

ДІЯ ФІЗИЧНИХ ФАКТОРІВ НА БІОЛОГІЧНІ ОБ'ЄКТИ

Оригінальна стаття

<https://doi.org/10.26565/2075-3810-2022-47-03>

УДК 581.144:581.19:58.035.4

ФОТОМОРФОГЕНЕЗ ТА ВМІСТ ВУГЛЕВОДІВ В ОСЬОВИХ ОРГАНАХ
ПРОРОСТКІВ ГОРОХУ ПОСІВНОГО ЗА ДІЇ СЕЛЕКТИВНОГО СВІТЛАВ. В. Жмурко, О. О. Авксентьєва^{id}, Є. Д. Батуєва^{id}

Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна,

майдан Свободи, 4, м. Харків, Україна, 61022

e-mail: batuyeva96@gmail.com

Надійшла до редакції 16 липня 2021 р. Переглянута 22 грудня 2021 р.

Прийнята до друку 10 лютого 2022 р.

Актуальність. Світло, що є багатогранним екзогенним фактором, грає важливу роль в процесах росту та розвитку рослин. Спектральний склад світла є вирішальним для регуляції фотоморфогенетичних процесів. На цей час у рослин виділяють кілька груп фоторецепторів, до яких відносять рецептори червоного (ЧС) і далекого червоного світла (ДЧС) — фітохромі; рецептори ультрафіолетового випромінювання А-діапазону, синього (СС) і зеленого (ЗС) світла — криптохромі, фототропіни, білки сімейства ZEITLUPE, а також рецептор УФ-В — білок UVR8. Одним із можливих механізмів, шляхом якого реалізуються ефекти активації фоторецепторних систем у рослині, можуть бути зміни обміну вуглеводів. Дослідження морфогенетичних реакцій проростків за дії опромінення селективним світлом шляхом активації фоторецепторних систем є важливим для розуміння механізмів регуляції програми онтогенезу рослинного організму.

Метою даної роботи було дослідити вплив селективного світла різних спектрів: ЧС (660 нм), ЗС (530 нм) та СС (450 нм) на ростові реакції, морфогенез та вміст розчинних вуглеводів у різних осьових органах проростків рослин з довгоденною фотоперіодичною реакцією.

Матеріали та методи. Досліди проводили на 10-добових етіологованих проростках гороху посівного сорту Меценат. Активацію фоторецепторних систем червоним (ЧС, 660 нм), зеленим (ЗС, 530 нм) та синім (СС, 450 нм) світлом проводили протягом 5-ти діб по 30 хвилин за допомогою LED матриць. Аналізували ростову реакцію, морфогенез та вміст розчинних моно- та олігоцукрів в осьових органах проростків.

Результати. Осьові органи проростків розрізняються за реакцією на опромінення селективним світлом. Коренева система є більш чутливою до дії селективного світла ніж надземна частина проростків довгоденної рослини гороху посівного сорту Меценат. За активації фоторецепторних систем стимулюються ростові процеси, активуються процеси фотоморфогенезу та біосинтезу олігоцукрів *de novo*, найбільш вірогідно сахарози. Серед спектрів селективного світла максимально стимулюючий ефект проявляє опромінення ЗС (530 нм) в реакціях надземної частини та коренів. ЧС (660 нм) та СС (450 нм) проявляють протилежні ефекти: ЧС запускає фотоморфогенетичну програму розвитку надземної частини, а СС — більш впливає на фотоморфогенез коренів.

Висновки. Різний рівень ростових, морфогенетичних процесів та зміни у вмісті розчинних вуглеводів, вірогідно пов'язані зі здатністю систем фоторецепторів активувати реалізацію різних

Як цитувати: Жмурко ВВ, Авксентьєва ОО, Батуєва ЄД. Фотоморфогенез та вміст вуглеводів в осьових органах проростків гороху посівного за дії селективного світла. Біофізичний вісник. 2022;47:27–39. <https://doi.org/10.26565/2075-3810-2022-47-03>

In cites: Zhmurko VV, Avksentieva OO, Batuyeva YD. Photomorphogenesis and content of carbohydrates in the axial organs of field pea seedlings under the influence of selective light. Biophysical Bulletin. 2022;47:27–39. <https://doi.org/10.26565/2075-3810-2022-47-03> (in Ukrainian)

Open Access. This article is licensed under a Creative Commons Attribution 3.0 <http://creativecommons.org/licenses/by/3.0/>

шляхів фотоморфогенезу в осьових органах проростків під впливом опромінення селективним світлом певного спектру.

КЛЮЧОВІ СЛОВА: *Pisum sativum* L.; червоне світло (660 нм); зелене світло (530 нм); синє світло (450 нм); фотоморфогенез; розчинні вуглеводи.

Світло, що грає важливу роль в розвитку рослин, є багатограним фактором, який характеризується наступними параметрами: діапазон довжини хвилі (спектр), інтенсивність, інтегральна добова радіація, фотоперіод і напрямок. Особливо важливим фактором є довжина світлової хвилі, тому що саме спектральний склад світла є вирішальним для регуляції процесів росту і розвитку рослин, а також для оптимізації морфогенетичних процесів. Спектр світла ділиться на наступні області: 380 нм і менше — ультрафіолетова; 380–430 нм — фіолетова; 430–490 нм — синя; 490–570 нм — зелена; 570–600 нм — жовта; 600–780 нм — червона; 780 нм і більше — інфрачервона. Як відомо, для життєдіяльності рослин важлива фотосинтетично активна частина спектру, що знаходиться в межах від 380 до 710 нм, а також фізіологічно-активна частина, що має довжину хвилі 300–800 нм. Найбільш значущим є червоне світло (ЧС), спектр якого знаходиться в межах 600–720 нм, тому що ця частина спектра є основним постачальником енергії для фотосинтезу та впливає на процеси, пов'язані зі зміною швидкості розвитку рослини [1, 2].

В даний час у рослин виділяють п'ять груп фоторецепторів, що сприймають інформацію про умови освітлення, тривалість світлового дня та інших факторів навколишнього середовища. До таких рецепторів відносяться рецептори червоного (ЧС) і далекого червоного світла (ДЧС) — фітохромі; рецептори, що сприймають ультрафіолетове випромінювання А-діапазону, синє (СС) і зелене (ЗС) світло — кріптохромі, фототропіни, білки сімейства ZEITLUPE, а також рецептор ультрафіолетового випромінювання В-діапазону (УФ-В) — білок UVR8 [3]. Також було зроблено припущення, що в рослинах функціонують й інші, ще не відомі, фоторецептори, в тому числі, специфічні до ЗС [3, 4]. Сукупність даних фоторецепторів дозволяє рослинному організму орієнтуватися в умовах навколишнього середовища і адекватно реагувати на їх зміни, що є необхідним для виживання та успішного розмноження: вхід у стан спокою і вихід з нього, зміна швидкості росту, перехід до цвітіння або його затримка, напрямок росту, утворення бічних пагонів, а також регуляція синтезу летких речовин, що впливають на зростання сусідів або патогенів, або включення реакції апоптозу — «запрограмованої клітинної загибелі» [1, 3].

Одним з основних фоторецепторних комплексів рослин є система фітохромів, яка сприймає сигнал в області червоного (660 нм) і далеко-червоного світла (730 нм). На сьогоднішній день досліджені фізико-хімічні властивості фітохромів [2], виявлені різні форми фітохромів у рослини *Arabidopsis thaliana* — Phy A-E [5], особливості їх локалізації в клітині і біосинтезу, основні молекулярні механізми трансдукції фітохромного сигналу та його інтеграція з фітогормональним і стресовим сигналінгом [6]. Фітохромна система контролює практично весь хід індивідуального розвитку рослин — від проростання насіння до зацвітання і плодоношення. Фітохромі контролюють процеси фотосинтезу, утворення продуктів асиміляції, біологічно активних речовин, перехід до цвітіння, спокою, продуктивність рослин та ін. [2, 7].

Рецепторними системами, що сприймають синє світло, є комплекси фототропінів, білків сімейства ZEITLUPE і кріптохромі. За літературними даними, синє світло характеризується як основний компонент морфогенезу [8]. Відомо, що сині й фіолетові (380–490 нм) промені, як і ЧС, беруть безпосередню участь у фотосинтезі, стимулюють утворення білків і регулюють швидкість розвитку рослини. Фототропіни, рецептори СС, регулюють такі процеси рослин, як фототропізм пагона, кореня і листя,

переміщення хлоропластів у відповідь на світлові й температурні сигнали, регуляцію рухів продохів [9]. Білки сімейства ZEITLUPE контролюють добові циркадні ритми (білок ZTL), перехід до цвітіння (FKF1), а білок LKP1 необхідний для обох процесів [3]. Кріптохроми, в свою чергу, беруть участь в регуляції циркадних ритмів, цвітіння, СС-залежного фотоморфогенезу, а також регулюють інші функції рослин [10].

Довгий час вважалося, що зелене світло є фізіологічно неактивною частиною спектра, так як колір листя переважної більшості рослин зелений, що наводить на думку, що зелене світло рослини відбивають, а не використовують як джерело енергії. Однак було відзначено, що певний баланс зеленого і синього світла важливий для ефекту уникнення тіні [7], а рецепторами, які вловлюють співвідношення СС/ЗС, є кріптохроми [10]. На даний час рецептор зеленого світла не відомий, проте передбачається, що в рецепції цієї частини спектра бере участь фітохромна і кріптохромна системи. Опромінення ЗС призводить до оборотності викликаних СС накопичення антоціанів, ініціації цвітіння і відкриття продохів, активації вуглецевого метаболізму в рослинах [4]. Існування таких реакцій, викликаних опроміненням ЗС, дає можливість зробити припущення, що існує окремий фоторецептор зеленого світла, можливо, зеаксантинового типу [4].

Одним з можливих механізмів, шляхом якого реалізуються ефекти активації фоторецепторних систем у рослині, можуть бути зміни в обміні вуглеводів. Таке припущення виправдане особливостями функцій вуглеводів у рослинному організмі. Загально відомо, що вуглеводи — основний енергетичний та пластичний матеріал, який, фактично, забезпечує перебіг всіх процесів життєдіяльності рослини. Показано, зокрема, що центральним шляхом, який регулює використання асимілятів на ріст, розвиток, а відтак і на продукційний процес, є взаємоперетворення крохмалю, сахарози та гексоз [11]. Вагомою є також сигнальна функція вуглеводів, яка проявляється у їх здатності брати участь у експресії генів [12]. Вуглеводи задіяні у трансдукції сигналів, які пов'язані з фітогормональним та іншим сигналінгом [6]. Показано також, що вуглеводи, поряд з фітогормонами, грають істотну роль у комплементарній системі регуляції темпів розвитку фотоперіодично-чутливих рослин, а також рослин озимого та ярого типу розвитку [13].

Відомо, що для рослинного організму характерні видоспецифічні особливості у метаболічних процесах. Тому не виключено, що у рослин різних видів можуть проявлятися специфічні особливості у сприйнятті, трансдукції і прояві ефектів активації фоторецепторних систем. Можливо також, що подібна специфічність цих ефектів може бути пов'язана з приналежністю рослин до тих чи інших екологічних груп. Зокрема, рослини одного і того ж виду, але з різним типом фотоперіодичної реакції, по-різному реагують на активацію фітохромів. Показано, що опромінення червоним світлом (660 нм) у середині темного періоду у короткоденному фотоперіодичному циклі у довгоденних рослин не викликало змін у строках переходу до цвітіння, а у короткоденних — зумовлювало їх істотне подовження. Встановлено також, що переривання темного періоду у короткоденному фотоперіодичному циклі викликало істотну затримку переходу до колосіння у короткоденних сортів пшениці озимої, прискорювало перехід до колосіння у довгоденних сортів і не змінювало його у фотоперіодично-нейтральних сортів [13]. Ці результати можуть свідчити, що фітохромні ефекти у регуляції розвитку вагомі для короткоденних рослин, в той час як для довгоденних, можливо, більш вагомими є ефекти інших фоторецепторів.

Як правило, переважна більшість досліджень ефектів активації фітохромів та інших фоторецепторів проведена з модельним об'єктом *Arabidopsis thaliana* [5, 9] та іншими рослинами без урахування їх фотоперіодичної реакції. Такий підхід, до певної міри,

звужує уявлення щодо можливого прояву специфічності ефектів активації фітохромів у рослин різних екологічних груп з різним типом фотоперіодичної реакції.

Отже, метою даної роботи було дослідити вплив селективного світла різних спектрів: ЧС (660 нм), ЗС (530 нм) та СС (450 нм) на ростові реакції, морфогенетичний розвиток та вміст розчинних вуглеводів у різних осьових органах проростків рослин з довгоденною фотоперіодичною реакцією.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ

Рослинний матеріал. В роботі використовували горох посівний (*Pisum sativum* L.) сорту Меценат — рослини з довгоденною фотоперіодичною реакцією. Досліджений сорт внесений до Державного реєстру сортів рослин України. Насіння для досліджень було надане співробітниками Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН України.

Дизайн дослідження. Насіння поетапно стерилізували в 15 %-ому розчині гіпохлориту натрію (15 хвилин) і 70 %-ному етанолі (1 хвилинка) і пророщували в чашках Петрі по 10–15 насінин на зволоженому фільтрувальному папері при температурі 22°C в темряві в термостаті (ТСО-80, MICROmed) протягом 3-х діб для стабілізації ростової реакції. Після чого проводили активацію фоторецепторних систем досліджуваних проростків шляхом опромінення світлом різного спектру. Етіюльовані проростки в ізольованому боксі в темряві опромінювали щодня по 30 хвилин (5 днів) за допомогою LED матриці Коробова червоним світлом (ЧС 660 нм), зеленим (ЗС 530 нм) та синім (СС 450 нм) з інтенсивністю освітлення 120 мВт/м². Припускаємо, що під час опромінювання температура проростків не змінювалася. Контрольні рослини культивували за тих же умов (темрява, 100% вологість, температура 22°C) без активації фоторецепторних систем селективним світлом. На 10-ту добу експерименту проводили аналіз ростової реакції проростків, їх морфогенетичного розвитку та визначення вмісту цукрів.

Аналіз ростової реакції. Ростову реакцію визначали за показниками лінійного росту, вимірюючи довжину надземної частини і кореневої системи, а також для характеристики біосинтетичних процесів визначали накопичення біомаси осьовими органами проростка.

Морфогенетичний розвиток. Морфогенез надземної частини проростка аналізували за формуванням розгорнутих апікальних гачків та появою нових метамерів — міжвузль. Ризогенез — формування кореневої системи проростка — аналізували за показниками кількості та довжини бокових (латеральних) коренів та формування зони всмоктування — ризодерми. Площу зони ризодерми визначали за допомогою мікроскопа (ЛОМО Мікмед (Росія) при збільшенні $\times 120$), виготовляючи тимчасові «давлені» препарати головного кореня проростка. Вимірювали середню довжину кореневих волосків та зони всмоктування за допомогою окуляр-мікрометра.

Аналіз вмісту водорозчинних вуглеводів. Вміст вуглеводів визначали за Швецовим і Лукьяненко [14]. Принцип методу полягає у здатності редуруючих цукрів відновлювати феріціанід калію до фероціаніду у лужному середовищі. Відновлена сполука при взаємодії з Fe₂(SO₄)₃ утворює стійке синє забарвлення, оптична щільність якого пропорціональна вмісту цукрів. Цей показник вимірювали за допомогою фотоелектроколометра КФК-2МП з червоним світлофільтром 610 нм. Екстракцію цукрів проводили етанолом при 70°C 30 хв. Безпосередньо в екстракті визначали вміст моноцукрів. Для визначення суми цукрів їх переводили у редууючі шляхом гідролізу аліквоти екстракта у 1 н НСІ при 70°C 5 хв. Вміст олігоцукрів розраховували за різницею вмісту суми та моноцукрів. Концентрацію вуглеводів розраховували з

використанням калібрувального графіка, побудованого з використанням глюкози (SIGMA), та виражали у мг/г маси сухої речовини.

Статистичний аналіз. Всього проведено 3 біологічні серії експериментів. Статистичну обробку отриманих даних проводили за допомогою пакета програми Statistica 6.0. Істотність відмінностей між варіантами визначали з використанням *t*-критерію Стьюдента з урахуванням поправки Бонферонні. У таблицях і на графіках наведені середні значення та їх стандартні похибки.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Результати визначення активації фоторецепторних систем на ростові процеси етіюльованих проростків гороху Меценат показали істотну залежність маси проростків від опромінення їх світлом певної довжини хвилі (рис. 1 А). Так, за впливу червоного світла (ЧС 660 нм), яким активується система фітохромів, біомаса надземної частини проростків істотно збільшувалася порівняно з масою у контрольному варіанті досліду. Порівняно до контролю збільшувалася також і маса надземної частини проростків за опромінення зеленим (ЗС 530 нм) та синім світлом (СС 450 нм). Однак збільшення маси за опромінення ЗС і СС було значно меншим, ніж те, яке відбувалося за опромінення червоним світлом (рис. 1 А). Оскільки застосовані нами спектри опромінення збуджують різні фоторецептори [3] і при цьому проявляється істотний ефект на біосинтетичні процеси, то, вірогідно, що у надземній частині етіюльованих проростків гороху сорту Меценат присутні фітохроми, кріптохроми та, можливо, фототропіни. Аналіз результатів показав, що за рівнем прояву ефектів на біомасу надземної частини дію спектрів світла можна ранжувати наступним чином ЧС>ЗС≥СС. Вірогідно, що це може свідчити про різний вміст чи/або різні форми або ж різну активність фоторецепторів у надземній частині проростків. Зокрема відомо, що ефекти фітохромів залежать від їх вмісту та форми — R_hуV найбільш активний серед інших форм саме у надземній частині рослини [3, 15].

Визначення біомаси коренів показало дещо інші результати, щодо ефектів активації фоторецепторних систем, порівняно до її ефектів у надземній частині (рис. 1 А). Опромінення ЧС та ЗС зумовило збільшення біомаси коренів проростків, а опромінення СС — незначне її зменшення порівняно до маси у контрольному варіанті (рис. 1 А). На відміну від ефектів у надземній частині, у коренях найбільш значне збільшення біомаси виявлене при опроміненні ЗС порівняно до збільшення за дії ЧС та СС. Причому у коренях ЗС викликало дещо більший ефект, ніж у надземній частині проростка. В той же час ефекти від опромінення коренів ЧС і СС були значно меншими, ніж такі ефекти у надземній частині. Це дає підставу припустити, що надземна і підземна частина етіюльованих проростків гороху сорту Меценат відрізняються за активністю та складом фоторецепторів червоного, зеленого і синього світла. Вірогідно, що для дослідженої рослини характерна органна специфічність за складом і біосинтезом фоторецепторів. Це припущення підтверджується даними літератури, які показали наявність різних форм фітохромів у асиміляційному апараті та коренях арабідопсису [5, 7]. Також специфічні ефекти опромінення селективним світлом різного спектру на ростову реакцію етіюльованих проростків довгоденної культури гороху посівного сорту Меценат, можливо, пов'язані з різним ступенем оводненості осьових органів проростків та температурним впливом опромінення світлом різного спектру, що потребує більш детальних подальших досліджень.

Отже, активація різних фоторецепторних систем у надземній частині посилює біосинтетичні процеси, в той час як у коренях таке посилення відбувається тільки за активації рецепторів червоного і, особливо істотно, зеленого світла.

Вивчення впливу активації фоторецепторів на лінійний ріст проростків — довжину надземної частини і коренів — показали, що лінійний ріст надземної частини відбувався значно повільніше, ніж коренів, незалежно від варіанту досліду (рис. 1 Б).

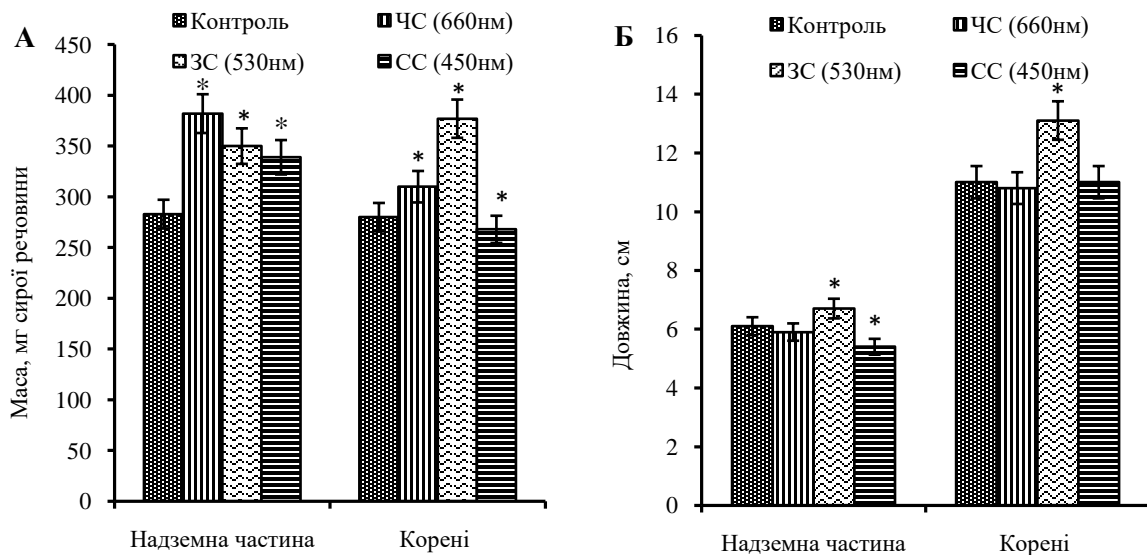


Рис. 1 Вплив опромінення селективним світлом на біомасу (А) та довжину (Б) осьових органів проростків гороху сорту Меценат ($m \pm \sigma$). * — різниця з контролем істотна при $P \leq 0,017$.

Fig. 1 The influence of selective light irradiation on the biomass (A) and length (B) of the axial organs of Metsenat pea seedlings ($m \pm \sigma$). * — the difference with the control is significant at $P \leq 0.017$

Разом з тим, лінійний ріст як надземної частини, так і коренів залежав від довжини хвилі світла, яким опромінювали проростки. На ріст надземної частини червоне світло не впливало, зелене світло його стимулювало, а синє світло пригнічувало порівняно до росту у контрольному варіанті. Серед усіх застосованих для опромінення довжин хвиль світла найбільший ефект на ріст надземної частини проростка у довжину проявляло зелене світло (рис. 1 Б). Той факт, що лінійний ріст за опромінення червоним та синім світлом гальмується, вірогідно, може свідчити про перехід від етіюльованого стану проростка — програми скотоморфогенезу до реалізації програми фотоморфогенезу, яка запускається деградацією COP1 — головного репресора фотоморфогенезу, бо відомо, що саме червоне та синє світло (фітохромі і кріптохромі) запускають процеси фотоморфогенезу [15, 16]. Щодо лінійного росту коренів, то він не залежав від дії червоного і синього світла, але істотно активувався при дії зеленого світла порівняно до росту коренів у неопромінених проростках (рис. 1 Б). Вірогідно, що у кореневій системі дещо інший склад фоторецепторів, ніж у надземній частині [3], можливо також, що у зв'язку з цим зелене світло у коренях виступає фактором деетіюляції, про що може свідчити посилення лінійного росту коренів, яке характерне для цього процесу (рис. 1 Б).

Отже, за результатами дослідження ростової реакції в осьових органах етіюльованих проростків гороху посівного показано, що активація фоторецепторних систем за опромінення ЧС (660 нм) та СС (450 нм) гальмує або суттєво не впливає на показники лінійного росту як в надземній частині проростку, так і в коренях. Інгібування росту гіпокотилей та коренів за дії ЧС та СС також показано на модельній культурі *Arabidopsis thaliana* [5, 9], що свідчить про неспецифічний характер ростової

реакції осьових органів проростків дводольних рослин на активацію фіто- та криптохромів. В той же час виявлений в наших експериментах стимулюючий ефект опромінення ЗС (530 нм) на лінійний ріст надземної частини та ріст і накопичення біомаси коренів проростків довгоденної культури гороху посівного є можливо специфічною реакцією-відповіддю, оскільки літературні дані стосовно дії ЗС на ростову реакцію є досить розбіжними. Так показано, що для проростків дводольних культур *Lactuca sativa* L. та *Brassica oleracea* L. дія зеленого світла гальмує накопичення біомаси, в той же час для однодольних *Avena sativa* L. та *Triticum aestivum* L. — навпаки стимулює цей процес [4].

Морфогенетичний розвиток надземної частини етіюльованих проростків характеризується певними рисами, притаманними дводольним рослинам за реалізації програми скотоморфогенезу. Етіюльовані проростки видовжені, механічні та провідні тканини не сформовані, фотосинтетичний апарат не розвинений, відсутні хлорофіли, невеликий вміст каротиноїдів, пластиди представлені етіопластами, продиhi відсутні [15]. За дії селективного світла, що призводить до активації фоторецепторних систем, можливі зміни програми морфогенетичного розвитку проростка.

За нашими результатами надземна частина етіюльованих проростків довгоденної рослини гороху посівного змінює програму розвитку (з етіюляції на фотоморфогенез) тільки за активації фітохромної системи (табл. 1). Опромінення ЧС (660 нм) призводить до скорочення довжини епікотилу, зменшення кількості міжвузль на проростку, що свідчить про гальмування специфічної форми росту рослинного організму «росту розтягненням», який найбільш характерний для етіюльованого стану проростка [17]. Однією з головних морфогенетичних реакцій, що характеризує програму фотоморфогенезу у дводольних рослин, є розгортання апікального гачка. За опромінення ЧС (660 нм) у дослідних проростків цей показник збільшується вдвічі, що свідчить про початок дії програми фотоморфогенезу. Опромінення ЗС (530 нм) та СС (450 нм) у гороху не призводить до істотних змін у морфогенетичному розвитку надземної частини проростків, що, можливо, пов'язано з відсутністю активованих фоторецепторних систем для сприйняття сигналу селективного світла даного спектру у надземній частині етіюльованих проростків, або незначної їх концентрації для прояву ефекту (або не достатньої інтенсивності світлового сигналу).

Таблиця 1. Вплив селективного світла на морфогенетичний розвиток надземної частини етіюльованих проростків гороху сорту Метсенат ($m \pm \sigma$)

Table 1. The influence of selective light on the morphogenetic development of the aerial part of etiolated pea seedlings of the Metsenat variety ($m \pm \sigma$)

Варіант	Кількість міжвузль, шт./рослина	Кількість розгорнутих апикальних гачків, шт./рослина
Контроль	2,16 ± 0,11	0,31 ± 0,02
ЧС (660 нм)	2,51 ± 0,13*	0,51 ± 0,03*
ЗС (530 нм)	2,23 ± 0,11	0,27 ± 0,01
СС (450 нм)	2,50 ± 0,14*	0,25 ± 0,01

Примітка. * — різниця з контролем істотна при $P \leq 0,017$

Найважливіша функція кореня рослинного організму це забезпечення мінерального живлення в гетерогенному середовищі з нерівномірним розподілом поживних речовин. Необхідність компенсації цієї нерівномірності призводить до розгалуження кореня і формування кореневої системи. Внаслідок розгалуження коренів формується така

будова кореневої системи, яка визначає можливість збільшення площі контакту рослин з субстратом та їх пристосованість до отримання води з субстратів різного типу. Ініціація бічного кореня у насінневих рослин є результатом відновлення проліферації в диференційованих клітинах перициклу, внаслідок якої формується апікальна меристема нового органу.

Коренева система у представників бобових — в наших дослідках гороху посівного сорту Меценат — за типом будови стрижнева, тобто є добре розвинутий головний корінь та бічні корені. Розгалуження кореневої системи — утворення та ріст бічних коренів (ризогенез) — забезпечує повною мірою головні функції кореня, а саме поглинання води та мінеральних речовин та закріплення у субстраті (рис. 2).

Результати дослідження впливу селективного світла на процеси ризогенезу у проростків гороху сорту Меценат показали, що опромінення ЧС та СС істотно не впливало на формування бічних коренів, бо їх кількість у цих варіантах хоча дещо й збільшувалась, але була практично такою ж, як і в контролі.

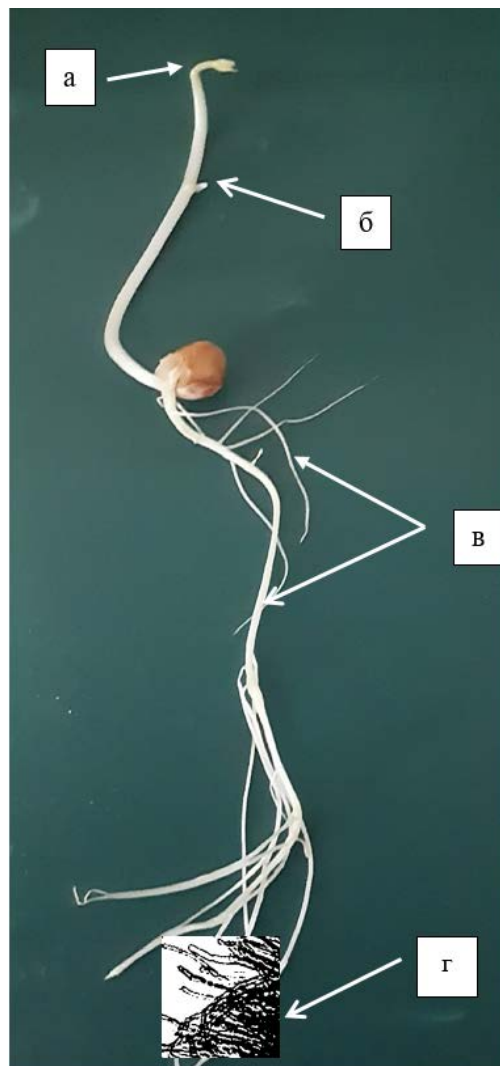


Рис. 2. Етіолований проросток гороху посівного сорту Меценат: а) апікальний гачок, б) міжвузля, в) латеральні (бокові) корені, г) зона ризодерми.

Fig. 2. Etiolated pea seedling of Metsenat variety: a) apical hook b) internodes c) lateral (side) roots d) rhizoderm zone.

Опромінення ЗС стимулювало процес утворення бічних коренів — їх кількість істотно збільшувалась, порівняно до контролю (табл. 2). Лінійний ріст бічних коренів проростка істотно посилювався за впливу ЧС, ЗС і СС — їх довжина була більшою за опромінення відносно довжини у контрольному варіанті. При цьому найбільш істотна стимуляція росту бічних коренів виявлена за опромінення проростків синім світлом (табл. 2).

Волосконосний шар є покривною тканиною кореня в зоні поглинання вище точки росту. Він називається ризодермою, або епіблемою. Клітини цього шару утворюють вирости — кореневі волоски. Дослідження впливу селективного світла на розвиток кореневих волосків у проростків гороху сорту Меценат показало (табл. 2), що за опромінення червоним і зеленим світлом зменшувалася площа зони всмоктування (ризодерми). Протилежна реакція встановлена за дії синього світла (450 нм) — площа ризодерми збільшувалася удвічі (табл. 2). Порівняння ефектів опромінення світлом різної довжини хвилі на площу ризодерми показало, що червоне світло значно більшою мірою інгібувало розвиток ризодерми, ніж зелене, а синє, навпаки, у два-три рази сильніше стимулювало цей процес порівняно до ефектів червоного і зеленого світла. Вірогідно, що така залежність ефектів від довжини хвилі може бути пов'язана з різним рівнем вмісту чи активності певних відповідних фоторецепторів у кореневій системі.

Не виключено також, що фотоопосередковані молекулярно-генетичні механізми регуляції формування ризодерми можуть бути специфічними саме для цього процесу, адже відомо, що у регуляції утворення окремих органів задіяні певні специфічні комплекси генів [12, 15].

Отже, за опромінення селективним світлом різного спектру ЧС, ЗС та СС встановлено, що осьові органи проростків реагують різним чином: надземна частина проростка проявляє чутливість тільки до дії ЧС, коренева система реагує на опромінення всіх спектрів. Надземна частина за активації фітохромної системи шляхом опромінення ЧС (660 нм) змінює програму розвитку та запускає процеси деетіоляції. Коренева система за опромінення селективним світлом ЧС (660 нм), ЗС (530 нм) активує процеси ризогенезу — розгалуження та росту бічних (латеральних) коренів, але ріст кореневих волосків у ризодермі гальмується. За дії СС (450 нм) відбувається активація росту в довжину латеральних коренів та значна стимуляція збільшення зони ризодерми за рахунок кореневих волосків (табл. 2). Відомо, що цей процес обумовлений специфічною формою росту рослинних клітин — ростом «розтягненням» [17].

Таблиця 2. Вплив селективного світла на морфогенетичний розвиток кореневої системи етіюльованих проростків гороху сорту Меценат ($m \pm \sigma$)

Table 2. The effect of selective light on the morphogenetic development of the root system of etiolated pea seedlings of the Metsenat variety ($m \pm \sigma$)

Варіант	Кількість бокових коренів, шт.	Довжина бокових коренів, см	Площа зони ризодерми, мм ²
Контроль	9,47 ± 0,47	2,53 ± 0,13	17,1 ± 0,85
ЧС (660 нм)	10,82 ± 0,54	3,08 ± 0,15*	9,4 ± 0,47*
ЗС (530 нм)	11,34 ± 0,57*	3,20 ± 0,16*	14,3 ± 0,72
СС (450 нм)	9,86 ± 0,48	3,59 ± 0,18*	34,2 ± 1,70*

Примітка. * — різниця з контролем істотна при $P \leq 0,017$

Вуглеводи — це сполуки, які забезпечують перебіг всіх процесів життєдіяльності у рослині речовиною та енергією на всіх етапах онтогенезу [6, 11]. На етапі етіоляції вуглеводи використовуються для забезпечення росту дводольних рослин виключно із запасів у сім'ядолях. В етіюльованих проростках, де живлення здійснюється гетеротрофно, розчинні вуглеводи утворюються за рахунок гідролізу основного запасного полісахариду сім'ядоль — крохмалю. Використання запасних вуглеводів сім'ядоль для формування проростка може підлягати контролю активацією фоторецепторних систем, зокрема фітохромної [1, 15]. Тому, нами проведене вивчення можливого впливу селективного світла на вміст водорозчинних вуглеводів у органах етіюльованих проростків гороху сорту Меценат. Їх вміст визначали у надземній частині і коренях, припускаючи, що ці органи можуть по-різному забезпечуватися вуглеводами, так як вони відрізняються за інтенсивністю ростових процесів, про що свідчать дані, одержані нами у цій роботі (див. табл. 1, 2; рис. 1).

Аналіз вмісту водорозчинних вуглеводів показав, що за цим показником олігоцукри значно переважають моноцукри і в надземній частині, і в коренях етіюльованих проростків гороху посівного (рис. 3 А, Б).

Можливо, що причиною цього є те, що моноцукри значно інтенсивніше використовуються у метаболічних процесах та для забезпечення ростових процесів у проростках, ніж олігоцукри. Це співпадає зі стимуляцією накопичення біомаси надземною частиною проростка за дії ЧС, ЗС та СС (див. рис. 1 А).

В надземній частині проростків вміст моноцукрів, які складають приблизно 30-50 % від вмісту олігоцукрів, істотно збільшувався тільки при опроміненні ЗС порівняно до вмісту у контролі (рис. 3 А). В той же час вміст олігоцукрів значно зростав за дії всіх спектрів селективного світла — ЧС, ЗС та СС (рис. 3 А).

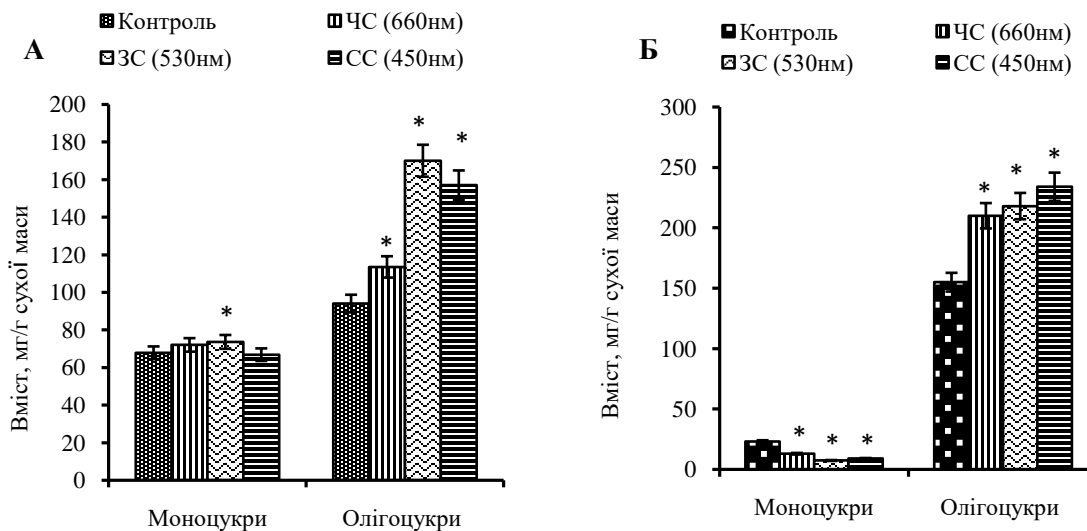


Рис. 3. Вплив селективного світла на вміст водорозчинних вуглеводів в осьових органах етіюльованих проростків гороху сорту Меценат ($m \pm \sigma$): А — вміст у надземній частині, Б — вміст у коренях; * — різниця з контролем істотна при $P \leq 0,017$.

Fig. 3. The effect of selective light on the content of soluble carbohydrates in the axial organs of etiolated pea seedlings of the Metsenat variety ($m \pm \sigma$): A — content in the aerial part, B — content in the roots; * — the difference with the control is significant at $P \leq 0.017$

Тим не менше, при цьому ефекти різних спектрів на вміст олігоцукрів у надземній частині проростка істотно відрізнялися. Найменшим вміст олігоцукрів був за дії

червоного світла, найбільшим за дії зеленого, а за дії синього вміст їх був більшим, ніж за дії червоного і дещо меншим, ніж за дії зеленого світла (рис. 3 А). Регуляторну роль ЗС у вуглеводному метаболізмі за рахунок збільшення долі олигоцукрів показано також на культурі клітин *Chlorella vulgaris* та проростках *Avena sativa* L. [4]. Це може свідчити про те, що активація певних фоторецепторних систем викликає різний рівень інтенсивності метаболічних шляхів синтезу олигоцукрів, зокрема сахарози, котра складає основну частку цих сполук у рослині [18]. Оскільки основним джерелом утворення цукрів у проростках є гідроліз запасного крохмалю сім'ядоль, кінцевий продукт якого D-глюкоза, а не сахароза, то, вірогідно, що зростання вмісту олигоцукрів відбувається за рахунок інтенсифікації їх синтезу *de novo*. Однак це припущення вимагає додаткової експериментальної перевірки.

В кореневій системі проростків моноцукрів значно менше, ніж в надземній частині (рис. 3 Б). Опромінення селективним світлом ЧС, ЗС та СС призводить до значного зниження їх вмісту, порівняно до вмісту у контрольному варіанті. Моноцукри (переважно глюкоза та фруктоза) є дуже активними молекулами, які задіяні в метаболічних реакціях рослинної клітини. Зниження їх вмісту може свідчити про активацію процесів метаболізації цих сполук, пов'язаної з новоутворенням клітин та тканин, тобто ростовими процесами, можливо, з активацією процесів саме ризогенезу. Для коренів етіюльованих проростків гороху, як показали результати цієї роботи, характерний значно більш інтенсивний лінійний ріст, ніж ріст надземної частини (див. рис. 1 А, Б), на забезпечення якого, вірогідно, і використовуються моноцукри.

Олігоцукри в рослині переважно представлені головним транспортним вуглеводом рослин — сахарозою [18]. Однак ця сполука не може безпосередньо використовуватися у метаболічних процесах. За опромінення селективним світлом всіх досліджуваних спектрів — ЧС, ЗС та СС в коренях (рис. 3 Б) також, як і в надземній частині проростків, вірогідно, відбувається стимуляція біосинтезу олигоцукрів, зокрема сахарози *de novo*.

ВИСНОВКИ

1. Активація фоторецепторних систем дією червоного (ЧС 660 нм), зеленого (ЗС 530 нм) і синього (СС 450 нм) світла викликає зміни у інтенсивності ростових і морфогенетичних процесів та обміні водорозчинних вуглеводів у проростках довгоденної рослини гороху посівного сорту Меценат.

2. Під впливом опромінення всіма застосованими у досліді довжинами хвиль маса надземної частини проростків зростала на 26 % (ЧС), 20 % (ЗС) і 21 % (СС). Маса коренів збільшувалась на 12 і 32 % за дії ЧС і ЗС відповідно, але незначно зменшувалась (на 3 %) за дії СС порівняно до маси у контрольному варіанті.

3. Лінійний ріст надземної частини і коренів проростків стимулювався тільки ЗС (більш ніж на 16 %) і неістотно (на 2–8 %) інгібувався ЧС та СС порівняно до росту у контролі.

4. Вміст моноцукрів у надземній частині проростка збільшувався на 14 % за дії ЗС, але зменшувався на 4–5 % за дії ЧС і СС. У коренях вміст моноцукрів істотно зменшувався (на 30–50 %) за всіх варіантів опромінення порівняно зі вмістом у контрольному варіанті.

5. Вміст олигоцукрів у надземній частині і коренях проростків був істотно вищим (на 20–40%), ніж у контрольному варіанті, за опромінення світлом всіх застосованих довжин хвиль.

6. У надземній частині проростка червоне і синє світло обумовило збільшення (на 13%) числа міжвузль і числа розгорнутих апікальних гачків. За дії зеленого світла ці показники були такими ж, як у контролі.

7. У кореневій системі за дії ЗС збільшилась (на 16 %) кількість бічних коренів, а їх довжина зростала у всіх варіантах опромінення (на 20, 21 і 29 % відповідно дії ЧС, ЗС і СС). Площа зони ризодерми під впливом ЧС і ЗС зменшилась на 54 і 16 %, відповідно, але під впливом СС вона збільшилася наполовину у порівнянні з площею у контролі.

ПОДЯКА

Роботу виконано в рамках проекту фундаментального дослідження Міністерства освіти і науки України «Методологія дослідження біологічної природи фотоперіодичної чутливості рослин за використання комплексної системи генетичних, фізіологічних та біохімічних показників», номер держреєстрації 0118U002041.

КОНФЛІКТ ІНТЕРЕСІВ

Автори повідомляють про відсутність конфлікту інтересів.

Authors' ORCID ID

Olga Avksentyeva  <https://orcid.org/0000-0002-3274-3410>

Євгенія Батуєва  <https://orcid.org/0000-0003-2532-7141>

REFERENCES

- Kami C, Lorrain S, Hornitschek P, Fankhauser C. Light-regulated plant growth and development. *Curr Top Dev Biol.* 2010;91:29–66. [https://doi.org/10.1016/s0070-2153\(10\)91002-8](https://doi.org/10.1016/s0070-2153(10)91002-8)
- Quail PH. Phytochromes. *Curr Biol.* 2010; 20 (12): 504– 7. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.04.014>
- Voitsekhovskaja O V. Phytochromes and Other (Photo) Receptors of Information in Plants. *Russ J Plant Physiol.* 2019;66(3):163–77. <https://doi.org/10.1134/S1021443719030154>
- Golovatskaya IP, Karnachuk RA. Role of green light in physiological activity of plants. *Russ J Plant Physiol.* 2015;62(6):727–40. <https://doi.org/10.1134/S1021443715060084>
- Franklin KA, Quail PH. Phytochrome function in Arabidopsis development. *J Exp Bot.* 2010;61:11–24. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp304>
- Sakr S, Wang M, Dédaldéchamp F, Perez-Garcia M-D, Ogé L, Hamama L, Atanassova R. The Sugar-Signaling Hub: Overview of Regulators and Interaction with the Hormonal and Metabolic Network. *Int J Mol Sci.* 2018;19(9):2506. <https://doi.org/10.3390/ijms19092506>
- Franklin KA, Whitelam GC. Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. *Ann Bot.* 2005;96(2):169–75. <https://doi.org/10.1093/aob/mci165>
- Fujii Y, Tanaka H, Konno N, Ogasawara Y, Hamashima N, Tamura S, Hasegawa S, Hayasaki Y, Okajima K, Kodama Y. Phototropin perceives temperature based on the lifetime of its photoactivated state. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2017;114(34):9206–11. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704462114>
- Canamero CR, Bakrim N, Bouly J-P, Garay A, Dudkin E, Habricot Y, Ahmad M. Cryptochrome photoreceptors cry1 and cry2 antagonistically regulate primary root elongation in Arabidopsis thaliana. *Planta.* 2006;224(5):995–1003. <https://doi.org/10.1007/s00425-006-0280-6>
- Christie JM, Blackwood L, Petersen J, Sullivan S. Plant flavoprotein photoreceptors. *Plant Cell Physiol.* 2015;56(3):401–13. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcu196>
- Eveland A, Jackson D. Sugars, signalling, and plant development. *J Exp Bot.* 2012;63(9):3367–77. <https://doi.org/10.1093/jxb/err379>
- Baier M, Hemman G, Holman R, Corke F, Card R, Smith C, et al. Characterization of mutants in Arabidopsis showing increased sugar-specific gene expression, growth, and developmental responses. *Plant Physiol.* 2004;134(1):81–91. <https://doi.org/10.1104/pp.103.031674>
- Zhmurko V V. [Photoperiodism of plants: physiological, biochemical and genetic aspects]. In: Morgun VV, editor. [Plant physiology: problems and prospects of development]. V. 1. Kyiv: [Logos]; 2009. P. 537–64. (in Ukrainian)
- Ermakov A I, editor. [Methods of biochemical research of plants]. L: Agropromizdat Publ; 1987. 430 p. (in Russian).
- Kuznetsov V V, Doroshenko A S, Kudryakova N V, Danilova M N. Role of Phytohormones and Light in De-etiolation. *Russ J Plant Physiol.* 2020;67:971–84. <https://doi.org/10.1134/S1021443720060102>

16. Kim J Y, Song J T, Seo H S. COP1 regulates plant growth and development in response to light at the post-translational level. *J Exp Bot.* 2017; 68 (17): 4737–48. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx312>
17. Ivanov V B. [Cellular mechanisms of plant growth]. M: Nauka; 2011. 104 p. (in Russian)
18. Koch K. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. *Curr Opin Plant Biol.* 2004;7(3):235–46. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2004.03.014>

PHOTOMORPHOGENESIS AND CONTENT OF CARBOHYDRATES IN THE AXIAL ORGANS OF FIELD PEAN SEEDLINGS UNDER THE INFLUENCE OF SELECTIVE LIGHT

V. V. Zhmurko¹, O. O. Avksentieva¹, Y. D. Batuyeva¹

V. N. Karazin Kharkiv National University, 4 Svoboda Sq., Kharkiv, 61022, Ukraine

e-mail: batuyeva96@gmail.com

Submitted July 16, 2021; Revised December 22, 2021;

Accepted February 10, 2022

Background: Light is a multifaceted exogenous factor that plays an important role in plant growth and development. The spectral composition of light is determinative for the regulation of photomorphogenetic processes in plants. Nowadays plants have several groups of photoreceptors that include receptors of red (RL) and far red light (FRL) — phytochromes; receptors of UV-A, blue (BL) and green (GL) light — cryptochromes, phototropins, proteins of the ZEITLUPE family, as well as the UV-B receptor — UVR8 protein. One of the possible mechanisms that realize an activation of photoreceptor systems in the plant may be concerned with carbohydrate metabolism. The research of morphogenetic reactions of seedlings under the action of selective light irradiation by activating photoreceptor systems is important for understanding the mechanisms of regulation of the program of plant organism's ontogenesis.

The aim of this study was to investigate the effect of selective light of different spectrum: RL (660 nm), GL (530 nm) and BL (450 nm) on growth reactions, morphogenesis and content of soluble carbohydrate in axial organs of seedlings of long-day plants.

Materials and methods: 10-day etiolated seedlings of pea Maecenat variety were used for experiments. Activation of photoreceptor systems by red (RL, 660nm), green (GL, 530nm) and blue (BL, 450nm) light was performed for 5 days for 30 minutes using LED matrices. The growth reaction, morphogenesis and the content of soluble mono- and oligosugars in the axial organs of seedlings were analyzed.

Results: The axial organs of seedlings differ in their response to irradiation with selective light. The root system is more sensitive to the action of selective light than the shoot of the seedlings of the long-day plants of the pea Maecenat variety. Activation of photoreceptor systems stimulates growth processes, activates the processes of photomorphogenesis and the biosynthesis of oligosugars *de novo*, most likely sucrose. Among the spectra of selective light, the maximum stimulating effect is shown by irradiation of the GL (530 nm) in the reactions of the aboveground part and roots. RL (660 nm) and BL (450 nm) show opposite effects: RL initiates a photomorphogenetic program of shoot part, and BL has a greater effect on photomorphogenesis of root system.

Conclusions: Different levels of growth, morphogenetic processes and changes in the content of soluble carbohydrates are probably related to the ability of photoreceptor systems to activate the realization of different ways of photomorphogenesis in the axial organs of seedlings under the influence of selective light of a certain spectrum.

KEY WORDS: *Pisum sativum* L.; selective red light (660 nm); green light (530 nm); blue light (450 nm); photomorphogenesis; soluble carbohydrates.