell, Tiss. Organ Cult.* – 1995. – Vol. 41, N 2. – P. 177–185. <https://doi.org/10.1007/bf000051588>
12. Senger, H. The effect of blue light on plants and microorganisms / H. Senger // *Phytochem. Photobiol.* – 1982. – Vol. 35, N 6. – P. 911–920. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.1982.tb02668.x>
13. McCree, K. J. The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants / K. J. McCree // *Agricult. Meteorol.* – 1972. – Vol. 9. – P. 191–216. [https://doi.org/10.1016/0002-1571\(71\)90022-7](https://doi.org/10.1016/0002-1571(71)90022-7)
14. The research on LED supplementary lighting system for plants / Y. Xu [et al.] // *Optik.* – 2016. – Vol. 127, N 18. – P. 7193–7201. <https://doi.org/10.1016/j.ijleo.2016.05.056>
15. Fraszczak, B. Effect of short-term exposure to red and blue light on dill plants growth / B. Fraszczak // *Hortcult. Sci. (Prague).* – 2013. – Vol. 40, N 4. – P. 177–185. <https://doi.org/10.17221/149/2013-HORTSCI>
16. Gupta, S. D. Fundamentals and applications of light-emitting diodes (LEDs) in *in vitro* plant growth and morphogenesis : review / S. D. Gupta, B. Jatothu // *Plant Biotechnol. Rep.* – 2013. – Vol. 7, N 3. – P. 211–220. <https://doi.org/10.1007/s11816-013-0277-0>
17. Morrow, R. C. LED lighting in horticulture / R. C. Morrow // *HortScience.* – 2008. – Vol. 43, N 7. – P. 1947–1950. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.43.7.1947>
18. Poudel, P. R. Effect of red- and blue-light-emitting diodes on growth and morphogenesis of grapes / P. R. Poudel, I. Kataoka, R. Mochioka // *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* – 2008. – Vol. 92, N 2. – P. 147–153. <https://doi.org/10.1007/s11240-007-9317-1>
19. Dastidar, M. G. Root branching: mechanisms, robustness and plasticity / M. G. Dastidar, V. Jouannet, A. Maizel // *Wiley Interdiscipl. Reviews: Dev. Biol.* – 2012. – Vol. 1, N 3. – P. 329–343. <https://doi.org/10.1002/wdev.17>
20. Ivanov, V. B. Cytokinins regulate root growth through its action on meristematic cell proliferation but not on the transition to differentiation / V. B. Ivanov, A. N. Filin // *Funct. Plant Biol.* – 2017. – Vol. 45, N 2. – P. 215–221. <https://doi.org/10.1071/FP16340>
21. Halliday phytochrome coordinates *Arabidopsis* shoot and root development / F. J. Salisbury [et al.] // *Plant J.* – 2007. – Vol. 50, N 3. – P. 429–438. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03059.x>
22. Kutschera, U. Root phototropism: from dogma to the mechanism of blue light perception / U. Kutschera, W. R. Briggs // *Planta.* – 2012. – Vol. 235, N 3. – P. 443–452. <https://doi.org/10.1007/s00425-012-1597-y>
23. Применение гидратцеллюлозной пленки для исследования роста и развития корневой системы модельного растения *Arabidopsis thaliana* L. / А. С. Кривобок [и др.] // *Биотехнология.* – 2020. – Т. 36, № 1. – С. 36–43. <https://doi.org/10.21519/0234-2758-2020-36-1-36-43>
24. Особенности формирования фотосинтетического аппарата микроклонов *Populus tremula* L. и *Betula pendula* Roth. при LED-освещении различного спектрального состава в процессе адаптации *ex vitro* / Т. Н. Куделина [и др.] // *Вес. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук.* – 2019. – Т. 64, № 4. – С. 456–466.
25. Wettstein, D. Formula of chlorophyll determination / D. Wettstein // *Exp. Cell Res.* – 1957. – Vol. 12, N 3. – P. 427–489.
26. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск : Выш. шк., 1973. – 320 с.
27. Photosynthetic efficiency and phytochrome photoequilibria determination using spectral data / J. Sager [et al.] // *Transactions ASAE.* – 1988. – Vol. 31, N 6. – P. 1882–1889. <https://doi.org/10.13031/2013.30952>
28. Root phototropism: how light and gravity interact in shaping plant form / J. Z. Kiss [et al.] // *Gravit. Space Biol. Bull.* – 2003. – Vol. 16, N 2. – P. 55–60.
29. Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture / S. Demotes-Mainard [et al.] // *Environ. Exp. Botany.* – 2016. – Vol. 121. – P. 4–21. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.05.010>
30. Phytochrome coordinates *Arabidopsis* shoot and root development / F. J. Salisbury [et al.] // *Plant J.* – 2007. – Vol. 50, N 3. – P. 429–438. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03059.x>
31. Чайлахян, М. Х. Регуляция цветения высших растений / М. Х. Чайлахян. – Минск : Наука, 1988. – 558 с.
32. Kim, S. Y. Regulation of constans and flowering locus T expression in response to changing light quality / S. Y. Kim, X. Yu, S. D. Michaels // *Plant Physiol.* – 2008. – Vol. 148, N 1. – P. 269–279. <https://doi.org/10.1104/pp.108.122606>
33. Regulation of photoperiodic flowering by *Arabidopsis* photoreceptors / T. Mockler [et al.] // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2003. – Vol. 100, N 4. – P. 2140–2145. <https://doi.org/10.1073/pnas.0437826100>
34. Suárez-López, P. CONSTANS mediates between the circadian clock and the control of flowering in *Arabidopsis* / P. Suárez-López // *Nature.* – 2001. – Vol. 410, N 6832. – P. 1116–1120. <https://doi.org/10.1038/35074138>

References

1. Dubovskaya L. V., Kolesneva E. V., Bakakina Yu. S., Volotovskii I. D. *Cyclic guanosine monophosphate and plant cell signaling systems.* Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2014. 273 p. (in Russian).
2. Furuya M. Phytochromes: their molecular species, gene family and functions. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1993, vol. 44, no. 1, pp. 617–645. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.44.060193.003153>
3. Lin C., Shalitin D. Cryptochrome structure and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 2003, vol. 54, no. 1, pp. 469–496. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.54.110901.160901>
4. Briggs W. R., Beck C. F., Cashmore A. R., Christie J. M., Hughes J., Jarillo J. A. [et al.]. The phototropin family of photoreceptors. *Plant Cell*, 2001, vol. 13, no. 5, pp. 993–997. <https://doi.org/10.1105/tpc.13.5.993>

5. Li J., Li G., Wang H., Deng X. W. Phytochrome Signaling Mechanisms. *Arabidopsis Book*, 2011, vol. 2011, no. 9, p. e0148. <https://doi.org/10.1199/tab.0148>
6. Gyula P., Schäfer E., Nagy F. Light perception and signalling in higher plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, vol. 6, no. 5, pp. 446–452. [https://doi.org/10.1016/s1369-5266\(03\)00082-7](https://doi.org/10.1016/s1369-5266(03)00082-7)
7. Jiao Y., Lau O. S., Deng X. W. Light-regulation transcriptional networks in higher plants. *Nature Reviews Genetics*, 2007, vol. 8, no. 3, pp. 217–230. <https://doi.org/10.1038/nrg2049>
8. Galvão V. C., Fankhauser C. Sensing the light environment in plants: photoreceptors and early signaling steps. *Current Opinion in Neurobiology*, 2015, vol. 34, pp. 46–53. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2015.01.013>
9. Folta K., Childers K. S. Light as a growth regulator: controlling plant biology with narrow-bandwidth solid-state lighting systems. *Horticultural Science*, 2008, vol. 43, no. 7, pp. 1957–1964. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.43.7.1957>
10. Gelderen K., Kang C., Pierik R. Light signaling, root development and plasticity. *Plant Physiology*, 2018, vol. 176, no. 2, pp. 1049–1060. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01079>
11. Sæbø A., Krekling T., Appelgren M. Light quality affects photosynthesis and leaf anatomy of brich plantlets *in vitro*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 1995, vol. 41, no. 2, pp. 177–185. <https://doi.org/10.1007/BF00051588>
12. Senger H. The effect of blue light on plants and microorganisms. *Photochemistry and Photobiology*, 1982, vol. 35, no. 6, pp. 911–920. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.1982.tb02668.x>
13. McCree K. J. The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. *Agricultural Meteorology*, 1972, vol. 9, pp. 191–216. [https://doi.org/10.1016/0002-1571\(71\)90022-7](https://doi.org/10.1016/0002-1571(71)90022-7)
14. Xu Y., Chang Y., Chen G., Lin H. The research on LED supplementary lighting system for plants. *Optik*, 2016, vol. 127, no. 18, pp. 7193–7201. <https://doi.org/10.1016/j.jleo.2016.05.056>
15. Fraszczak B. Effect of short-term exposure to red and blue light on dill plants growth. *Horticultural Science Czech Academy of Agricultural Sciences*, 2013, vol. 40, no. 4, pp. 177–185. <https://doi.org/10.17221/149/2013-HORTSCI>
16. Gupta S. D., Jatohu B. Fundamentals and applications of light-emitting diodes (LEDs) in *in vitro* plant growth and morphogenesis: review. *Plant Biotechnology Reports*, 2013, vol. 7, no. 3, pp. 211–220. <https://doi.org/10.1007/s11816-013-0277-0>
17. Morrow R. C. LED lighting in horticulture. *HortScience*, 2008, vol. 43, no. 7, pp. 1947–1950. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.43.7.1947>
18. Poudel P. R., Kataoka I., Mochioka R. Effect of red- and blue-light-emitting diodes on growth and morphogenesis of grapes. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2008, vol. 92, pp. 147–153. <https://doi.org/10.1007/s11240-007-9317-1>
19. Dastidar M. G., Jouannet V., Maizel A. Root branching: mechanisms, robustness and plasticity. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Developmental Biology*, 2012, vol. 1, no. 3, pp. 329–343. <https://doi.org/10.1002/wdev.17>
20. Ivanov V. B., Filin A. N. Cytokinins regulate root growth through its action on meristematic cell proliferation but not on the transition to differentiation. *Functional Plant Biology*, 2017, vol. 45, no. 2, pp. 215–221. <https://doi.org/10.1071/FP16340>
21. Salisbury F. J., Hall A., Grierson C. S., Halliday K. J. Phytochrome coordinates Arabidopsis shoot and root development. *Plant Journal*, 2007, vol. 50, no. 3, pp. 429–438. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03059.x>
22. Kutschera U., Briggs W. R. Root phototropism: from dogma to the mechanism of blue light perception. *Planta*, 2012, vol. 235, no. 3, pp. 443–452. <https://doi.org/10.1007/s00425-012-1597-y>
23. Krivobok A. S., Konovalova I. O., Kudelina T. N., Smolyanina S. O., Lilienberg A. I., Bibikova T. N. Utilization of a hydrate cellulose film for investigation of *Arabidopsis thaliana* L. root system growth and development. *Biotechnology*, 2020, vol. 36, no. 1, pp. 36–43. <https://doi.org/10.21519/0234-2758-2020-36-1-36-43>
24. Kudelina T. N., Konstantinov A. V., Obukhovskaya L. V., Molchan O. V. Feature of formation of photosynthetic apparatus of microcuttings of *Populus tremula* L. and *Betula pendula* Roth. at LED-lighting of various spectral composition during *ex vitro* adaptation. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2019, vol. 64, no. 4, pp. 456–466 (in Russian).
25. Wettstein D. Formula of chlorophyll determination. *Experimental Cell Research*, 1957, vol. 12, no. 3, pp. 427–489.
26. Rokitskii P. F. *Biological statistics. 3rd ed.* Minsk, Vysheishaya shkola Publ., 1973. 320 p. (in Russian).
27. Sager J., Smith W., Edwards J., Cyr K. L. Photosynthetic efficiency and phytochrome photoequilibria determination using spectral data. *Transactions of the ASAE*, 1988, vol. 31, no. 6, pp. 1882–1889. <https://doi.org/10.13031/2013.30952>
28. Kiss J. Z., Correll M. J., Mullen J. L., Hangarter R. P., Edelmann R. E. Root phototropism: how light and gravity interact in shaping plant form. *Gravitational and Space Biology Bulletin*, 2003, vol. 16, no. 2, pp. 55–60.
29. Demotes-Mainarda S., Pérona T., Corot A., Bertheloot J., Gourrier J., Pelleschi-Travier S. [et al.] Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. *Environmental and Experimental Botany*, 2016, vol. 121, pp. 4–21. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.05.010>
30. Salisbury F. J., Hall A., Grierson C. S., Halliday K. J. Phytochrome coordinates Arabidopsis shoot and root development. *Plant Journal*, 2007, vol. 50, no. 3, pp. 429–438. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03059.x>
31. Chailakhyan M. Kh. *Regulation of flowering of higher plants.* Moscow, Nauka Publ., 1988. 558 p. (in Russian).
32. Kim S. Y., Yu X., Michaels S. D. Regulation of constans and flowering locus T expression in response to changing light quality. *Plant Physiology*, 2008, vol. 148, no. 1, pp. 269–279. <https://doi.org/10.1104/pp.108.122606>
33. Mockler T., Yang H., Yu X. H., Parikh D., Cheng Y., Dolan S., Lin C. Regulation of photoperiodic flowering by Arabidopsis photoreceptors. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2003, vol. 100, no. 4, pp. 2140–2145. <https://doi.org/10.1073/pnas.0437826100>
34. Suarez-Lopez P. Constans mediates between the circadian clock and the control of flowering in Arabidopsis. *Nature*, 2001, vol. 410, no. 6832, pp. 1116–1120. <https://doi.org/10.1038/35074138>

Информация об авторах

Куделина Татьяна Николаевна – науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: 10tan10@mail.ru

Кривобок Анна Святославовна – науч. сотрудник. Институт медико-биологических проблем РАН (Хорошевское шоссе, д. 76А, 123007, г. Москва, Российская Федерация). E-mail: nuxin@yandex.ru

Бибикова Татьяна Николаевна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова (Ленинские горы, 1-12, 119991, г. Москва, Российская Федерация). E-mail: bibikova@mail.bio.msu.ru

Молчан Ольга Викторовна – канд. биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: olga_molchan@mail.ru

Information about the authors

Tatiana N. Kudelina – Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: 10tan10@mail.ru

Anna S. Krivobok – Researcher. Institute of Biomedical Problems of the Russian Academy of Sciences (76A, Khoroshevskoe highway, 123007, Moscow, Russian Federation). E-mail: nuxin@yandex.ru

Tatiana N. Bibikova – Ph. D. (Biol.), Senior Researcher. Lomonosov Moscow State University (1-12, Leninskie Gory, 119991, Moscow, Russian Federation). E-mail: bibikova@mail.bio.msu.ru

Olga V. Molchan – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Head of the Laboratory. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: olga_molchan@mail.ru