

Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна
Міністерство освіти і науки України

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

БАТУЄВА ЄВГЕНІЯ ДМИТРІВНА

УДК 581.1.043:535-1/-3]:[633.34+633.358](043.5)

ДИСЕРТАЦІЯ

**Роль селективного світла в регуляції морфогенетичних та
біосинтетичних процесів рослин різних фотоперіодичних груп на ранніх
етапах онтогенезу**

Спеціальність 091 – Біологія
(Галузь знань 09 - Біологія)

Подається на здобуття наукового ступеня доктора філософії

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей,
результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

_____ Є.Д. Батуєва

Науковий керівник:

Ольга АВКСЕНТЬЄВА, кандидат біологічних наук, доцент

Харків 2023

АНОТАЦІЯ

Батуєва Є.Д. Роль селективного світла в регуляції морфогенетичних та біосинтетичних процесів рослин різних фотоперіодичних груп на ранніх етапах онтогенезу. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 – Біологія (Галузь знань 09 – Біологія). – Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна Міністерства освіти і науки України, Харків, 2023.

Дисертацію присвячено дослідженню світлового сигналінгу через активацію фоторецепторних систем шляхом опромінення селективним світлом трьох спектрів (ЧС $\lambda = 660$ нм, ЗС $\lambda = 530$ нм, СС $\lambda = 450$ нм) у прояві ростових, морфогенетичних та біосинтетичних реакцій осьових органів проростків бобових рослин різних фотоперіодичних груп (довгоденних - ДДР, короткоденних - КДР та нейтральноденних - НДР).

Світло в рослинному організмі є не тільки джерелом енергії, але виступає як інформаційний сигнал, що регулює процеси росту, морфогенезу та розвитку рослин. Відомо, що рослини сприймають світловий сигнал за допомогою п'яти фоторецепторних систем: системи фітохромів, що є сенсорами червоного (ЧС) і далеко-червоного (ДЧС) світла; криптохромів та фототропінів, білків сімейства ZEITLUPE, які реагують на синє (СС) світло; F-вох-білків, рецепторів UV-B спектру. Одним з основних фоторецепторних комплексів рослин є система фітохромів, яка сприймає сигнал в області червоного (660 нм) і далеко-червоного світла (730 нм). Фітохромна система контролює практично весь хід індивідуального розвитку рослин – від проростання насіння до зацвітання і плодоношення, а саме – процеси фотосинтезу, утворення продуктів асиміляції, біологічно активних речовин, перехід до цвітіння, спокою, продуктивність рослин та ін. Рецепторними системами, що сприймають синє світло, є криптохроми, комплекси фототропінів та білків сімейства ZEITLUPE. Довгий час вважалося, що

зелене світло є фізіологічно неактивною частиною спектра. Однак за сучасних досліджень було відзначено, що певний баланс зеленого і синього світла є дуже важливим для ефекту уникнення тіні. На даний час рецептор зеленого світла невідомий, проте припускається, що в рецепції цієї частини спектра бере участь фітохромна та криптохромна системи.

Інтеграція цих систем дозволяє рослинному організму отримувати інформацію про інтенсивність освітлення, його спектральний склад, тривалість світлового дня, а також температуру оточуючого середовища, присутність патогенів, сусідів-конкурентів та іншу інформацію стосовно факторів оточення. Рослина, сприймаючи світло шляхом фоторецепції, синхронізує фактори довкілля з внутрішніми фізіолого-біохімічними процесами, що призводить до зміни перебігу процесів росту, морфогенезу та розвитку рослин.

Фоторецепторний сигналінг в рослинному організмі реалізується у взаємозв'язку з іншими сигнальними шляхами – трофічним, фітогормональним та через компоненти антиоксидантної системи. Крім того фізіологічна відповідь рослини залежить від взаємодій органів цілісного рослинного організму.

Трансдукція фотоперіодичного сигналу в рослинному організмі також здійснюється за участю фітохромів та криптохромів, які координують циркадну ритміку рослини і регулюють процес переходу до цвітіння. Але вивчення специфічної відповіді фоторецепторних систем на опромінення селективним світлом та їх зв'язку з фотоперіодичною реакцією рослинного організму на сьогодні є малодослідженим.

Як правило, переважна більшість досліджень ефектів активації фоторецепторів проведена з модельним об'єктом *Arabidopsis thaliana* та іншими рослинами без урахування їх фотоперіодичної реакції. Такий підхід, до певної міри, звужує уявлення щодо можливого прояву специфічності ефектів активації фоторецепторів у рослин різних екологічних груп з різним типом фотоперіодичної реакції.

В сучасних умовах глобальних змін клімату та нестабільних і несприятливих погодних умов все більшого розповсюдження набувають технології культивування рослин у контрольованих умовах. Поширені новітні технології світлокультури, що використовуються за розвитку «міського сільського господарства (urban agriculture)», культивування мікрогрину, технології гроубоксів, гідропоніки та ін. потребують теоретичного обґрунтування використання світлового фактору з урахуванням специфічної реакції рослин в залежності від їх екологічної групи в тому числі і фотоперіодичної реакції, що є також малодослідженим на наш час.

Отже вивчення ефектів світлового сигналіngu через активацію фоторецепторних систем шляхом фотоопромінення селективним світлом та прояв фізіологічної відповіді організму в залежності від фотоперіодичної реакції рослин має важливе теоретичне та практичне значення.

Тому метою даного дослідження було провести комплексне дослідження ефектів дії фотоопромінення селективним світлом трьох спектрів – червоного (ЧС $\lambda = 660$ нм), зеленого (ЗС $\lambda = 530$ нм) та синього (СС $\lambda = 450$ нм) на ростові, морфогенетичні та біосинтетичні процеси в проростках бобових рослин з різною фотоперіодичною реакцією за умов фотоіндукції та світлокультури.

Завдання роботи

- провести дослідження фотоопромінення у регуляції проліферативної активності корневих меристем за фотоіндуктивної дії селективного світла трьох спектрів;
- вивчити вплив опромінення селективним світлом на процеси росту та фотоморфогенезу в осьових органах бобових рослин різних фотоперіодичних груп за фотоіндукції та умов світлокультури;
- дослідити роль активації фоторецепторів та культивування в умовах світлокультури в регуляції біосинтетичних процесів - вмісту розчинних вуглеводів та білків у проростків бобових рослин з контрастною фотоперіодичною реакцією

- дослідити зміни фітогормонального балансу в осьових органах проростків різних фотоперіодичних груп за дії селективного світла трьох спектрів (ЧС $\lambda = 660$ нм, ЗС $\lambda = 530$ нм, СС $\lambda = 450$ нм).

- проаналізувати пролонговану відповідь антиоксидантної системи (АОС) досліджуваних проростків за індуктивного впливу фотоопромінення та умов світлокультури на дію монохроматичного світла різного спектру.

У першому розділі роботи представлено аналітичний огляд сучасної наукової періодики щодо структури та механізмів фоторецепції фітохромів, криптохромів, сигнальних шляхів фоторецепторів та їх зв'язок з іншими сигнальними шляхами, у тому числі фітогормональним. Проаналізовані відомості стосовно морфогенетичної дії світла різного спектру та його вплив на біосинтетичні процеси. Проведено аналіз ролі світлового сигналіngu та фотоперіодичної реакції рослин в ініціації цвітіння, наведено дані про генетичний контроль фотоперіодизму у окремих представників Бобових – гороху посівного та сої культурної.

У другому розділі представлено дві моделі дизайну та методи досліджень, які використовували в роботі.

Модель 1 – дослідження проведені на етиольованих проростках за фотоіндуктивного впливу певного спектру, де реалізація фоторецепторного сигналу здійснюється через активацію фотолабільних форм фоторецепторів

Модель 2 – дослідження в умовах світлокультури, де прояв реакцій фізіологічної відповіді проростка через зміни ростових, морфогенетичних та біосинтетичних процесів відбувається через активацію фотостабільних форм фоторецепторів.

Представлено детальний опис цитогенетичних, мікроскопічних, біохімічних та статистичних методів дослідження, що використані в роботі для оцінки впливу селективного світла на ростову реакцію, зміни вмісту водорозчинних вуглеводів, білку, активності фітогормонів-антагоністів (ІОК та АБК), стану деяких компонентів антиоксидантної системи (АОС) – вмісту

перекису водню та активності ферментів її катаболізму - пероксидази та каталази.

У розділах 3-5 наведені результати експериментів за моделі дослідження фотоіндуктивного впливу селективного світла. Показано, що ростова реакція, проліферативна активність корневих меристем та біосинтетичні процеси у відповідь на фотоопромінення етиольованих проростків бобових залежать від їх фотоперіодичної реакції. Проростки ДДР гороху сорту Меценат максимально реагують на дію селективного світла ЗС $\lambda = 530$ нм шляхом активації ростової реакції – збільшення біомаси обох осьових органів та стимуляції проліферативної активності корневих меристем. Біосинтетичні процеси також активуються за фотовпливу ЗС – збільшується вміст розчинних вуглеводів за рахунок їх основної транспортної форми – сахарози, яка також виступає в ролі сигнальної молекули, активується ІОК в кореневій системі проростків та збільшується вміст перекису водню і зростає активність ферментів антиоксидантної системи – каталази та пероксидази.

Встановлено, що у етиольованих проростках КДР сорту Хаджибей сої культурної найбільш виражені реакції спостерігалися за дії ЧС та СС. За опромінення СС спостерігалось збільшення довжини осьових органів проростків, у той час коли на біомасу проростків мало вплив опромінення ЧС. Встановлено чутливість корневих меристематичних клітин до опромінення ЧС та СС. За дії цих спектрів відбувається розкриття сім'ядолей, збільшення діаметру кореневої шийки та збільшення кількості бічних коренів, тобто фоторецептори ЧС та СС приймають участь у регуляції морфогенетичних процесів проростків КДР сої культурної.

На вміст цукрів у проростках КДР сої культурної, як і на проростки ДДР гороху, впливало опромінення ЗС, але протилежним чином - сприяло зниженню їх вмісту, але білків у проростках КДР сої опромінення ЧС та СС суттєво впливало – сприяло збільшенню кількості розчинного білку в осьових органах. На активність ІОК та АБК у проростках максимальний

вплив відбувався за опромінення СС. Активність АБК в обох частинах проростків знижувалася за дії СС. На вміст перекису водню також впливало в основному опромінення СС, хоча у підземній частині також спостерігалось збільшення вмісту за опромінення ЧС.

У проростків НДР була продемонстрована відсутність чутливості корневих меристематичних клітин до опромінення селективним світлом. Вміст розчинних вуглеводів у проростках НДР сої культурної зменшувався за опромінення селективним світлом у надземній частині проростку та водночас збільшувався у кореневій частині. Оскільки при цьому загальний вміст вуглеводів змінювався неістотно, ми припускаємо, що зміни вмісту в осьових органах проростків пов'язані лише з перерозподілом вуглеводів, а не їх додатковим синтезом. На відміну від інших процесів у проростках НДР сої культурної, на вміст розчинного білку найбільший ефект мало опромінення ЗС, хоча вплив за опромінення ЧС та СС також спостерігався. На активність ІОК також впливало опромінення СС, коли на активність АБК в осьових органах опромінення селективним світлом не впливало. Також не спостерігалось зміни вмісту перекису водню за дії селективного світла. На активність пероксидази впливало опромінення СС – у надземній частині, та ЧС – у підземній, у той час коли на активність каталази опромінення селективним світлом не впливало. Таким чином, окремі аспекти біохімічних процесів у проростках НДР не підлягають фоторецепторному контролю за фотоіндуктивного впливу, що можливо пов'язане саме з автономним шляхом розвитку фотоперіодично нейтральних рослин.

У шостому розділі продемонстровані результати дослідів за моделі дослідження впливу селективного світла в умовах світлокультури. За вирощування в умовах світлокультури ростова реакція проростків була однаковою, незалежно від фотоперіодичної реакції рослин. За опромінення ЗС та СС спостерігалось видовження проростків, коли реакція на опромінення ЧС була подібною до контролю – вирощування за дії БС, що ми можемо пов'язати з регуляторною дією саме фітохромної системи. Суха

біомаса проростків з різною ФПР за опромінення селективним світлом була різною, хоча були встановлені ефекти фотоперіодично-чутливих проростків до опромінення світлом усіх досліджуваних спектрів та нечутливість НДР проростків до опромінення ЗС.

Оскільки за вирощування в умовах світлокультури проростки переходили на автотрофне живлення, спостерігалось збільшення частки моноцукрів у проростках. Зміни вмісту розчинних вуглеводів відбувалися за дії селективного світла у всіх досліджуваних проростків, незалежно від їх ФПР. При цьому, як і у дослідженнях індуктивної дії світла, у пагонах проростків ДДР гороху посівного та КДР сої культурної реакція на опромінення ЗС була протилежною. За культивування проростків в умовах світлокультури спостерігалось також збільшення частки розчинних білків у надземній частині, що можливо пов'язано з збільшенням вмісту основного ферменту фотосинтезу РУБІСКО, а отже, й переходом проростків до фотосинтезу. Активність фітогормонів у надземній частині досліджуваних змінювалась за дії опромінення світлом усіх досліджуваних спектрів, а у підземній частині спостерігався вплив світла конкретного спектра на активність ІОК та АБК: на проростки ДДР гороху впливало опромінення СС, на проростки КДР сої культурної – ЗС та СС, а на проростки НДР сої культурної – лише ЧС та лише на активність ІОК. Вміст перекису водню у проростках змінювався у фотоперіодично-чутливих рослинах за опромінення селективним світлом окремого спектру, коли у проростках НДР сої кількість перекису водню за опромінення селективним світлом була однаковою, змінювався лише розподіл між осьовими органами. Активність ферментів АОС при цьому також зазнавала змін за дії селективного світла, але яскраво-вираженого впливу ФПР досліджуваних проростків на стан АОС не виявлено.

Встановлено, що за культивування проростків в умовах світлокультури, фотоперіодична реакція рослин не грає значної ролі у ростових та морфогенетичних процесах на ранніх етапах онтогенезу.

Таким чином, у роботі вперше проведено комплексне дослідження фотоопромінення трьох спектрів (ЧС $\lambda = 660$ нм, ЗС $\lambda = 530$ нм, СС $\lambda = 450$ нм) на взаємозв'язок ростових, морфогенетичних та біосинтетичних процесів в осьових органах етиольованих проростків бобових рослин з різною фотоперіодичною реакцією. Встановлено, що біологічні ефекти ростових та біосинтетичних процесів на фотоіндуктивний вплив селективного світла залежать від фотоперіодичної реакції рослин та проявляються вже на ранніх етапах їх онтогенетичного розвитку. Вперше показано, що активація фоторецепторних систем у проростків бобових рослин з контрастною фотоперіодичною реакцією здійснюється селективним світлом певного спектру – ДДР горох посівний сорт Меценат реагує на опромінення ЗС $\lambda = 530$ нм, КДР соя культурна сорт Хаджибей – на фотовплив ЧС $\lambda = 660$ нм. Проведено аналіз реакцій відповідей на опромінення селективним світлом у осьових органах проростків (надземній та підземній частинах) та встановлено органоспецифічність складу та активності фоторецепторів незалежно від фотоперіодичної реакції рослин – у гіпокотиліях переважають фітохроми, а у кореневій системі криптохроми та фототропіни. Проаналізовано зв'язок світлового сигналу проростків бобових різних фотоперіодичних груп з іншими сигнальними шляхами регуляції росту та розвитку рослинного організму – трофічним, фітогормональним сигналінгом та компонентами антиоксидантної системи. Показана переважна роль світлового сигналу певного спектру як джерела енергії, а не регуляторного фактору при культивуванні проростків за умов світлокультури.

Ключові слова: *Pisum sativum* L., *Glycine max* (L.) Merr., фотоопромінення, селективне світло ЧС $\lambda = 660$ нм, ЗС $\lambda = 530$ нм, СС $\lambda = 450$ нм, фотоперіодична реакція, ростові процеси, мітотичний індекс, фотоморфогенез, розчинні вуглеводи, білок, фітогормони, антиоксидантна система, світлокультура.

ABSTRACT

Batuieva Y.D. The role of selective light in regulation of morphogenetic and biosynthetic processes of plants of different photoperiodic groups at the early stages of ontogenesis. – Qualifying scientific work: a manuscript..

The dissertation for the Doctor of Philosophy's degree, the specialty 091 – Biology (field of knowledge 09 – Biology). - V. N. Karazin Kharkiv National University, Ministry of Education and Science of Ukraine, Kharkiv, 2023.

The dissertation is devoted to the study of light signaling through the activation of photoreceptor systems by selective light irradiation of three spectra (RL $\lambda = 660$ nm, GL $\lambda = 530$ nm, BL $\lambda = 450$ nm) in the manifestation of growth, morphogenetic and biosynthetic reactions of the axial organs of legume seedlings of different photoperiodic groups (long-day plant LDP, short-day plant SDP and neutral-day plant NDP).

Light for a plant organism is not only a source of energy, but also acts as an information signal that regulates the processes of growth, morphogenesis and development. It is known that plants perceive a light signal with the help of five photoreceptor systems: the phytochrome system, which is a sensor of red (RL) and far-red (FRL) light; cryptochromes and phototropins, proteins of the ZEITLUPE family, that react to blue (SS) light; F-box proteins, receptors of the UV-B spectrum. One of the main photoreceptor complexes of plants is the phytochrome system, which perceives a signal in the region of red (660 nm) and far-red light (730 nm). The phytochrome system controls almost the whole course of individual plant development - from seed germination to flowering and fruiting: the processes of photosynthesis, the formation of assimilation products, biologically active substances, transition to flowering, dormancy, plant productivity, etc. Receptor systems that perceive blue light are cryptochromes, complexes of phototropins and proteins of the ZEITLUPE family. For a long time, it was considered that green light is a physiologically inactive part of the spectrum. However, according to modern studies, a certain balance of green and blue light is very important for the shadow avoidance effect. Currently, the receptor for green light is unknown, but it

is assumed that the phytochrome and cryptochrome systems are involved in the reception of this part of the spectrum.

The integration of these systems allows the plant organism to receive information about the intensity of light, its spectral composition, the duration of the daylight hours, as well as the temperature of the surrounding environment, the presence of pathogens, competing neighbors and other information about environmental factors. The plant perceiving light through photoreception, synchronizes environmental factors with internal physiological and biochemical processes, that leads to changes in the course of growth processes, morphogenesis and plant development.

Photoreceptor signaling in plants is realized in connection with other signaling pathways – trophic, phytohormonal, and through the components of the antioxidant system. In addition, the physiological response of the plant depends on the interactions of the organs of the whole plant organism.

Transduction of the photoperiodic signal in the plant organism is also carried out with the participation of phytochromes and cryptochromes, which coordinate the plant's circadian rhythm and regulate the transition to flowering. But the study of the specific response of photoreceptor systems to irradiation with selective light and their connection with the photoperiodic response of the plant organism is currently poorly researched.

The vast majority of studies of photoreceptor's activation effects have been conducted with the model object *Arabidopsis thaliana* and other plants without counting their photoperiodic response. This approach, to a certain extent, narrows the idea of the possible manifestation of specificity of photoreceptor activation's effects in plants of different ecological groups with different photoperiodic response.

In today's conditions of global climate changes and unstable and adverse weather conditions, technologies for cultivating plants in controlled conditions are becoming increasingly widespread. The latest technologies of light culture, which are used for the development of "urban agriculture", cultivation of microgreens,

technologies of «grow boxes», hydroponics, etc., are widespread. need a theoretical justification for the use of the light factor, taking into account the specific reaction of plants depending on their ecological group, including the photoperiodic reaction, which is also poorly researched at the moment.

So, the study of the effects of light signaling through the activation of photoreceptor systems by photoirradiation with selective light and the manifestation of the physiological response of the organism depending on the photoperiodic response of plants has important theoretical and practical significance.

Therefore, the purpose of this study was to conduct a comprehensive study of the effects of photoirradiation with selective light of three spectra - red (RL $\lambda = 660$ nm), green (GL $\lambda = 530$ nm) and blue (BL $\lambda = 450$ nm) on growth, morphogenetic and biosynthetic processes in seedlings of leguminous plants with different photoperiodic response under conditions of photoinduction and light culture.

Research tasks:

- conduct research of role of photoirradiation in the regulation of the proliferative activity of root meristems under the photoinductive effect of selective light of three spectra;
- to study the influence of selective light irradiation on growth processes and photomorphogenesis in the axial organs of legums with different photoperiodic response under photoinduction and light culture conditions;
- to investigate the role of photoreceptor activation and cultivation under light culture conditions in the regulation of biosynthetic processes - the content of soluble carbohydrates and proteins in the seedlings of leguminous plants with a contrasting photoperiodic response
- to investigate changes in the phytohormonal balance in the axial organs of seedlings of different photoperiodic groups under the action of selective light of three spectra (RL $\lambda = 660$ nm, GL $\lambda = 530$ nm, BL $\lambda = 450$ nm).

- to analyze the prolonged response of the antioxidant system (AOS) of the studied seedlings on the action of monochromatic light of different spectrum under inductive influence of photoirradiation and light culture conditions.

In the first chapter the work presents an analytical review of modern scientific periodicals on the structure and mechanisms of photoreception of phytochromes, cryptochromes, signaling pathways of photoreceptors and their connection with other signaling pathways, including phytohormonal signaling pathways. Information about the morphogenetic effect of light of different spectrum and its influence on biosynthetic processes is analyzed. The analysis of the role of light signaling and the photoperiodic reaction of plants in the initiation of flowering is carried out, data on the genetic control of photoperiodism in certain representatives of Legumes - pea and soybean - were provided.

In the second chapter two design models and methods, that were used in the work, are presented.

Model 1 – studies were conducted on etiolated seedlings under the photoinductive influence of a certain spectrum, where the photoreceptor signal is implemented through the activation of photolabile forms of photoreceptors

Model 2 – research in the conditions of light culture, where the manifestation of the reactions of the seedling's physiological response due to changes in growth, morphogenetic and biosynthetic processes occurs through the activation of photostable forms of photoreceptors.

A detailed description of the cytogenetic, microscopic, biochemical and statistical research methods used in the work to assess the effect of selective light on the growth response, changes in the content of soluble carbohydrates, proteins, the activity of phytohormones-antagonists (IAA and ABA), the state of some components of the antioxidant system (AOS) – the content of hydrogen peroxide and the activity of its catabolism enzymes - peroxidase and catalase.

In chapters 3-5 the results of experiments based on research models of the photoinductive effect of selective light are given. It was shown that the growth response, proliferative activity of root meristems and biosynthetic processes in

response to photoirradiation of etiolated legume seedlings depend on their photoperiodic response. LDP pea seedlings of the Mecenat variety maximally respond to the action of selective light of GL $\lambda = 530$ nm by activating the growth reaction - increasing the biomass of both axial organs and stimulating the proliferative activity of root meristems. Biosynthetic processes are also activated under the photo-influence of GL - the content of soluble carbohydrates increases due to their main transport form - sucrose, which also acts signal role.

It was established that the most pronounced reactions were observed in the etiolated SDP seedlings of the Hajibey variety of soybean under the effects of RL and BL. An increase in the length of the axial organs of seedlings was observed during BL irradiation, while the biomass of seedlings was not affected by RL irradiation. The sensitivity of root meristematic cells to RL and BL irradiation was established. Under the action of these spectra, the cotyledons open, the diameter of the root neck increases, and the number of lateral roots increases, that is, photoreceptors RL and BL participate in the regulation of morphogenetic processes of SDP seedlings of soybean.

The content of sugars in the seedlings of the SDP of soybean, as well as in the seedlings of the LDP of pea, was affected by GL irradiation, but in the opposite way - it contributed to a decrease in their content, but the proteins in the seedlings of the SDP of soybean were significantly affected by RL and BL irradiation - it contributed to an increase in the amount of soluble protein in the axial organs . The maximum effect on the activity of IAA and ABA in seedlings occurred during BL irradiation. The activity of ABA in both parts of seedlings decreased under the influence of BL. The content of hydrogen peroxide was also mainly affected by BL exposure, although an increase in the content was also observed in the underground part due to exposure of RL.

The lack of sensitivity of root meristematic cells to irradiation with selective light was demonstrated in NDP seedlings. The content of soluble carbohydrates in the NDP seedlings of soybean decreased under exposure to selective light in the aerial part of the seedling and at the same time increased in the root part. Since at

the same time the total content of carbohydrates changed insignificantly, we assume that the changes in the content in the axial organs of the seedlings are related only to the redistribution of carbohydrates, and not to their additional synthesis. In contrast to other processes in the seedlings of soybean, the soluble protein content had the greatest effect of exposure to GL, although the effect of exposure to RL and BL was also observed. IAA activity was also affected by BL irradiation, while ABA activity in axial organs was not affected by selective light irradiation. Also, there was no change in the content of hydrogen peroxide under the influence of selective light. The activity of peroxidase was affected by irradiation of BL - in the above-ground part, and RL - in the underground part, while the activity of catalase was not affected by irradiation with selective light. Thus, certain aspects of biochemical processes in the seedlings of the NDP are not subject to photoreceptor control under photoinductive influence, which is possibly related to the autonomous development path of photoperiodically neutral plants.

In the sixth chapter the results of experiments based on research models of the influence of selective light in conditions of light culture are demonstrated. During growing in light culture, the growth response of seedlings was the same, regardless of the photoperiodic response of the plants. Elongation of seedlings was observed under GL and BL irradiation, when the reaction to RL irradiation was similar to the control - growing under the action of white light, which we can associate with the regulatory action of the phytochrome system itself. The dry biomass of seedlings with different PPR under selective light irradiation was different, although the effects of photoperiodically sensitive seedlings to light irradiation of all studied spectra and the insensitivity of NDP seedlings to GL irradiation were established.

Since as the seedlings switched to autotrophic nutrition during cultivation in light culture, an increase in the proportion of monosaccharides in the seedlings was observed. Changes in the content of soluble carbohydrates occurred under the influence of selective light in all studied seedlings, regardless of their PPR. At the same time, as in the studies of the inductive effect of light, in the shoots of the

seedlings of the LDP of pea and the SDP of soybean, the cultural reaction to the irradiation of GL was the opposite. An increase in the proportion of soluble proteins in the above-ground part was also observed during the cultivation of seedlings in light culture, which may be associated with an increase in the content of the main enzyme of photosynthesis RUBISCO, and therefore, the transition of seedlings to photosynthesis. The activity of phytohormones in the above-ground part of the studied plants changed under the action of light irradiation of all studied spectra, and in the underground part, the influence of light of a specific spectrum on the activity of IAA and ABA was observed: the LDP seedlings of pea were affected by BL irradiation, the SDP seedlings of soybean were affected by GL and BL, and the seedlings of NDP of soybean were affected only by RL and only on the activity of IAA. The content of hydrogen peroxide in seedlings changed in photoperiodically sensitive plants under selective light irradiation of different spectrum, when in NDP soybean seedlings the amount of hydrogen peroxide under selective light irradiation was the same, only the distribution between axial organs changed. At the same time, the activity of AOS enzymes also underwent changes under the influence of selective light, but no pronounced influence of PPR of the studied seedlings on the state of AOS was found.

It was established that during the cultivation of seedlings in light culture, the photoperiodic reaction of plants does not play a significant role in growth and morphogenetic processes at the early stages of ontogenesis.

Thus, for the first time, the work carried out a comprehensive study of photoirradiation of three spectra (RL $\lambda = 660$ nm, GL $\lambda = 530$ nm, BL $\lambda = 450$ nm) on the relationship of growth, morphogenetic and biosynthetic processes in the axial organs of etiolated seedlings of legumes with different photoperiodic reaction. It has been established that the biological effects of growth and biosynthetic processes on the photoinductive effect of selective light depend on the photoperiodic response of plants and are manifested already at the early stages of their ontogenetic development. It was shown for the first time that the activation of photoreceptor systems in the seedlings of leguminous plants with a contrasting

photoperiodic reaction is carried out by selective light of a certain spectrum - the LDP of pea Maecenat variety reacts to the irradiation of GL $\lambda = 530$ nm, the SDP soybean of Hajibey variety reacts to the photoinfluence of the RL $\lambda = 660$ nm. An analysis of responses to selective light irradiation in the axial organs of seedlings (aboveground and underground parts) was carried out, and the organ specificity of the composition and activity of photoreceptors was established, regardless of the photoperiodic response of plants - phytochromes prevail in hypocotyls, and cryptochromes and phototropins prevail in the root system. The connection of the light signal of leguminous seedlings of different photoperiodic groups with other signaling pathways regulating the growth and development of the plant organism - trophic, phytohormonal signaling and components of the antioxidant system - was analyzed. The predominant role of a light signal of a certain spectrum as a source of energy, rather than a regulatory factor in the cultivation of seedlings in light culture conditions, is shown.

Keywords: *Pisum sativum* L., *Glycine max* (L.) Merr., photoirradiation, selective light RL $\lambda = 660$ nm, GL $\lambda = 530$ nm, BL $\lambda = 450$ nm, photoperiodic response, growth processes, mitotic index, photomorphogenesis, soluble carbohydrates, protein, phytohormones, antioxidant system, light culture.

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Публікації у наукових фахових періодичних виданнях України:

1. Авксентьєва О.О., Батуєва Є.Д. Вплив червоного світла (660 нм) на проліферативну активність та ростові реакції у проростків рослин з контрастною фотоперіодичною реакцією. Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія». 2020. № 34 (34). С. 151-162. DOI: 10.26565/2075-5457-2020-34-16 9 (*Особистий внесок здобувача: аналіз літературних джерел, проведення експериментів з дослідження МІ за фотовпливу ЧС (660 нм), статистичний аналіз та обговорення отриманих результатів, участь у написанні окремих розділів статті*)

2. Авксентьєва О.О., Батуєва Є.Д. Вплив селективного світла на ростову реакцію та антиоксидантну систему проростків *Pisum sativum* L. Фактори експериментальної еволюції організмів: Зб. наук.пр. Київ: Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавілова. 2021. Т 29. С. 179-184. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v29.1428> (*Особистий внесок здобувача: аналіз літературних джерел, участь в експериментальній частині роботи з визначення ростових параметрів та стану антиоксидантної системи за фотовпливу, аналіз та обговорення результатів досліджень, участь у написанні окремих розділів статті*)

3. Батуєва Є.Д., Авксентьєва О.О. Регуляція селективним світлом мітотичної активності корневих меристем та ростових процесів проростків сої культурної з контрастною фотоперіодичною реакцією. Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія». 2022. № 38 (38). С.53-61. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2022-38-6>. (*Особистий внесок здобувача: аналіз літературних джерел, проведення досліджень проліферативної активності корневих меристематичних клітин та ростової реакції за дії селективного світла, статистичний аналіз та обговорення результатів досліджень, участь у написанні окремих розділів статті*)

4. Батуєва Є.Д., Авксентьєва О.О. Вміст розчинних вуглеводів та білків в проростках сортів сої з контрастною фотоперіодичною реакцією за впливу селективного світла. Фактори експериментальної еволюції організмів: Зб. наук.пр. Київ: Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавілова. 2023. Т 33. С. 158-163. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v33.1585> *(Особистий внесок здобувача: аналіз літературних даних за темою, проведення досліджень впливу опромінення на вміст розчинних вуглеводів та білків, статистичний аналіз та обговорення результатів досліджень, участь у написанні окремих розділів статті)*

Публікації у наукових фахових виданнях України, які входять до міжнародних наукометричних баз Scopus або Web of Science:

5. Жмурко В.В., Авксентьєва О.О., Батуєва Є.Д. Фотоморфогенез та вміст вуглеводів у осьових органах проростків гороху посівного за дії селективного світла. Біофізичний вісник. Biophysical Bulletin. 2022. Т.47. С.27–39. <https://doi.org/10.26565/2075-3810-2022-47-03> (Scopus) *(Особистий внесок здобувача: аналіз літературних джерел за темою, проведення експериментів з визначення ростових і морфогенетичних характеристик та вмісту розчинних вуглеводів за фотовпливу, статистичний аналіз та обговорення результатів досліджень, участь у написанні окремих розділів статті)*

Наукові публікації, що додатково відображають результати дослідження:

6. Avksentieva O.O., Batuyeva Y.D. Influence of selective light on rhyso-genesis in seedling of plants contrasted by photoperiodic reaction. Actual problems of natural sciences: modern scientific discussions: Collective monograph. Baltija Publishing. 2020. P. 1-17. *(Глава у колективній монографії) (Особистий внесок здобувача: аналіз літературних джерел, участь в експериментальній частині роботи з вивчення параметрів ризогенезу за опромінення селективним світлом, аналіз та обговорення результатів досліджень, участь у написанні окремих розділів статті)*

Список публікацій, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації:

1. Батуєва Є.Д. Вплив активації фітохромів на ензиматичні процеси у рослин сої з різною фотоперіодичною реакцією. Сьогодення біологічної науки: матеріали II Міжнародної наукової конференції. Суми: ФОП Цьома С. П.. 2018. С. 117. *(Здобувач брала участь в проведенні експериментів, аналізі та обговоренні результатів, написанні тексту рукопису)*

2. Батуєва Є.Д. Ефект активації фітохромів на ріст та розвиток рослин з різною фотоперіодичною реакцією. Актуальні проблеми ботаніки та екології. Матеріали міжнародної конференції молодих учених. Київ. 2019. С. 52. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень, написанні тексту рукопису)*

3. Батуєва Є.Д., Авксентьєва О. О. Вплив червоного світла на морфогенетичні процеси етиольованих проростків довгоденної рослини *Pisum sativum* L. «Сучасна біологія рослин: теоретичні та прикладні аспекти»: тези доповідей V Міжнародної наукової конференції. Харків: ХНУ ім. В.Н. Каразіна. 2020. С. 14 *(Здобувач брала участь в проведенні експериментів, статистичному аналізі та обговоренні отриманих результатів дослідження, написанні тексту рукопису)*

4. Батуєва Є.Д. Вплив червоного світла на ростові реакції та проліферативну активність у рослин контрастних за фотоперіодичною реакцією «Молодь і поступ біології»: збірник тез доповідей XVI Міжнародної наукової конференції студентів і аспірантів. Львів. 2020. С. 205. *(Здобувач брала участь в проведенні експериментів, аналізі та обговоренні результатів досліджень, написанні роботи)*

5. Vasily Zhmurko, Olha Avksentieva, Yevheniia Batuieva Effect of phytochromes activation on physiological and biochemical processes in plants with different types of development. Al-Farabi International Congress on Applied Sciences. “Nakhchivan” University, Azerbaijan. 2021. Abstract book. P.99. *(Здобувач приймала участь у проведенні експериментів за темою,*

статистичному аналізі та обговоренні результатів досліджень, написанні тексту рукопису)

6. Batuieva Y.D., Avksentieva O.O., Udod Yu.O. Activity of phytohormones-antagonists in axial organs of seedlings under irradiation of selective light. 14th International conference on engineering & natural sciences. Sivas. Turkey: Sivas Science and Technology University. 2022. P.169. *(Здобувач брала участь в проведенні експериментів за темою, аналізі та обговоренні результатів, написанні тексту рукопису)*

7. Batuieva E.D., Avksentieva O. O., Udod Yu. O. Activity of phytohormones in axial organs of *Pisum sativum* L. seedlings due to activation of photoreceptor systems. International scientific conference “Natural resource potential, ecology, and sustainable development of administrative units of the Republic of Latvia and Ukraine amidst EU legislative requirements”: conference proceedings. Riga, Latvia : “Baltija Publishing”. 2022. P. 13-17. <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-235-7-3>. *(Здобувач брала участь у проведенні експериментів, статистичному аналізі та обговоренні отриманих результатів дослідження, написанні тексту рукопису)*

8. Batuieva Y. D., Avksentieva O. O. The content of soluble carbohydrates in axial organs of etiolated soybean seedlings under the activation of photoreceptor systems by selective light. Біологічні дослідження 2022: збірник наукових праць. Житомир: ПП «Євро-Волинь». 2022. С. 45-48.9. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень, написанні тексту рукопису)*

9. Batuieva Y.D., Avksentieva O.O. Callusogenesis and in vitro morphogenesis of bean plants with contrast photoperiodic reaction by red light exposure. International scientific and practical conference «Ideas and innovations in natural sciences.": conference proceedings. Lublin: Publishing House “Baltija Publishing”. 2021. P. 25-29. <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-047-6-5> *(Здобувач приймала участь у проведенні експериментів за темою, статистичному аналізі та обговоренні результатів досліджень, написанні тексту рукопису)*

10. Батуєва Є. Д., Городнічева А. О., Авксентьєва О. О. Морфогенетична та протекторна дія червоного світла на проростки гороху посівного за дії біотичного стресу. Генетика і селекція в сучасному агрокомплексі. Матеріали VII всеукраїнської науково-практичної конференції. Умань. 2022. С. 9-12. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень, написанні тексту рукопису)*

11. Батуєва Є.Д., Авксентьєва О. О. Вплив світлодіодного опромінення різного спектру на ростову реакцію проростків *Glycine Max (L.) Merr* з контрастною фотоперіодичною реакцією в умовах світлокультури. International scientific conference “Natural sciences: history, the present time, the future, EU experience”: conference proceedings. Riga, Latvia: «Baltija Publishing». 2023. P. 12-17. <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-344-6-3> *(Здобувач приймала участь у проведенні експериментів за темою, статистичному аналізі та обговоренні результатів досліджень, написанні тексту рукопису)*

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ	26
ВСТУП.....	27
РОЗДІЛ 1. ФОТОРЕЦЕПТОРНІ СИСТЕМИ В РЕГУЛЯЦІЇ МОРФОГЕНЕТИЧНИХ ТА БІОСИНТЕТИЧНИХ ПРОЦЕСІВ В РОСЛИНАХ	35
1.1 Фотоморфогенез – роль селективного світла (ЧС, ЗС, СС) в морфогенетичних реакціях рослин.....	35
1.2 Біосинтетичні процеси, що регулюються селективним світлом	46
1.3 Трансдукція світлового сигналіngu – внутрішньоклітинні та дистанційні аспекти, зв'язок з іншими сигнальними шляхами в рослині.....	49
1.4 Фітогормональний контроль світлозалежних реакцій рослин	56
1.5 Фоторецепторні системи та фотоперіодична реакція рослин	60
Висновки до розділу 1:	66
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	67
2.1 Рослинний матеріал	67
2.2 Дизайн дослідження.....	70
2.3 Методи дослідження	73
Висновки до розділу 2:	82
РОЗДІЛ 3. ВПЛИВ ОПРОМІНЕННЯ СЕЛЕКТИВНИМ СВІТЛОМ НА РОСТОВУ РЕАКЦІЮ ТА ПРОЛІФЕРАТИВНУ АКТИВНІСТЬ МЕРИСТЕМ ПРОРОСТКІВ РОСЛИН РІЗНИХ ФОТОПЕРІОДИЧНИХ ГРУП	83
3.1 Вплив ЧС, ЗС, СС на ростові процеси осьових органів у проростків бобових рослин с різною ФПР	83
3.2 Вплив селективного світла ЧС, ЗС, СС на мітотичну активність кореневих меристем проростків бобових різних фотоперіодичних груп	89

Висновки до розділу 3:	93
РОЗДІЛ 4. ФОТОМОРФОГЕНЕЗ РОСЛИН РІЗНИХ ФОТОПЕРІОДИЧНИХ ГРУП НА РАННІХ ЕТАПАХ ОНТОГЕНЕЗУ ЗА ДІЇ СЕЛЕКТИВНОГО СВІТЛА.....	94
Висновки до розділу 4:	100
РОЗДІЛ 5. БІОСИНТЕТИЧНІ ПРОЦЕСИ, ЩО РЕГУЛЮЮТЬСЯ СВІТЛОВИМИ СИГНАЛАМИ	101
5.1 Дослідження впливу ЧС, ЗС, СС на вміст розчинних вуглеводів та білків в проростках рослин різних фотоперіодичних груп	101
5.2 Фітогормональний баланс в проростках рослин з різною ФПР за дії опромінення ЧС, ЗС, СС.....	109
5.3 Вплив ЧС, ЗС, СС на показники антиоксидантної системи в проростках бобових різних фотоперіодичних груп	114
Висновки до розділу 5:	120
РОЗДІЛ 6. ДОСЛІДЖЕННЯ ВПЛИВУ СЕЛЕКТИВНОГО СВІТЛА ЧС, ЗС, СС НА ПРОРОСТКИ БОБОВИХ З РІЗНОЮ ФОТОПЕРІОДИЧНОЮ РЕАКЦІЄЮ В УМОВАХ СВІТЛОКУЛЬТУРИ	122
6.1 Вплив селективного світла ЧС, ЗС, СС на ростові та морфогенетичні реакції проростків.....	123
6.2 Біосинтетичні процеси в осьових органах проростків за дії ЧС, ЗС, СС.....	132
6.3 Фітогормональний баланс проростків бобових з різною ФПР за опромінення ЧС, ЗС, СС.....	140
6.4 Вплив ЧС, ЗС, СС на стан антиоксидантної системи проростків рослин різних фотоперіодичних груп.....	144
Висновки до розділу 6:	152
УЗАГАЛЬНЕННЯ.....	155

	25
ВИСНОВКИ	161
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	163
ДОДАТКИ.....	192
ДОДАТОК А.....	192
ДОДАТОК Б	197
ДОДАТОК В.....	203
ДОДАТОК Г	207

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

- ФПР – фотоперіодична реакція
КДР – короткоденна рослина
ДДР – довгоденна рослина
НДР – нейтральноденна рослина
ДЧС – далеко-червоне світло
ЧС – червоне світло
ЗС – зелене світло
СС – синє світло
БС – біле світло
МІ – мітотичний індекс
АОС – антиоксидантна система
АФК – активні форми кисню
ПО – пероксидаза
ІОК – індоліл-оцтова кислота
АБК – абсцизова кислота
UV A – ультрафіолет А
UV B – ультрафіолет В
Phy – фітохром
Cry – криптохром
COP1 – constitutive photomorphogenesis 1
HY5 – elongated hypocotyl 5
PIF – phytochrome-interacting factor

ВСТУП

Обґрунтування вибору теми дослідження.

Дослідження регуляції процесів росту та розвитку рослин є актуальним завданням сучасної фітофізіології, яка є теоретичною основою підвищення продуктивності рослинного організму. На даний момент зміни клімату та нестабільні природні умови призводять до зниження врожайності багатьох культурних рослин. Через це, а також через збільшення населення Землі, залишається актуальним питання можливості вирощування рослин у контрольованих умовах та збільшення їх продуктивності для забезпечення продовольством населення. Сімейство Бобові (*Fabaceae*) є дуже поширеними на Землі рослинами, серед яких є багато сільськогосподарських культур [1]. Зернові представники Бобових використовуються для споживання людиною та тваринами як основне джерело рослинного білка, а також вуглеводів, вітамінів, необхідних мінеральних елементів тощо [2].

Одним із факторів, що регулює процеси росту і розвитку рослин та виконує функцію оптимізації перебігу морфогенетичних процесів зі зміною рівня напруги факторів середовища, є світло. Фоторецепторна система вищих рослин, включає в себе п'ять основних типів ідентифікованих фотосенсорів: фітохроми, що сприймають і трансдукують сигнал червоного (ЧС)/далекого червоного (ДЧС) діапазонів спектра (600-750 нм); криптохроми, фототропіни і F-бок білки ZTL/FKF1/LKP2 – сприймають і трансдукують сигнал синьої та ультрафіолетової (а саме UV-A) область спектра (320-500 нм); фотрецептор ультрафіолету UV-B області (290-320 нм) - білок UVR8 [3]. Сукупність цих фоторецепторів дозволяє рослинному організму орієнтуватися у навколишньому середовищі та реагувати на зміни адекватним чином, регулюючи процеси росту та розвитку. Подібна регуляція є можливою завдяки взаємодії фоторецепторних систем з фітогормональною та трофічною системами рослин, а також сигнальними системами, пов'язаними з продукцією активних форм кисню (АФК) у клітинах [4].

Одним із важливих зовнішніх факторів зміни темпів індивідуального розвитку рослин є фотоперіод. Вважається, що системи фітохромів та криптохромів є основними у сприйнятті і трансдукції фотоперіодичного сигналу. Але було показано, що у фотоперіодично нейтральних ізогенних за генами EE ліній сої ефекти фітохромів на ростові процеси та обмін вуглеводів не проявляються [5]. Літературні дані, одержані у досліджах з модельним об'єктом *Arabidopsis thaliana*, що виступає факультативно довгоденною рослиною, не розкривають біологічні механізми фоторецепторної регуляції розвитку рослин різних фотоперіодичних груп.

Вирощування рослин в умовах світлокультури дозволяє використовувати монохроматичне світло різних спектрів та комбінувати ці спектри для оптимізації ростових та біосинтетичних процесів. Використання світлодіодів дозволяє регулювати інтенсивність освітлення та тривалість впливу, що дозволяє проводити дослідження з впливу окремих характеристик освітлення на ріст та розвиток, у тому числі продуктивність, рослин [6]. При цьому, використання освітлення різного спектрального складу та різної інтенсивності на різних етапах онтогенезу дозволяє оптимізувати ростові процеси рослин, що є досить важливим для вивчення.

Викладене свідчить про доцільність досліджень ефектів активації фоторецепторів на темпи розвитку, морфогенез та фізіолого-біохімічні процеси у рослин з контрастною фотоперіодичною реакцією за використання індуктивного впливу світла та умов світлокультури.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота виконувалась в рамках держбюджетних тем науково-дослідних робіт кафедри фізіології та біохімії рослин і мікроорганізмів біологічного факультету Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна «Дослідження молекулярно-генетичних та фізіолого-біохімічних механізмів яровизаційного та фотоперіодичного контролю онтогенезу рослин *in vivo* та *in vitro*» (№ державної реєстрації 0118U 002104, 01.01.2018-31.12.2020), «Методологія дослідження біологічної природи фотоперіодичної

чутливості рослин за використання комплексної системи генетичних, фізіологічних та біохімічних показників» (№ Держреєстрації 0121U111506, 01.05.2021-31.12.2023) та науково-дослідної роботи за рахунок Фонду розвитку і модернізації наукового та навчально-наукового обладнання Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна «Модернізація наукового та навчально-наукового обладнання лабораторії анатомо-цитологічних досліджень рослин за умов *in vivo* та *in vitro*» (шифр 11Н/8 02.01.2019-27.12.2019).

Мета та завдання дослідження. Мета роботи - провести комплексне дослідження ефектів дії фотоопромінення селективним світлом трьох спектрів – червоного (ЧС $\lambda = 660$ нм), зеленого (ЗС $\lambda = 530$ нм) та синього (СС $\lambda = 450$ нм) на ростові, морфогенетичні та біосинтетичні процеси в проростках бобових рослин з різною фотоперіодичною реакцією.

Завдання роботи

- провести дослідження фотоопромінення у регуляції проліферативної активності корневих меристем за фотоіндуктивної дії селективного світла трьох спектрів;
- вивчити вплив опромінення селективним світлом на процеси росту та фотоморфогенезу в осьових органах бобових рослин різних фотоперіодичних груп за фотоіндукції та умов світлокультури;
- дослідити роль активації фоторецепторів та культивування в умовах світлокультури в регуляції біосинтетичних процесів - вмісту розчинних вуглеводів та білків у проростків бобових рослин з контрастною фотоперіодичною реакцією
- дослідити зміни фітогормонального балансу в осьових органах проростків різних фотоперіодичних груп за дії селективного світла трьох спектрів (ЧС $\lambda = 660$ нм, ЗС $\lambda = 530$ нм, СС $\lambda = 450$ нм).
- проаналізувати пролонговану відповідь антиоксидантної системи (АОС) досліджуваних проростків за індуктивного впливу фотоопромінення та умов світлокультури на дію монохроматичного світла різного спектру.

Об'єкт дослідження – вивчення світлового сигналіngu через активацію фоторецепторних систем шляхом опромінення селективним світлом трьох спектрів рослин різних фотоперіодичних груп та його зв'язок з іншими сигнальними шляхами в рослинному організмі

Предмет дослідження – формування фізіологічної відповіді на світловий сигналіng різного спектру у проростків бобових рослин контрастних фотоперіодичних груп шляхом зміни ростових, морфогенетичних та біосинтетичних процесів

Методи дослідження – цитогенетичні, мікроскопічні та фотографічні – для визначення проліферативної активності корневих меристем; лабораторні та вегетаційні досліди; морфофізіологічні – для аналізу ростової реакції (довжина та біомаса осьових органів проростків) та фотоморфогенезу надземної та кореневої частини проростків; біохімічні – для аналізу вмісту водорозчинних вуглеводів, білків та неферментативних (вміст перекису водню) і ферментативних компонентів (активність пероксидази та каталази) антиоксидантної системи, біотестування – для аналізу активності фітогормонів (ІОК та АБК); статистичні – для визначення ступеня достовірності отриманих результатів дослідження.

Наукова новизна одержаних результатів. Під час виконання роботи отримані такі наукові результати.

Вперше проведено комплексне дослідження фотоопромінення трьох спектрів (ЧС $\lambda = 660$ нм, ЗС $\lambda = 530$ нм, СС $\lambda = 450$ нм) на взаємозв'язок ростових, морфогенетичних та біосинтетичних процесів в осьових органах етиольованих проростків Бобових рослин з різною фотоперіодичною реакцією. Встановлено, що біологічні ефекти ростових та біосинтетичних процесів на фотоіндуктивний вплив селективного світла залежать від фотоперіодичної реакції рослин та проявляються вже на ранніх етапах їх онтогенетичного розвитку. Вперше показано, що активація фоторецепторних систем у проростків бобових рослин з контрастною фотоперіодичною реакцією здійснюється селективним світлом певного

спектру – ДДР горох посівний сорт Меценат реагує на фотоопромінення ЗС $\lambda = 530$ нм, КДР соя культурна сорт Хаджибей – на фотовплив ЧС $\lambda = 660$ нм. Проведено аналіз реакцій відповідей на фотоопромінення селективним світлом у осьових органах проростків (надземній та підземній частинах) та встановлено органоспецифічність складу та активності фоторецепторів незалежно від фотоперіодичної реакції рослин – у гіпокотиллях переважають фітохроми, а у кореневій системі криптохроми та фототропіни. Проаналізовано зв'язок світлового сигналу проростків бобових різних фотоперіодичних груп з іншими сигнальними шляхами регуляції росту та розвитку рослинного організму – цукровим, фітогормональним сигналінгом та антиоксидантною системою. Показана переважна роль світлового сигналу певного спектру як джерела енергії, а не регуляторного фактору при культивуванні проростків за умов світлокультури.

Продовжено дослідження програми фотоморфогенезу етиольованих проростків при фотоіндуктивній активації фоторецепторних систем з урахуванням їх фотоперіодичної реакції.

Продовжено дослідження регуляторної ролі зеленого світла на процеси росту та розвитку рослин на ранніх етапах онтогенезу. Продемонстрована значна роль зеленого світла у симуляції ростових та біосинтетичних процесаів проростків ДДР гороху посівного за фотоіндуктивного впливу та регуляторна роль у проростках з різною фотоперіодичною реакцією за умов світлокультури.

Практичне значення отриманих результатів.

Результати дисертаційного дослідження можуть бути використані для обґрунтування нових методів регуляції росту та розвитку через світловий сигналінг у проростків бобових рослин на ранніх етапах онтогенезу.

Встановлені результати дисертаційного дослідження дозволяють визначити специфічні особливості дії селективного світла певного спектру на прояв ростових, морфогенетичних та біосинтетичних процесів у рослин різних фотоперіодичних груп. Це є підґрунтям для удосконалення технологій

культивування рослин в контрольованих умовах та умовах світлокультури з обов'язковим врахуванням фотоперіодичної реакції бобових культур, що культивуються.

Результати роботи впроваджені у навчальний процес та використовуються при викладанні з нормативного курсу «Фізіологія та біохімія рослин» (лекційні та лабораторні заняття); спеціальних курсів «Внутрішньоклітинні сигнальні системи рослин та механізми адаптивності рослин і мікроорганізмів» та «Системність регуляції онтогенезу рослин», спецпрактикуму «Методи культури *in vitro* вищих рослин» для студентів біологічного факультету першого (бакалаврського) та другого (магістерського) освітньо-кваліфікаційного рівня за освітньо-професійною програмою підготовки спеціальність 091 – «Біологія» та при викладанні спеціального курсу «Фітобіотехнології» (лекційні та практичні заняття) для студентів першого (бакалаврського) освітньо-кваліфікаційного рівня за освітньо-професійною програмою підготовки спеціальність 162 «Біотехнології та біоінженерія».

Особистий внесок автора. Дисертаційне дослідження було виконано аспірантом самостійно – проведено пошук та аналіз наукової літератури, виконано експериментальну роботу, здійснено статистичну обробку отриманих результатів, усі сформульовані в роботі положення та висновки є обґрунтованими на основі особистих досліджень аспіранта. За участі наукового керівника к.б.н., доц. Авксентьєвої О.О. обґрунтовано мету і завдання досліджень, сплановано проведення експериментів, здійснено аналіз отриманих результатів та підготовлені рукописи наукових публікацій.

Апробація результатів дисертації: Представлені в роботі результати були представлені на 11 міжнародних та національних конференціях, основні з яких наступні:

- II Міжнародна наукова конференція «Сьогодення біологічної науки» (09-11 листопада 2018 р., м. Суми)

- Міжнародна конференція молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Харків, 6-9 вересня, 2019 р.)
- V Міжнародна наукова конференція «Сучасна біологія рослин: теоретичні та прикладні аспекти» (Харків, 12-13 лютого, 2020 р)
- XVI Міжнародна наукова конференція студентів і аспірантів «Молодь і поступ біології» (Львів, 27–29 квітня 2020 р.)
- International scientific and practical conference «Ideas and innovations in natural sciences." (March 12-13, 2021. Lublin)
- Al-Farabi International Congress on Applied Sciences. “Nakhchivan” University (Azerbaijan. May 2-4, 2021)
- 14th International conference on engineering & natural sciences. Turkey Sivas Science and Technology University (Sivas, July 18-19, 2022)
- International scientific conference “Natural resource potential, ecology, and sustainable development of administrative units of the Republic of Latvia and Ukraine amidst EU legislative requirements”: (August 30–31, 2022. Riga, the Republic of Latvia)
- XIII Всеукраїнська науково-практична конференція «Євро-Волинь» (Житомир, 10–11 жовтня 2022 р)
- VII Всеукраїнська науково-практична конференція «Генетика і селекція в сучасному агрокомплексі» (Умань, 4 листопада 2022р)
- International scientific conference “Natural sciences: history, the present time, the future, EU experience”: conference proceedings (September 6–7, 2023, Wloclawek, the Republic of Poland)

Публікації. За результатами дисертаційної роботи було опубліковано 17 наукових праць, з яких 5 статті у фахових виданнях України (1 стаття у виданні, що індексується у міжнародній наукометричній базі Scopus), 1 видання, що додатково відображає результати дослідження та 11 робіт апробаційного характеру.

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна робота складається зі вступу, шести розділів, узагальнення, висновків, списку використаних джерел

та додатків. Основний зміст дисертації викладено на 206 сторінках друкованого тексту. Робота містить 6 таблиць, 41 рисунки, 4 додатки. Список використаних джерел налічує 265 найменувань.

РОЗДІЛ 1. ФОТОРЕЦЕПТОРНІ СИСТЕМИ В РЕГУЛЯЦІЇ МОРФОГЕНЕТИЧНИХ ТА БІОСИНТЕТИЧНИХ ПРОЦЕСІВ В РОСЛИНАХ

1.1 Фотоморфогенез – роль селективного світла (ЧС, ЗС, СС) в морфогенетичних реакціях рослин

Відомо, що світло грає важливу роль в розвитку рослин та є багатогранним фактором, який характеризується багатьма параметрами: діапазон довжини хвилі (спектр), інтенсивність, інтегральна добова радіація, фотоперіод і напрямок. Для рослин світло є джерелом енергії, яке контролює велику кількість аспектів розвитку росту, у тому числі фотоморфогенезі [7]. Найбільш відомим механізмом, якому сприяє освітлення рослин, є фотосинтез, але окрім нього рослини також використовують світло, щоб синхронізувати із навколишнім середовищем початок/кінець ключових процесів розвитку, таких як перехід до цвітіння та спокою [8]. Розуміння того, як світло впливає на ці процеси, дозволяє вирощувати культури, які здатні сповільнити перехід до цвітіння та уникнути періоду спокою, збільшуючи врожайність рослини.

Основні параметри світла рослини сприймають за допомогою фоторецепторів, які точно виявляють зміни в спектральному складі (від УФ-В до далекого червоного (ДЧС)) і розташовані в майже усіх органах. Саме здатність різних фоторецепторів поглинати світло у вузькій зоні сонячного спектру забезпечує точну фізіологічну реакцію на різні сигнали світла, такі як інтенсивність, якість і тривалість. До таких рецепторів відносяться рецептори червоного (ЧС) і далекого червоного світла (ДЧС) — фітохроми; рецептори ультрафіолетового випромінювання УФ А-діапазону, синього (СС) та, вірогідно, зеленого (ЗС) світла — криптохроми, фототропіни, білки сімейства ZEITLUPE, а також рецептор ультрафіолетового випромінювання В-діапазону (УФ-В) — білок UVR8 [3]. Також існує припущення, що у рослинних організмах функціонують інші, ще не відомі, фоторецептори, в тому числі, специфічні до ЗС [9]. З роботою

фоторецепторів пов'язані різноманітні фотоморфогенні реакції рослин, такі як проростання насіння, деетиоляція та регуляція циркадного годинника (рис 1.1).

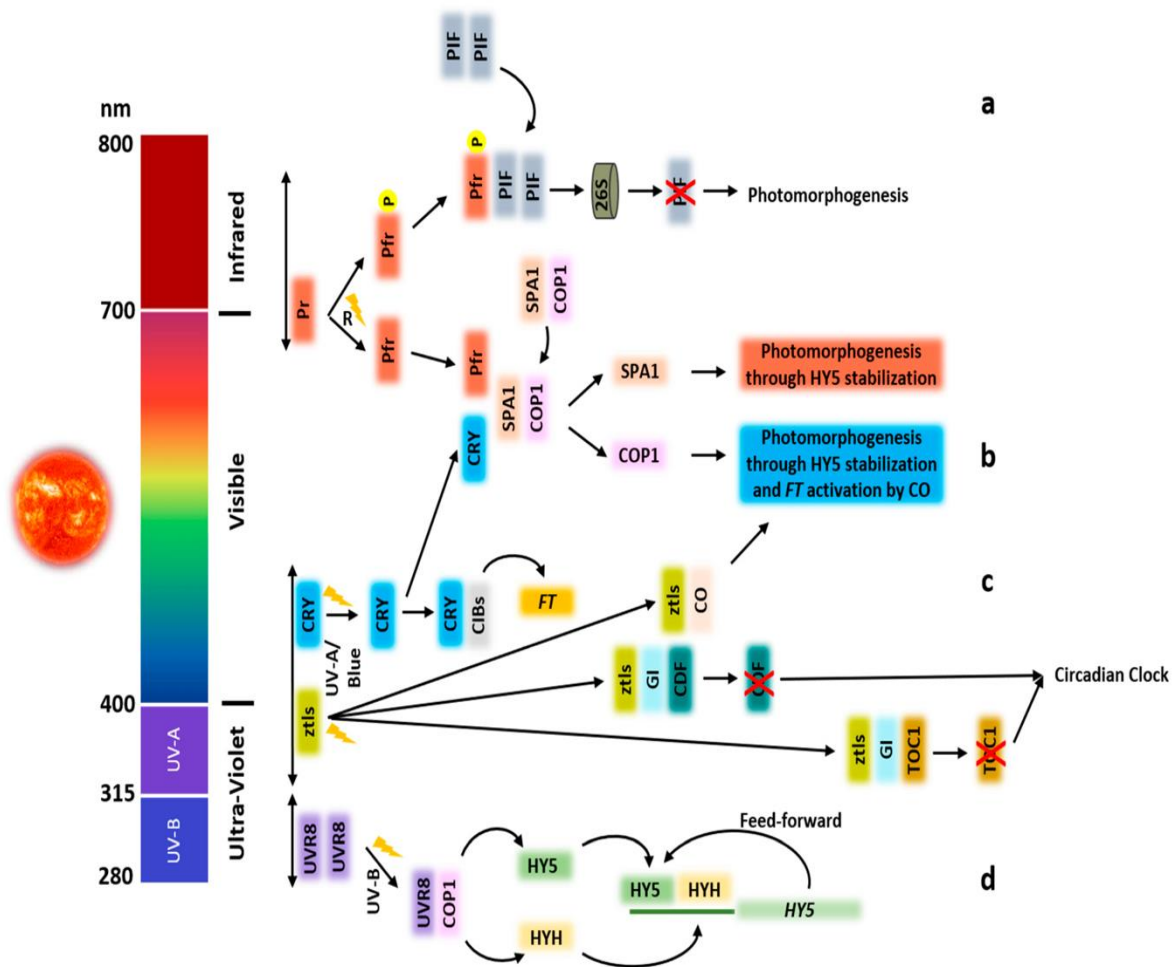


Рис 1.1 Модель активності фоторецепторів рослин за активації світлом різного спектру [10].

Відомо, що в залежності від умов освітлення (темрява або світло) покритонасінні рослини, зокрема, йдуть по одному з двох шляхів розвитку: темновому або світловому [11]. Темновий шлях розвитку, відомий як етіоляція або скотоморфогенез (від грец. *skotos* – темрява), зумовлює активне подовження клітин осі пагона та слабкий розвиток листя, оскільки рослина намагається досягти умов освітлення, достатніх для фотоавтотрофного зростання [12]. Шлях світлового розвитку, відомий як фотоморфогенез, визначає морфологію проростків, що забезпечує максимальне поглинання

світла та активність фотосинтезу [13]. При цьому на напрямок фотоморфогенезу впливає не тільки інтенсивність світла та тривалість дії, але й спектральний склад [14].

1.1.1 Фотоморфогенез за дії опромінення ЧС

1.1.1.1 Фітохромна система – основна фоторецепторна система рослин

Одним з основних та найбільш досліджених фоторецепторних комплексів рослин є система фітохромів, яка сприймає сигнал в області червоного (660 нм) і далеко-червоного світла (730 нм). Фітохром вперше був виявлений у рослинах у 1959 році як фоторецептор, який забезпечує ріст і розвиток рослин у відповідь на довгохвильове видиме світло [15].

Фітохром являє собою цитоплазматичний білок, до якого приєднано поглинаючий світло пігмент (хромофор). Молекулярна маса білка фітохрому дорівнює приблизно 250кД. Він складається з двох однакових субодиниць (125кД), сполучених дисульфідним містком. Димери даного хромопротеїда мають в розчині Y-подібну форму. N-термінальні домени, що несуть в собі хромофорні угруповання, знаходяться назовні у структурі димеру, коли С-термінальні домени, навпаки, асоційовані один з одним. Діаметр організованих у складні структури глобулярних доменів дорівнює 7-8 нм, а відстань між N-ділянками близько 15 нм [16,17].

Рослинні фітохроми, фітохроми ціанобактерій та більшість бактеріо-фітохромів мають спільну структуру (рис 1.2), яка складається з N-кінцевої фотосенсорної області з трьома консервативними доменами (домен P2 або PAS, домен P3 або GAF та домен P4 або PHY) і С-кінцевої регуляторної гістидинкінази або домену, що зв'язаний з гістидинкіназою (HKRD). Рослинні фітохроми мають додаткове N-кінцеве розширення під назвою P1, яке за літературними даними пригнічує темну реверсію [18], а також два додаткові регуляторні домени PAS у С-кінцевої області, які є необхідними для ядерної локалізації фоторецептору, а також виконують функцію

автофосфорилування білку, що є необхідним для утворення його активної форми – димеру [19,20]. Крім того, С-термінальний домен забезпечує взаємодію рослинних фітохромів з кількома білками, що беруть участь у передачі сигналу, такими як PIFs.

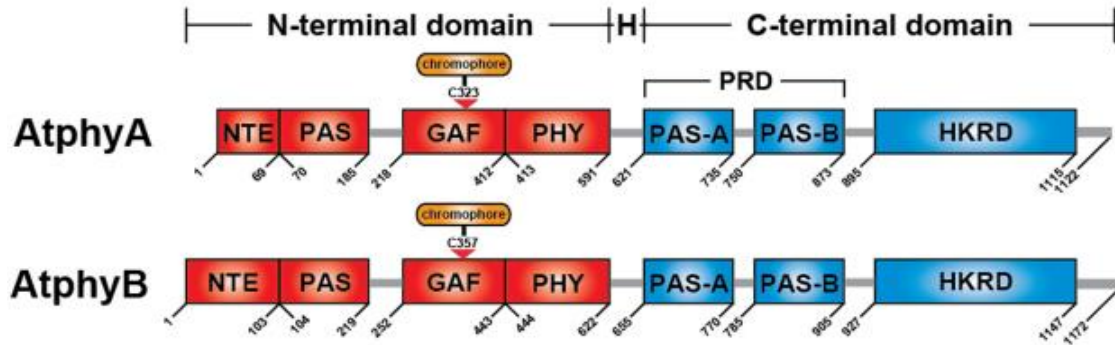


Рис 1.2 Доменна структура фітохромів А та В *Arabidopsis thaliana* [21]

Хромофор фітохрома являє собою лінійний тетрапірол – фітохромобілін, що приєднаний у вигині поліпептидного ланцюга в межах гідروفільного сегмента, який знаходиться між двох гідрофобних ділянок. Таким чином він знаходиться всередині макромолекули фітохрома і є недоступним для зовнішнього гідروفільного середовища [16,17].

При дії червоного світла, хромофор у складі фітохрому зазнає цис-транс-ізомеризації, за рахунок обертання молекули щодо підвійного зв'язку між 15-м та 16-м вуглецем тетрапіролу в кільці D та дозволяє фітохромам діяти як молекулярні фотоперемикачі. В результаті хромофор ФЧ форми фітохрому (неактивна форма фітохрому, що сприймає червоне світло) перетворюється на хромофор ФДЧ форми (активна форма фітохрому, що сприймає далеке-червоне світло). Спектри поглинання двох форм перекриваються у червоній області спектру, що веде до рівноваги між двома формами – фотостаціонарним станом. Структурні зміни, викликані ізомеризацією хромофора при поглинанні червоного світла N-термінальним фотосенсорним доменом, індукують конформаційні зміни в молекулі фітохрому, що супроводжуються зміною його взаємодії з сигнальними

білками, після чого переміщуються, або в ядро, або навколо-ядерний простір [22,23].

1.1.1.2 Генетичний та епігенетичний контроль фітохромного сигналіngu

Зазвичай фітохроми кодуються мультигенним сімейством. В основного модельного об'єкту *Arabidopsis thaliana* це PhyA, PhyB, PhyC, PhyD та PhyE. У представників Бобових (*Fabaceae*) також ідентифіковані декілька видів фітохрому: у гороху посівного (*Pisum sativum* L.) виявлені гени, що кодують PhyA та PhyB, а у сої культурної (*Glycine max* Merr.) – PhyA, PhyB та PhyE. Найбільш дослідженими є PhyA та PhyB (Додаток Б).

PhyA – фотолабільний фітохром, що за дії світла високої інтенсивності піддається фотодеструкції. У темряві PhyA перебуває у цитозолі, оскільки у його структурі відсутній сигнал ядерної локалізації. Важливим моментом транслокації фітохрому А є сприйняття ДЧС, а також ЧС на ранніх стадіях розвитку [24,25]. При цьому для запуску механізму транслокації фітохрому досить короткого імпульсу світла [26]. Під впливом світла PhyA швидко переміщується у ядро. Сам процес переміщення здійснюється за рахунок специфічного механізму, в якому необхідні білки-шаперони: FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL 1 (FHY1) та FHY1-LIKE (FHL) [27]. З цими білками зв'язується фосфорильована форма PhyA, яка в ядрі дефосфорилується та вивільняється. При цьому було виявлено, що FHY3 і FAR1, два гомологічних транскрипційних фактора, безпосередньо активують експресію генів FHY1/FHL, контролюючи ядерне накопичення phyA [28]. У ядрі PhyA безпосередньо взаємодіє з E3-убіквітинлігазним комплексом COP1-SPA1 і з регуляторами транскрипції PIF1 і PIF3. За дії червоного світла PhyA швидко деградує за участю E3 убіквітинлігаз, включаючи білковий комплекс COP1-SPA1. За опромінення далекого червоного світла сигнальні компоненти FHY1 та FHY3 захищають PhyA від впізнавання комплексом COP1-SPA1 та забезпечують трансдукції сигналу від PhyA [29].

На відміну від PhyA, PhyB та всі інші фітохроми *Arabidopsis* фотостабільні. Фітохроми PhyB-PhyE відіграють основну рецепторну роль в умовах постійного ЧС або білого світла [24,25]. Внутрішньоядерне накопичення PhyB ефективно ініціюється довготривалим червоним світлом високої інтенсивності та частково синім світлом, а також є оборотним за допомогою ДЧС світла [30,31]. Однак було показано, що під час переходу від темноти до ДЧС phyB також швидко переміщується в ядро [32]. Вважається, що багатий на пролін С-кінцевий домен phyB містить у собі сигнал ядерної локалізації. Після впливу світла активний РНУВ переміщається в ядро та ініціює передачу сигналу [20].

Активація фітохромів призводить до пригнічення активності COP/DET/FUS, групи білків, що пригнічують фотоморфогенез у темряві, що, у свою чергу, супроводжується світлозалежним накопиченням кількох факторів транскрипції, що сприяють фотоморфогенезу, включаючи HY5, HYH, HFR1 і LAF1 (рис 1.3). У темряві ці фактори транскрипції підлягають деградації, опосередкованої протеасомою 26S, лігазою COP1 E3 у поєднанні з сімейством білків SPA (SPA1–SPA4), сигналозою COP9 (CSN) і комплексом CDD, що складається з COP10, DDB1, та DET1 [34-36]. Світло регулює кількість phyA на транскрипційних і посттранскрипційних рівнях.

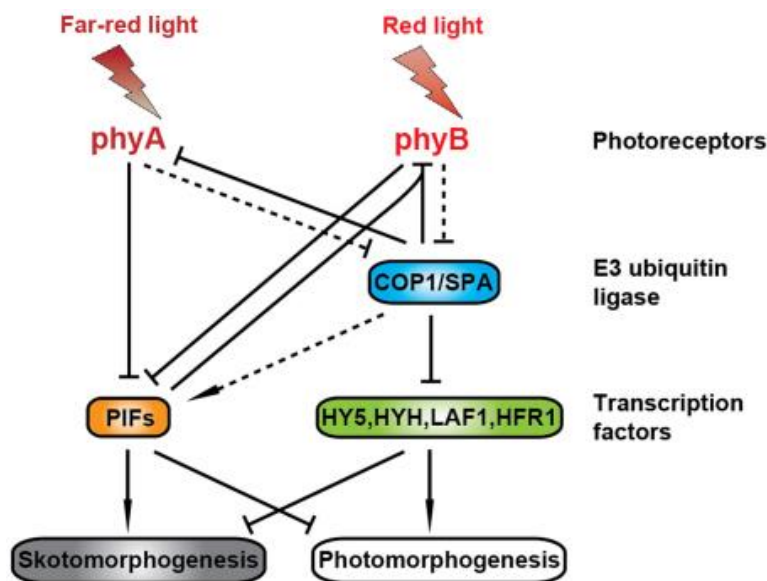


Рис 1.3 Спрощена модель сигнального шляху фітохрому [21].

Епігенетичний контроль фітохромного сигналіngu відбувається за рахунок модифікації гістонів, зокрема ацетилювання та метилювання, що приймає участь у регуляції транскрипції світло-чутливих генів [37-39]. Також було показано, що транскрипційна регуляція *phyA* корелює зі змінами в специфічних мітках гістонів, включаючи H3K9/14ac, H3K27ac, H3K4me3, H4K5ac, H4K8ac, H4K12ac і H4K16ac, і може принаймні включати HISTONE DEACETYLASE19 [40]. *PhyB*, у свою чергу, разом з HDA6 вважаються основними регуляторами світлозалежного ущільнення хроматину у *Arabidopsis* [41].

Було визначено, що світло, яке сприймається *phyA* або *phyB*, пригнічує експресію гена *PHYA* [42]. Ця репресія супроводжується швидким зменшенням гістонових білків H3K4me3 і H3K9/14ac і швидким збільшенням H3K27me3 на промоторі *PHYA*, що інгібує експресію гену [43]. Ці модифікації хроматину частково опосередковуються *phyB* [43]. Водночас, гени *PHYB* і *PHYC* конститутивно експресуються на низьких рівнях незалежно від умов освітлення [44]. Також було показано, що експресія *PHYA* пригнічується світлом через сигнали *phyB* у клітинах мезофілу, але не в судинних пучках, що дозволяє припустити тканинно-специфічний характер експресії гена *PHYA* під світлом [45].

Зміни хроматину пов'язані зі світловою активацією експресії генів. Під впливом світла кілька локусів генів, індукованих світлом, включаючи білки, що зв'язують хлорофіл *a/b* (СAB), малу субодиницю РУБІСКО (РБФК/О) та пластоціаніни, швидко починали діяти, транспортуючись з внутрішньої частини ядра на периферію ядра під впливом світла, але цей процес гальмується набором репресорів фітохромної сигналізації, включаючи COP1, DET1 та PIF [46].

До реакцій, регульованих фітохромною системою, відносяться такі, як інгібування росту стебла, розкриття гіпокотильного гачку, розгортання

сім'ядолів, диференціація епідермісу та продихів, утворення елементів ксилеми, орієнтація хлоропластів, фотоперіодична реакція рослини та ін.

Фітохромна регуляція була відкрита на прикладі стимулювання проростання насіння під дією червоного світла та інгібування процесу під дією далекого червоного світла [47]. Подібна регуляція проростання насіння характерна для видів з дрібним насінням, що пов'язано з недостатньою кількістю поживних речовин для забезпечення росту проростка в темряві при проходженні їм шару землі [48]. Дослідження Sharrock на модельному об'єкті *Arabidopsis thaliana* показали, що сухе насіння містить підвищений вміст PhyB, який є важливим при проростанні, а також відсутність PhyA, який утворюється після набухання насіння та відіграє важливу роль при визначенні світлових умов [48].

Вважається, що процес деетіоляції підлягає контролю саме фітохромної системи. ЧС, яке уловлюється неактивною формою фітохрому викликає негайні зміни у морфогенезі проростка: спостерігається гальмування подовження стебла та його потовщення, розгортання гіпокотильного гачка, розгортання, ріст, а також позеленіння листя, у яких розвиваються хлоропласти [49].

У основного модельного об'єкту *Arabidopsis thaliana* активація фітохромної системи червоним світлом призводить до прискорення процесів формування квітів та утворення стручків та стимулювання морфогенетичних процесів, порівняно з вирощуванням під білим світлом: збільшення довжини головного пагону, кількості та площі листя, а також кількості бутонів, стручків та насіння у стручках [51]. При рецепції червоного світла phyB виконує домінуючу роль у інгібуванні подовження черешка та апікального домінування у рослин, що вирощуються на світлі [52].

Було визначено, що активація фітохромної системи червоним світлом в умовах *in vitro* також впливає на процеси морфогенезу. Спостерігалось посилення росту гіпокотилу за опромінення ЧС порівняно з білим у проростків *Arabidopsis thaliana* та *Solanum lycopersicum*, вирощених в умовах

in vitro. Водночас, за опромінення ЧС проростки *Arabidopsis thaliana* демонстрували знижений первинний ріст коренів порівняно з білим світлом. В умовах *ex vitro* рослини обох видів, вирощені на червоному світлі, були вищими за рослини, вирощені на білому світлі: мали значно довший гіпокотиль, епикотиль і стебло [53].

Подібні реакції спостерігаються і у інших видів рослин. У дослідженні впливу ЧС на рослини *Zea mays* ЧС також стимулював ростові і метаболічні процеси [54]. Водночас, було показано, що у рослин *Cucumis sativus* опромінювання ЧС викликало зниження швидкості приросту біомаси, порівняно з контролем [55].

1.1.2 Вплив ЗС на морфогенетичні реакції рослин

Важливим залишається питання рецепції зеленого світла (ЗС). Було продемонстровано, що активація С-метаболізму, що стимулювався опромінення ЗС, інгібується за дії ДЧС, що може свідчити про фітохромний контроль цієї реакції. Оберненість зеленим світлом реакцій індукованих СС, таких як накопичення антоціанів та відкривання продихів, передбачає участь рецепторів СС – криптохромів та фототропінів [56,57]. Ще одним доказом залучення криптохромів та фітохромів у рецепцію ЗС є наявність флавінової хромофорної групи у криптохромів, що відповідає за поглинання також і ЗС та участь фітохромів у фосфорилуванні криптохромів, що необхідно для функціонування цього рецептора [58]. Деякі інші фізіологічні відповіді, що запускаються ЗС, наприклад, подовження гіпокотилів проростків на початковому етапі їх розтягування та експресія окремих генів, можуть свідчити про існування гіпотетичного рецептора зеаксантинового типу [59].

Фоторегуляторна роль ЗС вивчена менше, ніж роль ЧС та СС. Вважалося, що ЗС не має фотохімічної активності у рослинних організмах, тому у деяких випадках ЗС використовували у якості "темряви" при постановці фізіологічних експериментів [60]. Однак, сучасні дослідження показали важливу роль ЗС у регуляції процесів росту та розвитку рослин.

При дослідженні впливу опромінювання ЗС на модельний об'єкт *Arabidopsis thaliana* було показано, що опромінення ЗС етиольованих проростків призводить до пригнічення зростання гіпокотилу та до збільшення площі сім'ядолів, порівняно з темновим контролем [61].

За деякими літературними даними, ЗС регулює ростові процеси, сприяючи росту рослин. Наприклад, при дослідженні впливу ЗС на процеси розвитку *Triticum aestivum* та *Raphanus sativus*, спостерігали накопичення більшої біомаси за опромінення ЗС, порівняно з вирощуванням під синім світлом тієї ж інтенсивності [62]. Водночас з цим було зазначено, що ЗС слабкої інтенсивності інгібує процеси росту та розвитку деяких рослин. При дослідженні впливу ЗС слабкої інтенсивності на ростові процеси *Lactuca sativa* відзначали інгібування зростання пагонів і коренів у рослин салату, опроміненних ЗС, порівняно з рослинами, вирощеними на білому світлі [63].

Також було визначено, що на ранніх етапах онтогенезу опромінення ЗС стимулює ті процеси фотоморфогенезу, що пов'язані з деетиоляцією. Але водночас, при тривалому культивуванні спостерігається інгібування процесів фотоморфогенезу. Наприклад, при тривалому культивуванні *Lepidium sativum* на ЗС спостерігається формування тонкої листової пластинки з дрібними клітинами мезофілу [64]. Дослідження впливу ЗС на *Lactuca sativa* показали, що дія опромінювання зеленим світлом знижує сирину та суху масу листя та коріння [65], а у випадку з *Brassica oleracea* відзначали, що при вирощуванні на ЗС у сіянців збільшувалася довжина гіпокотилу та зменшувалася сира і суха маса в порівнянні з рослинами, вирощених на СС і ЧС [66].

1.1.3 Фотоморфогенетичні процеси за впливу селективного СС

До системи фоторецепторів синього світла належать криптохроми, фототропіни та F-бокс-білки ZTL/FKF1/LKP2 [67]. Вважається, що криптохроми, беруть участь у регуляції циркадних ритмів, цвітіння, СС-залежного фотоморфогенезу тощо [68]. Фототропіни регулюють такі процеси рослин, як фототропізм пагону, коренів та листя, переміщення хлоропластів у

відповідь на світлові та температурні сигнали, регуляцію рухів продихів [69]. Білки сімейства ZEITLUPE контролюють добові циркадні ритми (білок ZTL), перехід до цвітіння (FKF1), а білок LKP1 потрібний для обох процесів [70].

У проростків *Arabidopsis thaliana* під час розвитку розсади спостерігалось зменшення гіпокотилію при вирощуванні на СС порівняно з розсадою вирощеною на БС. Подібна реакція спостерігалася і при короткочасній деетіоляції з використанням СС високої інтенсивності: спостерігали зменшення довжини гіпокотилію у проростків дикого типу, розгортання гіпокотильного гачка та збільшення площі сім'ядолей. Коренева система також реагувала на опромінення СС: спостерігалось зменшення довжини коренів, порівняно з вирощуванням на БС. При цьому поєднуючи світлодіодні умови СС з умовами опромінених коренів і затемнених коренів, було показано, що знижений первинний ріст коренів у монохроматичному СС спричинений інгібуванням зростання коренів за дії локальних фоторецепторів СС, а не роботою сигнальних механізмів «пагін-корені» [53].

При дослідженні ефекту опромінення СС на розсаду томату *Solanum lycopersicum* відзначали зменшення довжини як гіпокотилію, та і епікотилію рослин (що означало загальне зменшення довжини пагону рослини), а також зменшення довжини кореневої системи. При цьому, однак, зменшене подовження рослини в монохроматичному СС порівняно з БС було обмежено ранніми стадіями розвитку рослини [53].

У рослин пшениці м'якої *Triticum aestivum* вирощування на СС викликало зменшення довжини рослини, як надземної, так і кореневої частин, біомаси та продуктивності (кількість та маса зернівок на рослину), порівняно з БС [14].

Однак дослідження впливу монохроматичного синього світла на ростові процеси огірку *Cucumis sativus* показали, що СС посилює ріст гіпокотилію, що може вказувати на наявність специфічних для видів відмінностей [71].

У дослідженнях ефекту СС на ростові процеси представника сімейства Бобових сої культурної синє світло гальмувало подовження стебла, при цьому пригнічувалося і зростання листя синім світлом у порівнянні з контрольними рослинами. Протилежна реакція спостерігалася у проростках *Lactuca sativa*: площа листя збільшилася за опромінення СС, що пояснюється активацією росту клітин розтягуванням та стимуляцією поділу клітин [72].

1.2 Біосинтетичні процеси, що регулюються селективним світлом

На біохімічному рівні спектри світла впливають як на первинний, так і на вторинний метаболізм, регулюючи трофічні процеси: метаболізм вуглеводів і азоту, синтез летких і ароматичних сполук, а також на захисні механізми рослин [73-75].

Наприклад, за літературними даними, контролю фітохромної системи, що сприймає світло червоної частини спектру, у рослин підлягають активність ряду ферментів, синтез РУБІСКО, хлорофілу, інтенсивність фотосинтезу, накопичення і розподіл асимілятів [50,76].

У дослідях з *Lactuca sativa* L. опромінення ЧС зменшувало вміст нітратів, але сприяло збільшенню вмісту цукрів та токоферолів і фенольних сполук [77,78]. Вважається, що опромінювання ЧС стимулює у рослин фотосинтетичні процеси, у тому числі біосинтез вуглеводів, у той час коли СС сприяє накопиченню білків. Однак, за літературними даними, монохроматичні ЧС та СС не можуть повністю задовольнити вимоги росту рослин. Рослини лише під дією ЧС демонстрували аномальну морфологію листя та знижену швидкість фотосинтезу порівняно з білим світлом або ЧС з СС [79,55]. За Nogewoning та ін., дисфункція фотосинтезу у листі з'явилася лише за ЧС, а додаткового опромінювання СС було достатньо, щоб запобігти цього [55].

При оцінюванні впливу ЧС на вуглеводний обмін *Solanum lycopersicum*, було визначено, що ЧС значно підвищував вміст фруктози та глюкози, а поєднання ЧС та СС у співвідношенні 3:1 значно підвищувало загальне

накопичення розчинних вуглеводів та крохмалю. При цьому співвідношенні також підвищувалася активність окремих ферментів вуглеводного обміну, що, як виявилось, і було основним внеском у значно вищий вміст крохмалю. Також зазначалося, що опромінювання ЧС знижує активність сахарозофосфатсинтази, а активність кислої інвертази і нейтральної інвертази була значно збільшена під впливом ЧС [80]. У досліджах, пов'язаних з впливом селективного світла на рослини полуниці, відзначалось зменшення вмісту фруктози та збільшення вмісту глюкози та сахарози за дії ЧС, порівняно з контролем – БС. При цьому вирощування під СС сприяло збільшенню вмісту глюкози та сахарози, взагалі не впливаючи на синтез фруктози [81]. ЧС також впливає на накопичення полісахаридів. Ряска *Spirodela polyrhiza* за опромінення ЧС активніше накопичувала крохмаль, що співпадає з результатами подібних дослідів з томатами [82].

Вплив СС на вміст цукрів у плодах було оцінено на *Mýrica rúbra* [83] і винограді *Vitis vinifera* [84]. У першому випадку вплив СС значно збільшує кількість глюкози, фруктози та сахарози у плодах під час зберігання. Shi та ін. продемонстрували, що кількість мРНК трьох сахарозофосфатсинтаз була індукована освітленням синім світлом протягом усього періоду зберігання. Крім того, при дослідженні плодів *Mýrica rúbra* помітили, що збільшення вмісту цукру в плодах може бути стимульоване обома рецепторами СС (сгу1 та сгу2) в різний час періоду зберігання [83].

González та ін. висунули гіпотезу про участь криптохромів, як фоторецепторів СС, у визначенні вмісту вуглеводів у ягодах винограду, де було показано, що додаткове опромінювання СС плодів за 20 днів до збору врожаю призвело до значного збільшення вмісту антоціанів і загального вмісту фенольних сполук у шкірці [84]. СС викликало накопичення антоціанів і збільшувало вміст компонентів антиоксидантної системи (АОС) *Lactuca sativa* L. [85]. У помідорах опромінення СС покращувало антиоксидантний статус і накопичення проліну, пригнічуючи симптоми

інфекції сірої плісняви [86]. При дослідженні впливу селективного світла на вміст фотосинтетичних пігментів полуниці, визначалося збільшення вмісту хлорофілів а і b та каротиноїдів за дії СС [81]. Водночас, у м'яти СС викликало значне збільшення загального вмісту хлорофілу, але й зниження вмісту ефірної олії та загального фенолу, а також засвоєння CO₂ [87].

ЗС, приймаючи участь у регуляції вуглеводного обміну культури клітин *Chlorella vulgaris*, призводив до збільшення частки дисахарів, але знижував частку моносахаридів та крохмалю. При цьому збільшення тривалості дії ЗС викликало підвищення рівню крохмалю, знижуючи вміст дисахарів [88]. Відомо також, що ЗС може стимулювати фотосинтез [89], підвищуючи активність АОС і вміст антиоксидантів [90,91] та ароматичних сполук у листі [92].

Світло також впливає на накопичення білків та обмін азоту у рослинах. У рослинах *Lactuca sativa* L опромінення ЧС не призводило до особливих змін у накопиченні розчинного білку, у той час коли опромінення СС сприяло його накопиченню. При цьому за дії ЗС, навпаки, спостерігалось зниження вмісту розчинного білку у листі. Також слід зазначити, що дія СС збільшувала загальний вміст амінокислот, у той час коли опромінення ЧС та ЗС призводило до їх зменшення [93]. Порівняно з білим світлом, джерела СС та ЧС, а також комбінація червоно-синього світла значно знижували накопичення нітратів у салаті та активність ферментів, пов'язаних з метаболізмом нітрогену (N), таких як нітратредуктаза, нітритредуктази, глутамінсинтетази, глутаматсинтази та глутаматдегідрогенази, була підвищена. Навпаки, вміст нітратів та азоту амонію значно збільшувався в салаті під дією ЗС, а активність відповідних ферментів значно знижувалася [93]. У м'яти перцевої *Mentha piperita* було виявлено значне зниження вмісту білку в рослинах, опромінених СС + БС, тоді як значне збільшення спостерігалось в рослинах, опромінених лише СС [87]. У листі зеленого салату *Lactuca sativa* L. опромінення ЗС викликало зниження вмісту

розчинних білків, порівняно з контролем, не впливаючи на вміст білків у листках інших сортів салату, що свідчить про сортову специфічність відповіді досліджуваних рослин на ЗС [94].

1.3 Трансдукція світлового сигналіngu – внутрішньоклітинні та дистанційні аспекти, зв'язок з іншими сигнальними шляхами в рослині

Різні сигнали від більшості фоторецепторів рослин надходять на основні компоненти трьох головних регуляторних модулів: системні інтегратори PIFs (PHYTOCHROME-INTERACTING FACTORS), репресор фотоморфогенезу COP1 (Constitutively Photomorphogenic) і активатор фотоморфогенезу HY5 (ELONGATED HYPOCOTYL5).

Після імпорту в ядро як phyA, так і phyB утворюють дискретні субнуклеарні фокуси, які називаються ядерними тілами (ЯТ) [26,31]. Відомо, що розмір і кількість утворених phyB ЯТ корелюють зі швидкістю потоку ЧС та ступенем інгібування подовження гіпокотилу, що вказує на роль цих утворених phyB ЯТ у передачі сигналів phyB [20]. Також слід зазначити, що транскрипційні фактори PIF є необхідними для формування ранніх тимчасових ЯТ як phyA, так і phyB, що свідчить про те, що ці ранні ЯТ є місцями взаємодії phy–PIF та подальшої деградації PIF [95].

Інтеграція світлових та ендогенних сигналів у процесах росту та розвитку рослин в основному координується через модуляцію експресії генів. Після світлозалежного накопичення в ядрі активні форми фоторецепторів специфічно взаємодіють із системою транскрипційних факторів, фосфорилуючи їх та ініціюючи цим зняття репресії з необхідних генів [95]. Одна група ключових факторів транскрипції, PHYTOCHROME-INTERACTING FACTORS (PIFs), функціонують як ключові регулятори при переході від скотоморфогенезу до фотоморфогенезу [97]. Окрім PIFs, існують також інші репресори фотоморфогенезу, які модулюють активність комплексу Constitutively Photomorphogenic/Deetiolated/FUSCA (COP/DET/FUS) [98]. В умовах темряви ці репресори сприяють скотоморфогенезу, пригнічуючи

процеси фотоморфогенезу, у той час коли на світлі інгібування роботи цих репресорів поступово призводить до фотоморфогенезу [96].

Вважається, що фітохром-індуковане фосфорилування PIFs є первинним механізмом міжмолекулярної трансдукції сигналу від активованого фоторецептора, що забезпечує регуляцію світлом експресії генів, що залучаються до фотоморфогенезу у рослин [99]. Але треба зазначити, що PIFs, як найбільші системні інтегратори розвитку рослин, сприймають сигнали не тільки фітохромів, а й фоторецепторів СС - криптохромів та UVR8. PIF є базовими транскрипційними факторами helix-loop-helix («спіраль-петля-спіраль») (bHLH), і модельний об'єкт *Arabidopsis thaliana* має 15 членів підродина AtbHLH 15, вісім з яких характеризуються як PIF, а саме PIF1-PIF8 [100,101]. Ці білки виступають активаторами скотоморфогенезу та інгібіторами фотоморфогенезу, але при цьому, на яскравому світлі деякий рівень активності PIFs є необхідним для підтримки ростових процесів [97,102]. Наприклад, PIF1 регулює проростання насіння [103], PIF4 регулює подовження гіпокотила та цвітіння [104], а PIF7 (разом з PIF4 та PIF5) індукує реакцію уникнення тіні [105]. У рисі PIF-подібний білок OsPIL13 регулює подовження міжвузлів в умовах посухи [106].

Було показано, що всі PIF взаємодіють з phyB через мотив, який називається APB (Active PhyB Binding) [107]. Крім того, PIF1 і PIF3 також взаємодіють із активною формою phyA через домен APA (Active PhyA Binding) [101].

Фоторецептори, зв'язуючись з білками PIFs, викликають їх фосфорилування, та наступну убіквітин-опосередковану деградацію, а також сприяють інгібуванню зв'язування PIFs з промоторами їх генів-мішеней [108].

Крім PIF-білків ключовим партнером фітохромів та криптохромів є комплекс COP1/SPA, який ініціює деградацію регуляторів фотоморфогенезу рослин і тим самим перешкоджає експресії генів, що реагують на світ. COP1 є еволюційно-консервативним білком, який спочатку був ідентифікований у

рослин як репресор фотоморфогенезу [98]. COP1-залежний протеоліз транскрипційних факторів є центральним механізмом передачі світлового сигналу [109]. SPA білки діють спільно з COP1 у різних фізіологічних відповідях, як кофактори E3-убіквітин-лігазної активності COP1 [29].

Важливою особливістю механізму регулювання активності COP1 є ядерно-цитоплазматичне переміщення COP1 залежно від умов освітлення. У темряві COP1 локалізований в ядрі, де забезпечує протеолітичну деградацію активаторів та стабілізацію репресорів світлочутливих генів [110]. В результаті інгібування COP1 на світлі у ядрі відбувається накопичення транскрипційних факторів, з яких bZIP-фактори транскрипції HY5 і HYH, bHLH і LAF1 – є найбільш важливими та у темряві піддаються COP1-залежної протеасомної деградації [29]. Усі транскрипційні фактори, які деградують за участю COP1, діють як позитивні регулятори світлового сигналу та сприяють формуванню нормального фенотипу проростків при фотоморфогенезі [29].

В результаті репресії COP1, активатори фотоморфогенезу стають стабільними, накопичуються та починають регулювати транскрипцію світлочутливих генів [111]. Окрім транскрипційних факторів, що беруть участь у фотоморфогенезі, такі як HY5, HYH, LAF1 та ін, COP1 також взаємодіє з білками через COP1-B-box, наприклад CONSTANS (CO), SALT TOLERANCE (STO) та його гомолог STN1, через що COP1 вважається центральною ланкою передачі світлового сигналу у процесі розвитку рослин [112].

Між COP1 та PIF існує система взаємної регуляції. COP1 стабілізує PIF у темряві. На світлі активовані фітохроми та криптохроми викликають фосфорилування PIF та їх подальшу деградацію, та сприяють зниженню активності COP1. З іншого боку, COP1 за допомогою PIF білків опосередковує деградацію фоторецепторів, знижуючи інтенсивність відповіді на сигнали світла [113,114].

HY5 (ELONGATED HYPOCOTYL5), член сімейства транскрипційних факторів bZIP, належить до основних регуляторів фотоморфогенезу, пригнічує ріст гіпокотилію та розвиток бокових коренів у рослин, а також сприяє накопиченню пігментів у світлозалежних процесах у *Arabidopsis* [115,34]. HY5 регулює транскрипцію великої кількості генів шляхом безпосереднього зв'язування з цис-регуляторними елементами. Також було показано, що HY5 активує власну експресію як під світлом видимого спектру, так і під УФ-В світлом [4,116].

У криптохромів спостерігали ще один механізм, що активується світлом: взаємодія з транскрипційними факторами CRY2-INTERACTING bHLH (CIB1, CIB2, CIB4, CIB5) і подальша активація транскрипції *FLOWERING LOCUS T (FT)*, що приймає участь у регуляції цвітіння [117]. У сої культурної активна форма криптохрому запобігає зв'язуванню CIB1 з промотором генів, що регулюють старіння листя [118].

Більшість реакцій, опосередкованих фоторецепторами, не є локальними. Частково це пов'язано з центральною роллю транскрипційного фактору HY5 у процесах фотоморфогенезу. Було показано, що HY5 регулює транскрипцію індукованих світлом генів, таких як RIBULOSE BISPHOSPHATE CARBOXYLASE SMALL CHAIN 1A (RBCS-1A), який регулює роботу ключового ферменту фотосинтезу РБФКО і CHALCONE SYNTHASE (CHS) шляхом безпосереднього зв'язування з G-box LRE [119]. В останні роки також було показано, що HY5 регулює експресію численних генів, що кодують компоненти різноманітних метаболічних шляхів та гормональних шляхів [4].

Наприклад, HY5 пов'язаний з такими компонентами світлового сигналіngu, як *FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL 1 (FHY1)*, *FHY1-LIKE (FHL)*, *CHLOROPHYLL A/B BINDING PROTEIN 1 (CAB1)*, *HY5 HOMOLOG (HYH)*, *LONG HYPOCOTYL IN FAR-RED (HFR1)*, *B-BOX22 (BBX22)* і *PHYTOCHROME KINASE SUBSTRATE 1 (PKS1)*; компонентами, пов'язаними з регуляцією часу цвітіння, такі як *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF*

CONSTANS 1 (SOC1) і *GIGANTEA (GI)*; і регуляторними генами циркадного годинника, такі як *EARLY FLOWERING 4 (ELF4)*, *TIMING OF CAB EXPRESSION 1 (TOC1)*, *LATE ELONGATED HYPOCOTYL (LHY)* та *CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1 (CCA1)* [4]. HY5 також регулює експресію гена біосинтезу каротиноїдів, *PHYTOENE SYNTHASE (PSY)* і деякі з генів біосинтезу хлорофілу, таких як *LIGHT-HARVESTING COMPLEX 4 (LHCA4)*, *PROTOCHLOROPHYLLIDE OXIDOREDUCTASE C (PORC)* і *GENOMES UNCOUPLED 5 (GUN5)* [121].

HY5 об'єднує світлові та гормональні шляхи сигналіngu, сприяючи фотоморфогенезу. Гормони, такі як гіберелін (ГК), брасиностероїди, етилен і ауксин, сприяють скотоморфогенезу, тоді як цитокінін і абсцизова кислота сприяють фотоморфогенезу [121,122]. HY5 інгібує подовження гіпокотилу, пригнічуючи передачу сигналів ауксину [123,124]. Світло пригнічує передачу гіберелінових сигналів шляхом зниження біосинтезу ГК та підвищення активності DELLA [125,126]. HY5 також інгібує передачу сигналів етилену, сприяючи експресії *ERF DOMAIN PROTEIN 11 (AtERF11)*, який репресує транскрипцію генів біосинтезу етилену [4,127]. Етилен у свою чергу посилює деградацію HY5 через накопичення COP1 в ядрі [128]. Цитокініни, навпаки, сприяють фотоморфогенезу, зменшуючи ядерне накопичення COP1, що, у свою чергу, призводить до стабілізації білка HY5 [129]. Також, слід зазначити, що HY5 інтегрує світлові сигнали та сигнали абсцизової кислоти, пригнічуючи проростання насіння через сприяння експресії *ABSCISIC ACID 5 (ABI5)*, позитивного транскрипційного фактора сигналіngu АБК [123].

Ще одним шляхом регуляції процесів росту та розвитку рослин, зокрема фотоморфогенезу, є трофічна регуляція. Азот, фосфор, сірка та мідь є найважливішими основними елементами, вміст яких регулюються світлом, і HY5 сприяє цим сигнальним шляхам [4]. HY5 разом із HYH приймає участь у регуляції азотного обміну через контроль експресії двох ключових генів азотного сигналіngu: *NITRATE REDUCTASE 2 (NIA2)* кодує нітратредуктазу,

яка перетворює нітрат на нітрит у цитозолі, і NITRITE REDUCTAS 1 (NIR1) кодує нітритредуктазу, яка перетворює нітрит в амоній [130,131], а також HY5 негативно регулює експресію генів поглинання нітратів, таких як *NITRATE TRANSPORTER 1.1 (NRT1.1)* і *AMMONIUM TRANSPORTER 1;2 (AMT1;2)* [132,133]. Зовсім нещодавно було продемонстровано, що HY5, отриманий із пагонів, переміщується до коренів і активує власну експресію для сприяння поглинанню нітратів через активацію експресії гена транспортера нітратів *NRT2.1*, тоді як у пагонах він сприяє асиміляції та транспорту вуглецю [134], що підтверджує роль HY5 у C/N-обміні рослин. У пагоні HY5 сприяє асиміляції та транслокації карбону, тоді як у корені HY5 активація експресії *NRT2.1* та поглинання нітратів посилюється підвищенням рівня сахарози [134].

Додатковий рівень контролю експресії світлочутливих генів пов'язаний з такими продуктами фотосинтезу, як сахароза. Було виявлено, що багато фотосинтетичних генів пригнічуються сахарозою, тоді як CHS та інші гени, що кодують компоненти захисної реакції рослин, можуть, навпаки, індукуватися цим вуглеводом [135]. Сахароза відіграє важливу роль у регуляції важливих метаболічних процесів [136,137]. Її концентрація прямо залежить від інтенсивності світла [138].

Сигнали цукрів можуть генеруватися або концентрацією вуглеводів та відносним співвідношенням до інших метаболітів, таких як гормони та вуглецево-азотне співвідношення, або потоком через специфічні для цукру транспортери та/або рецептори [139]. Глюкоза, сахароза та трегалозо-6-фосфат (Т6Ф) були визнані ключовими інтегруючими регуляторними молекулами, які контролюють експресію генів, залучених у трансдукцію фотоморфогенезу, а особливо флорального сигналіngu [140].

Сахароза — це дисахарид, який розщеплюючись, утворює гексозні мономери глюкозу та фруктозу, які мають бути фосфорильовані перед їх залученням до метаболізму. Існує лише дві групи ферментів, які можуть

фосфорилувати глюкозу та фруктозу: гексокінази (НХК), які фосфорилують як глюкозу, так і фруктозу, і фруктокінази (FRK), які, у свою чергу, є специфічними для фруктози [141]. Гексогіназа не тільки виконує свою ферментативну функцію, але й є важливим датчиком рівня цукру, який контролює рівень цукру в різних тканинах. Наприклад, *Arabidopsis* НХК1 пригнічує експресію фотосинтетичних генів у клітинах мезофілу у відповідь на високі рівні цукру, таким чином координуючи цукор [142]. Експресія НХК1 стимулює подовження гіпокотилу в умовах тривалого дня. Це індуковане НХК1 подовження опосередковується сигналами COP1, PIF4 та ауксину та конкурує з ефектами світла та HY5. Крім того, було показано, що підвищена експресія PIF4 або HY5 лише в продихових клітинах є достатньою для сприяння або інгібування подовження гіпокотилу відповідно [143]. Треба зазначити, що й екзогенні сахароза або глюкоза, сприяють подовженню гіпокотилу, яке опосередковується факторами транскрипції PIF та ауксином [144]. Також було показано, що глюкоза опосередковано бере участь у підвищенні активностей ферментів антиоксидантної системи (АОС), таких як супероксид-дисмутаза (СОД), каталаза (КАТ), пероксидаза (ПО) [145].

Активні форми кисню (АФК) – побічні продукти нормального метаболізму в клітинах усіх живих організмів і діють як важливі сигнальні молекули, які регулюють численні процеси розвитку, такі як ріст коренів, стійкість до стресу, старіння, захист від патогенів і гормональні реакції [146,147]. За деякими дослідженнями сигналінг АФК пов'язаний з багатьма іншими сигнальними мережами в рослинах. Ключові компоненти шляху світлового сигналінгу модулюють сигнальну мережу АФК. Фоторецептори phyA, phyB, cry1 і cry2 і COP1 також беруть участь у регулюванні сигналізації АФК [148]. Наприклад, PIF1 регулює загально-геномну експресію генів, що реагують на АФК. Саме PIF1 і PIF3 запобігають виробленню синглетного кисню та загибелі клітин під час деетіоляції проростків у *Arabidopsis*. Для виконання своїх функцій PIF1 і PIF3 також вимагають наявності транскрипційних факторів HY5 і HYH [148].

Таким чином можна зробити висновок, що основні компоненти світлового сигналіngu, такі як COP1, PIFs та HY5, мають зв'язок з іншими сигнальними шляхами рослин, щонайменше гормональними, трофічними, або пов'язаними з АФК.

1.4 Фітогормональний контроль світлозалежних реакцій рослин

На даний момент виділяють шість основних груп фітогормонів: гібереліни (ГК), абсцизова кислота (АБК), ауксини, цитокініни (ЦК), етилен та брасіностероїди [149]. Також до системи фітогормонів включають жасмонати, саліцилову кислоту та стриголактони [150-152].

Відомо, що сигнальний каскад, опосередкований фоторецепторами рослин, включає взаємодію світла з опосередкованими фітогормонами сигнальними шляхами [153].

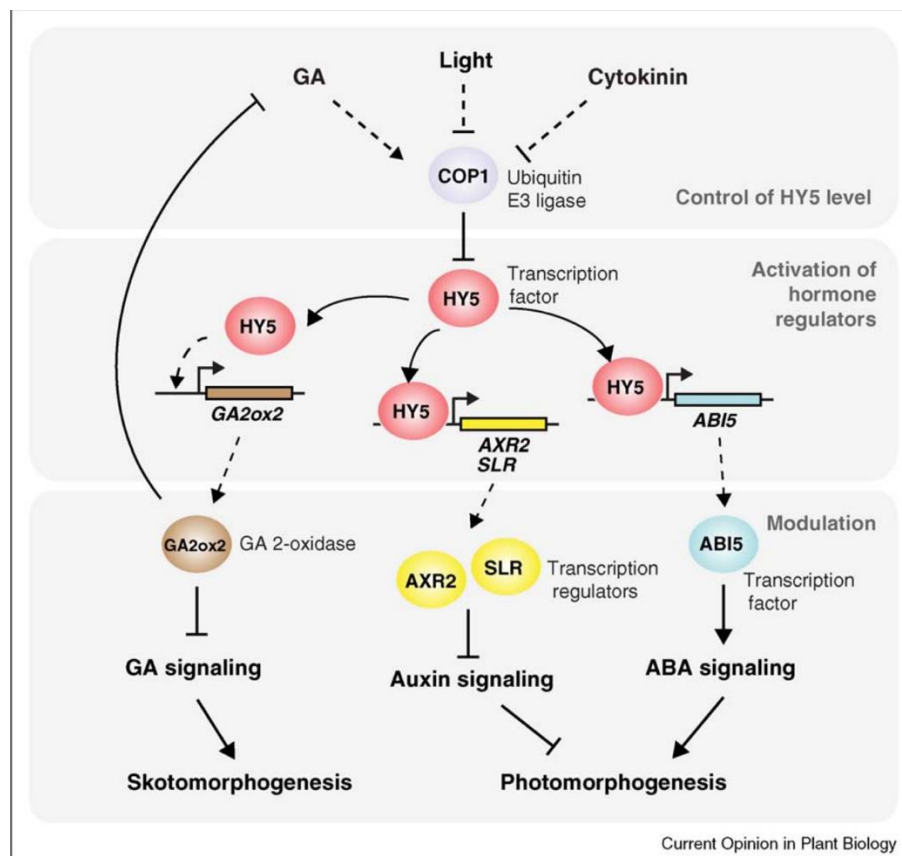


Рис 1.4. Інтеграція сигналіngu фітогормонів з HY5 [154].

Регуляція передачі сигналів АБК і ГК через їх мішені відбувається за рахунок взаємодії фоторецепторів та транскрипційних факторів PIF1 або

PIF5, що сприяє проростанню насіння при активації світлом [155,156]. Вважається, що опосередкована фоторецепторами деградація PIF1 є ключовим механізмом, який контролює індуковане світлом проростання насіння через регуляцію біосинтезу та метаболізму АБК і ГК в насінні [157]. Крім того, PIF1 асоціює з переходом проростків від скотоморфогенезу до фотоморфогенезу шляхом зміни рівнів ГК [158-160]. PIF1 також стимулює роботу генів біосинтезу АБК, але пригнічує ген катаболізму АБК, що призводить до підвищення рівнів АБК. Цей процес може відбуватися без зв'язування PIF1 з ГК та промоторами метаболічних генів АБК, а приєднуючись безпосередньо до промоторів GA-INTENSIVE (GAI) і REPRESSOR OF GA (RGA) [161]. Також слід зазначити, що під час проростання насіння, біосинтез ГК пов'язаний з рівнем нітратів, який знаходиться під регуляцією АБК [162].

Ще одна стадія розвитку рослини, що знаходиться під регуляцією світлового та гіберелінового сигнальних шляхів – індукція цвітіння. Сигналінг ГК залежить в основному від ядерних білків DELLA, що інгібують гібереліновий сигналінг. Активність цих білків підлягає регуляції різними концентраціями ГК, що, у свою чергу, викликає їх убіквітин-опосередковану деградацію [163,164]. У листках білки DELLA запобігають зв'язуванню з генами CO та PIF4, які приймають участь у регуляції «флорального регулятора» FT [165].

Ауксини — фітогормони, що координують ріст і стимулюють реакцію на сигнали навколишнього середовища. Вважається, що у *Arabidopsis thaliana* транскрипційний фактор HY5 є загальним регуляторним вузлом для сигнальних шляхів таких фітогормонів, як ауксини, цитокініни [123], гібереліни [126], брассиностероїди [166] та етилен [128] (рис. 1.4). У темряві накопичення білків PIF4 і PIF5 підвищує експресію генів *TAA1* і *CYP79B2*, два гени, які кодують біосинтетичні ферменти ауксину і беруть участь у подовженні стебла й росту листової пластини рослини [167]. Під дією світла

спостерігається деградація білків PIF4 і PIF5, що призводить до накопичення HY5, що, у свою чергу, сприяє розсіюванню градієнта ауксину і переходу рослини на шлях фотоморфогенезу [168].

Відомо, що цитокініни грають важливу роль у регуляції та розвитку апікальних меристем пагонів і коренів [169]. Центральним елементом, що зв'язує цитокінінові сигнальні шляхи і світловий сигналінг, є взаємодія між ARR4 (*Arabidopsis thaliana* response regulator 4) і phyB, причому перший стабілізує активну форму останнього [170]. Зв'язок phyB-ARR4 також є центральним елементом механізму впливу цитокініну на циркадний годинник: дія цитокініну на модуляцію рівнів транскрипції центральних регуляторів циркадного годинника LHY, TOC1, CCA1 опосередковується через зв'язок ARR4–phyB [171]. Ще одним елементом взаємодії сигналів світла та цитокініну є HY5. У цьому випадку цитокініни імітують залежну від синього світла діяльність криптохромів, що дозволяє припускати, що регуляція стабільності білка HY5 являє собою точку конвергенції між сигнальними шляхами фоторецепторів і цитокініну [171]. Ще один можливий елемент перехрещення світлових сигнальних шляхів і цитокінінів пов'язаний з тим, що кілька пов'язаних із цитокініном генів (*CRF1*, *CRF2*, *CRF3*, *AHP5*) належать до прямих генів-мішеней фактора транскрипції PIL5, що взаємодіє з фітохромом, який бере участь у зв'язку світло-фітогормони під час проростання насіння [172].

Серед регуляторів росту етилен є особливим через його суперечливий вплив на подовження гіпокотилу [173,174]. У темряві або при низькій інтенсивності освітлення етилен діє як репресор подовження гіпокотилу, тоді як при високій інтенсивності освітлення або на довгому дні етилен стає активатором [175,128]. Відомо, що синтез етилену рослинами вимагає наявності як ауксинів, так і червоного світла. Крім того, було показано, що етилен може сприяти росту гіпокотилу лише за опромінення червоним

світлом, а не далеко-червоним або синім світлом [177], що може свідчити про тісний взаємозв'язок фоторецепторних та етиленових сигнальних механізмів.

Виявлено, що кілька елементів світлової сигналізації, включаючи PhyB, PIF3, COP1 і HY5, опосередковують регульоване етиленом подовження гіпокотилу [177,178]. На світлі етилен сприяє транслокації COP1 у ядро та активує експресію транскрипційного фактору PIF3, послаблюючи передачу світлових сигналів і таким чином стимулюючи подовження гіпокотилу [178,128].

Інгібування етиленом подовження гіпокотилу опосередковується транскрипційними факторами PIF3 і ETHYLENE RESPONSE FACTOR 1 (ERF1), які сприяють подовженню гіпокотилу на світлі та гальмують його в темряві відповідно [175]. Хоча і PIF3, і ERF1 транскрипційно активуються етиленом через EIN3, їх загальний рівень визначає різний вплив етилену на ріст гіпокотилу. На світлі білок PIF3 швидко розкладається E3-лігазами LRB, тоді як білок ERF1 підтримується на високому рівні [175]. Таким чином, ERF1, індукований етиленом, не функціонує через надмірний рівень білка, а PIF3 піддається впливу етилену. Навпаки, у темряві збільшується кількість PIF3, а індукований етиленом ERF1 пригнічує подовження гіпокотилу [175].

Відомо, що брасиностероїди функціонують спільно з ауксинами та гіберелінами, стимулюючи ріст рослин, за рахунок стимуляції поділу клітин та їх росту розтягуванням, а також приймають участь у регуляції синтезу етилену [179]. Рослини, вирощені на світлі, демонструють фотоморфогенез, тоді як брасиностероїди сприяють етіоляції проростків. Світло і брасиностероїди контролюють перемикання розвитку від скотоморфогенезу в темряві до фотоморфогенезу на світлі у протилежних напрямках [180]. Репресори фотоморфогенезу, наприклад COP1, PIF і AGB1, посилюють реакцію брасиностероїдів, у той час коли фактори, що сприяють фотоморфогенезу (HY5, BZS1 і NF-YC), пригнічують сигнал брасиностероїдів, через взаємодію з регуляторами синтезу цих фітогормонів

BZR1 та BES1. Світловий сигнал, у свою чергу, також модулюється компонентами сигнального шляху брасиностероїдів: BZR1 пригнічує рівень транскрипції генів, що сприяють фотоморфогенезу, таких як GATA2 і BZS1, у той час коли BIN2 фосфорилує PIF3 і PIF4, щоб сприяти їх деградації, що посилює фотоморфогенез [181,182]. Подібним чином, BZR1/BES1 взаємодіють з PIF4 для координованого контролю експресії генів, необхідних для етіоляції [181].

1.5 Фоторецепторні системи та фотоперіодична реакція рослин

Однією з реакцій, імовірно регульованих фоторецепторами, в основному фітохромами та криптохромами, є фотоперіодизм - фізіологічна відповідь рослин на співвідношення світлового та темного періоду у добовому циклі, що виражається у зміні таких показників, як ріст та розвиток, зокрема перехід до цвітіння.

За реакцією на фотоперіод, рослини поділяються на три основні групи: короткоденні рослини (КДР), які потребують фотоперіода 8-12 годин для переходу до цвітіння, довгоденні рослини (ДДР), які зацвітають при фотоперіоді 14-16 годин, а також нейтрально-денні рослини (НДР) - рослини, чий перехід до цвітіння не залежить від фотоперіоду [5].

На даний момент відомо, що фотоперіодична реакція рослин знаходиться під генетичним контролем, а також регулюється фоторецепторною, трофічною та фітогормональною системами. Взаємодія цих систем забезпечує контроль та регуляцію всіх ростових процесів, пов'язаних з розмноженням та розвитком рослин. Механізм фоторецепторної регуляції фотоперіодизму включає в себе взаємодію фоторецепторів з циркадним годинником, що спричинює підвищення експресії генів CONSTANS (CO) - активатору транскрипції, який експресується в клітинах-супутниках флоєми листя та забезпечує відповідну реакцію рослин на фотоперіод [183]. Збільшення експресії CO, у свою чергу, призводить до генерації флоригенного сигналу, який у вигляді FT-білку (від FLOWERING LOCUS T)

транспортується до апікальної меристеми пагона і ініціює перехід до генеративного розвитку рослини [184].

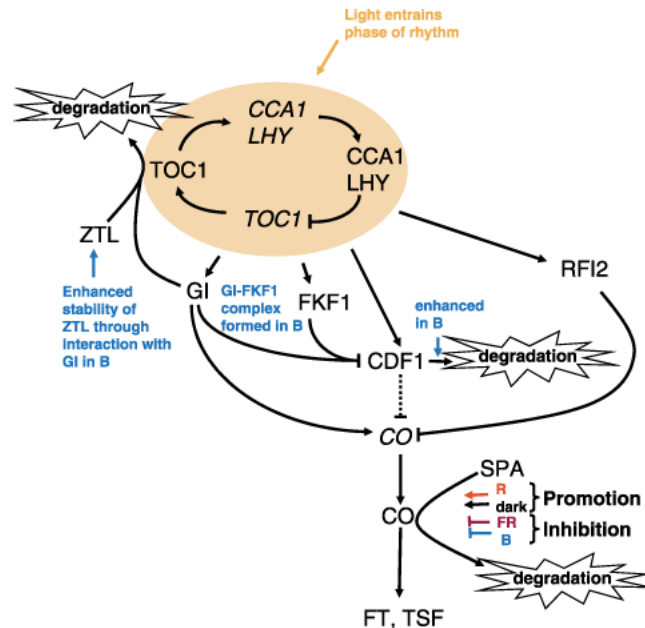


Рис 1.5 Спрощена схема впливу світла на CONSTANS (CO)-залежний фотоперіодичний шлях [185].

Фотоперіодичний контроль починається зі сприйняття світла фоторецепторами, а саме фітохромами та криптохромами, які ініціюють сигнальні компоненти, що у свою чергу, взаємодіють із генами циркадного годинника і змінюють циркадний ритм [186]. Ключовим компонентом циркадного годинника є ген *TIMING OF CAB EXPRESSION 1 (TOC1)*, продукт якого позитивно регулює експресію генів *LATE ELONGATED HYPOCOTYL (LHY)* та *CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1 (CCA1)*. Окрім *TOC1* є ще гени, які приймають участь у регуляції циркадного годинника, а саме *PSEUDO RESPONSE REGULATOR (PRR)*, *GIGANTEA (GI)* і *LUX ARRHYTHMO (LUX)* [186]. Циркадний годинник, у свою чергу, приймає участь у регуляції експресії CONSTANS (CO) [185] (рис 1.5). Криптохроми та фітохроми приймають участь у стабілізації білка CO. Залежні від довжини дня відмінності в кількості транскриптів CO під світлом тісно корелюють із комплексом FLAVIN-BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX 1 (FKF1) – GIGANTEA (GI). Цей комплекс утворюється під дією СС і опосередковує

деградацію транскрипційних репресорів CO, відомих як CYCLING DOF FACTORs (CDF) [183,187], які функціонують як репресори цвітіння через пряме пригнічення транскрипції CO вранці [184], що, у свою чергу, спричиняє накопичення CO та активацію транскрипції FLOWERING LOCUS T (FT) та TWIN SISTER OF FT (TSF), продукти яких виконують роль флоральних індукторів, протягом дня [188-190]. Це пригнічення вранці є важливою особливістю, яка дозволяє рослинам *Arabidopsis* розрізняти довгі та короткі дні. PhyA діє на посттрансляційному рівні, стабілізуючи білок CO під дією ДЧС, через антагонізм розпаду CO комплексом COP1 [187,191]. PhyB і COP1 з HIGH EXPRESSION OF OSMOTICALLY RESPONSIVE GENES 1 (HOS1), також беруть участь у деградації CO [191,192]. Вранці HOS1 безпосередньо зв'язується з CO і розщеплює білок протеасомно-залежним способом, у той час коли PhyB дестабілізує CO [191]. Таким чином, вранці на довгому дні ЧС через PhyB сприяє деградації CO, але ДЧС і СС наприкінці довгого дня через PhyB та Cry1 і Cry2 стабілізують CO за рахунок гальмування його деградації. Це дозволяє накопичувати CO лише пізно вдень за умови довгого дня, що спричиняє найвищу експресію FT у сутінках [193].

Під дією неіндуктивного короткого дня, коли сонячні промені містять менше СС та ДЧС, відбувається постійна протеосомна деградація транскрипційного фактору CO та накопичення CDF1, а також пригнічення експресії CO мембранозв'язаною E3 лігазою DAY NEUTRAL FLOWERING (DNF), що призводить до зниження рівня CO на короткому дні [194].

1.5.1 Генетичний контроль фотоперіодичної реакції *Pisum sativum* L.

У гороху посівного (*Pisum sativum* L.) виявляють понад 20 локусів, пов'язаних із часом цвітіння та розвитком суцвіть. Вважається, що горох відноситься до типово довгоденних рослин (ДДР).

У гороху посівного локуси *HIGH RESPONSE (HR)*, *STERILE NODES (SN)*, *DIE NEUTRALIS (DNE)* і *PHOTOPERIOD (PPD)* приймають участь у

регуляції циркадного годинника, у той час коли гени *LATE1*, *LATE2* та *EARLY (E)* регулюють відповідь на фотоперіод [195,196].

Рецесивні алелі *HIGH RESPONSE (HR)* та *STERILE NODES (SN)* - ортологів гороху генів циркадного годинника *Arabidopsis ELF3* і *LUX* [197,198], викликають ранній перехід до цвітіння на короткому дні і зменшують, але не усувають реакцію фотоперіоду, та забезпечують повну нечутливість до довжини дня відповідно [195].

Рецесивні мутанти *DIE NEUTRALIS (DNE)* і *PHOTOPERIOD (PPD)* - *dne* та *ppd*, як і *sn*, демонструють перехід до генеративного розвитку на короткому дні. За наявності *hr* ці мутації забезпечують повну нечутливість до зміни фотоперіоду [199,200]. *DNE* є ортологом гороху гену *ELF4*, який є одним з регуляторів циркадного годинника у *Arabidopsis* [201].

LATE FLOWERING (LF) – гомолог гену *TFL1*, пригнічує цвітіння як на довгому, так і на короткому дні, але не приймає безпосередньої участі в механізмі відповіді на фотоперіод [202].

Локуси *LATE1* і *LATE2* також пов'язані з відповіддю на зміни фотоперіоду. *LATE1* є ортологом гороху гена *GIGANTEA*, який також приймає участь у регуляції циркадного годинника *Arabidopsis* [203]. Мутанти *late1* подібні до мутантів *phyA* щодо їх впливу на цвітіння та реакцію на фотоперіод, але мають лише легкі фотоморфогенні дефекти [203].

Відомо, що домінантні алелі локусу *EARLY (E)* забезпечують ранній початок цвітіння у деяких випадках, але цей ефект на даний момент вивчений недостатньо [195].

VEG2 є ортологом гороху гену *FD*, фактор транскрипції *BZIP*, який є важливим сигнальним партнером білків FT [204].

На відміну від *Arabidopsis*, у *Pisum sativum* L. виділяють декілька FT-подібних генів: *FTa* та *FTb*, які експресуються в листі та можуть грати важливу роль при яровізації та реакції на фотоперіод відповідно, та ген *FTc*, який експресується лише у верхівці пагона та сприяє інтеграції сигналів від

генів *FT*, що експресуються у листі [205]. При цьому, *FTb2* відповідає характеристикам класичного флоригену через його експресію у листках за дії довгого дня, кореляції його регуляції з фізіологічною індукцією цвітіння раніше за інші гени *FT* [205]. *FTa1/GIGAS*, також експресується в листі, і також може генерувати «флоральний сигнал» [205,206].

І в сої, і в гороху функціональні варіації *PHYA* та *GI* ортологів чітко пов'язані з відмінностями в експресії генів *FT*. У мутантів гороху *late1* та *phyA* експресія *FTb2* не виявлена, а інші гени *FT* експресуються слабше [205], тоді як експресія кількох генів *FT* підвищена в мутантах *dne* та *sn*, що також підтверджує участь цих генів у індукції флорального морфогенезу [196, 198].

1.5.2 Фотоперіодична реакція сої - генетичний та епігенетичний контроль

Соя культурна вважається типовою короткоденною рослиною (КДР), у якої періоди часу від сходів до цвітіння і від цвітіння до дозрівання є важливими кількісними ознаками, опосередковано пов'язаними з продуктивністю [207]. Сучасні численні сорти та лінії сої культурної, що були створені селекціонерами, представлені короткоденними (КДР) та нейтральноденними (НДР) зразками [207,208].

Соя містить чотири гени - ортологи *CO Arabidopsis* – *GmCOL*, з яких гени *GmCOL1a* та *GmCOL1b* показали більш високі рівні експресії за дії короткого дня [209,210].

У сої культурної ідентифіковано три системи генів, які контролюють реакцію на фотоперіод: система E-генів (*E1-E9*), ген *JUVENILE (J)* та гени *FLOWERING LOCUS T (GmFT)* [211-213].

E1 - фактор транскрипції, який функціонує як репресор цвітіння і може затримувати час переходу до цвітіння сої за умов довгого дня [214]. Також ген *E1* може брати на себе роль *CO* арабідопсису. Аналіз мутантів *e1* сої та ліній надекспресії *E1* чітко показує, що *E1* регулює експресію генів *FT*, включаючи репресію *FT2a* та *FT5a* та індукцію репресивного *FT4* [214-216]. *E1*

демонструє виражений добовий ритм експресії на довгому дні, а також транскрипційно регулюється *E4* [214]. *E2* - гомолог гена *GIGANTEA*, який бере участь у регуляції циркадного годинника [217]. Відомо, що домінантний стан *E2* призводить до репресії *GmFT2a*, що фенологічно виявляється у затримці цвітіння на довгому дні [216]. Локуси *E3* та *E4* є гомологами *PHYA* *Arabidopsis*, які сприймають співвідношення ЧС/ДЧС на довгому дні [217]. Гени *E9* разом з *FT5A* відіграють резервну роль у процесах цвітіння, коли інші ініціатори цвітіння не експресуються. Інші E-гени ще неідентифіковані, але відомо, що вони також сприяють ранньому цвітінню за умов довгого дня [213,218].

Білок JUVENILE (J) асоціюється з промотором *E1*, знижуючи його транскрипцію, а також знімає репресію генів *GmFT2a*, *GmFT5a*, що призводить до ініціації цвітіння за дії короткого дня [219].

У сої культурної серед гомологів *FT* виділяють гени *GmFT2a* (*FTa*) та *GmFT5a* (*FTc*), які мають вплив на цвітіння, пов'язаний зі зміною фотоперіоду [213]. Експресія обох генів індукується в листі під час короткого дня, і обидва сприяють цвітінню при надмірній експресії [213,219]. На відміну від *GmFT2a*, який регулюється фотоперіодом, *GmFT5a* експресується навіть на довгому дні, що свідчить про те, що його роль може не обмежуватися відповіддю на фотоперіод [213]. Гени *GmFT3a* і *GmFT3b* також демонструють значну експресію в листі на короткому дні, що свідчить про те, що вони також можуть брати участь у стимуляції цвітіння [213]. Ген *GmFT4* (*FTb*) демонструє протилежну схему регуляції та діє як репресор цвітіння, індукуючись в листках на довгому дні [216].

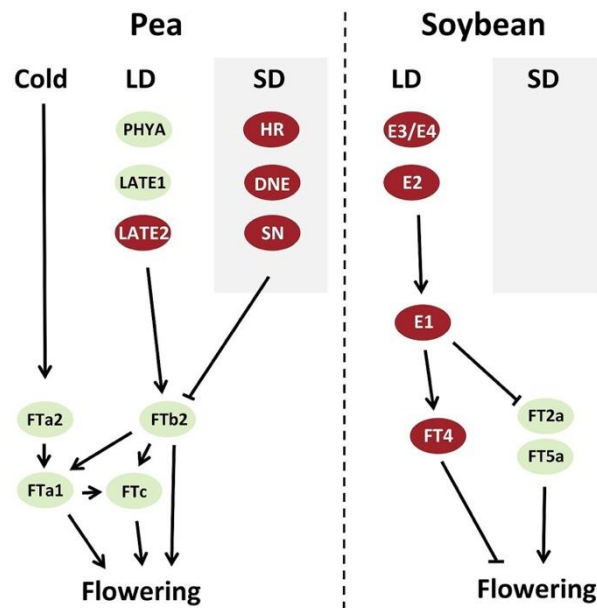


Рис 1.6 Модель узагальнення взаємодії між генами цвітіння в контролі часу цвітіння гороху та сої [195]

Висновки до розділу 1:

За результатами аналізу літературних даних, у рецепції світла – одного з основних факторів навколишнього середовища, який приймає участь у контролі процесів росту та розвитку рослин, приймають участь фоторецепторні системи: фітохроми, криптохроми, фототропіни, ZEITLUPE-білки та білок UVR8. В огляді літератури були проаналізовані дані щодо структури та механізму фоторецепції фітохромів, сигнальні шляхи фоторецепторів та їх зв'язок з іншими сигнальними шляхами, у тому числі фітогормональним. Було показано, що світло різного спектру по-різному впливає на процеси росту та розвитку рослин, а також на їх біосинтетичні процеси.

Була проаналізована роль світла та фотоперіодичної реакції в ініціації цвітіння та генетичний контроль фотоперіодизму у окремих представників Бобових. Але недостатньо вивченою залишається роль селективного світла різного спектру у ростових та біосинтетичних процесах рослин з різною фотоперіодичною реакцією та фізіолого-біохімічні аспекти впливу селективного світла на фотоморфогенез. Викладене обумовлює доцільність проведення наших досліджень.

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1 Рослинний матеріал

Бобові (*Fabaceae*) є третьою за величиною родиною наземних рослин, на яку припадає близько 7% видів квіткових рослин [1]. Зернові бобові використовуються або для споживання людиною та тваринами як основне джерело рослинного білка. Зерно бобових, крім білка, містить різноманітні поживні компоненти, такі як вуглеводи, вітаміни, необхідні мінеральні елементи, моно- та поліненасичені жирні кислоти; воно є багатим джерелом харчових волокон, фолієвої кислоти та нехарчових біоактивних компонентів, включаючи фенольні сполуки, лектини, фітати та інгібітори трипсину [2]. Крім того, Бобові відомі своєю здатністю споживати атмосферний азот шляхом симбіозу з симбіотичними азотфіксаторами, що призводить до підвищення родючості ґрунту, що дозволяє зменшити використання хімічних азотних добрив. Незважаючи на це, бобові займають мінімальну частину пашні, на якій переважно переважають зернові культури; соєві боби, найбільш культивована бобова культура у світі, все ще значно поступаються основним зерновим культурам (наприклад, рису, пшениці, кукурудзи). Оскільки постійно зростаюче населення стикається з глобальними проблемами, такими як ризик зміни клімату та зростаючий попит на їжу та енергію, використання екологічно чистих бобових культур стає все більш і більш помітним.

Багато аспектів росту та розвитку рослин пов'язані з факторами навколишнього середовища, і це особливо стосується переходу від вегетативного росту до стану цвітіння. Генетична мінливість, яка впливає на терміни цвітіння та його регулювання факторами навколишнього середовища, має очевидне значення для продуктивності видів сільськогосподарських культур. Багато видів зернових бобових мають різні вимоги до вирощування, такі як певні фотоперіоди та температури, і цвітіння може бути відкладено або навіть не відбутися взагалі, якщо ці вимоги не дотримані [2].

Основні зернові бобові належать до двох груп, які називають галегоїдними та фазеолоїдними кладами. Види галегоїдної клади (наприклад, горох посівний) походять із помірних регіонів і з точки зору контролю часу цвітіння є довгоденними рослинами (ДДР), тоді як фазеолоїдної клади (наприклад, соя культурна), як правило, походять із нижчих широт і є короткоденними рослинами (КДР). Водночас, серед рослин Бобових, у тому числі гороху посівного та сої культурної, присутні сорти, нечутливі до фотоперіоду (нейтральноденні рослини (НДР)) [195].

У гороху та сої виділяють гени що кодують як фотостабільну, так і фотолабільну форми фоторецепторів, що сприяє повноцінній рецепції світла. У гороху посівного (*Pisum sativum* L.) на даний момент ідентифіковано два гени фітохромів, три гени криптохромів та три гени фототропіну. У той самий час у сої культурної (*Glycine max* (L.) Merr.) відомо більше генів, пов'язаних з роботою фоторецепторів: декілька локусів *PHYA*, *PHYB* та *PHYE*, що не ідентифіковані у гороху, близько семи генів *CRY1* та *CRY2*, гени фототропінів, а також гени білків *ZEITLUPE*, які також приймають участь у регуляції циркадних ритмів рослин (додаток Б).

Гени фотоперіодичної реакції у гороху та сої також розрізняються, але є своєрідними ортологами відповідних генів арабідопсису. У сої культурної в основному ідентифіковані Е-гени, які приймають участь у реакції на фотоперіод за індукції флорального морфогенезу, у той час коли у гороху посівного в основному виділяють гени *ELF4* (від *EARLY FLOWERING 4*), *LATE* та *PHYTOCHROME-DEPENDENT LATE-FLOWERING*, які виконують подібні функції (Додаток Б).

У дисертаційному дослідженні використовувались представники сімейства Бобових: горох посівний (*Pisum sativum* L.) сорту Меценат і соя культурна (*Glycine max* (L.) Merr.) сортів Корсак, Діадема Поділля, Хаджибей та Ятрань.

Сорт Меценат – середньостиглий сорт з вегетаційним періодом 73-78 діб, стійкий до вилягання та основних хвороб. Потенційна врожайність

становить до 6 т/га. Вміст білка 20-22%. Внесений до Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні з 2014 року по лісостеповій та степовій зонах. Насіння було надано Інститутом рослинництва імені В. Я. Юр'єва НААНУ [220].

Сорт Хаджибей – високоврожайний, середньостиглий сорт, стійкий до вилягання та основних хвороб. Вегетаційний період – 114-126,8 днів, середня врожайність – 2,57 т/га. Вміст білка у насіння становить 43%. Рекомендований для вирощування у зоні Лісостепу. Сорт був наданий Інститутом рослинництва імені В. Я. Юр'єва НААНУ [220].

Сорт Ятрань – високоадаптивний сорт, що відноситься до середньоранньої групи стиглості, стійкий до посухи, вилягання, осипання та до основних хвороб. Потенціал врожайності – 3,0-4,0 т/га. Вміст білка – 38-40%. Рекомендовані зони вирощування: полісся, лісостеп, степ. Виробник сорту: відділ генетики Селекційно-генетичного інституту – Національного центру насіннезнавства та сортовивчення НААНУ (м. Одеса) [221].

Сорт Корсак – невибагливий до умов вирощування, відноситься до середньоранньої групи стиглості, стійкий до вилягання, осипання та до несприятливих абіо- і біотичних чинників на всіх етапах росту і розвитку. Вегетаційний період складає 120-125 днів. Потенціал врожайності - 3,5-4,0 т/га. Насіння має вміст білка 41-42%. Рекомендована зона для вирощування: Лісостеп, Полісся, Степ. Виробник сорту - Науково-дослідний інститут сої (м. Глобине, Полтавська обл.).

Сорт Діадема Поділля – ранньостиглий сорт, стійкий до вилягання та до основних хвороб. Адаптується до різноманітних ґрунтово-кліматичних умов вирощування. Вегетаційний період складає 105-115 днів. Потенціал врожайності - 2,9-3,4 т/га. Вміст білка становить 38,7%. Внесений до Державного реєстру сортів рослин України та рекомендується до вирощування у зонах полісся та степ. Сорт був наданий Інститутом рослинництва імені В. Я. Юр'єва НААНУ [220].

Для визначення фотоперіодичної реакції досліджуваних сортів проводили фенологічні дослідження в умовах факторостатної камери за дії фотоперіоду різної тривалості на кафедрі фізіології і біохімії рослин та мікроорганізмів біологічного факультету ХНУ ім. В.Н. Каразіна (табл.2.1).

Таблиця 2.1

Фотоперіодична реакція досліджуваних сортів сої культурної та гороху посівного

Назва сорту	Тип фотоперіодичної реакції
Меценат	Довгоденний (ДДР)
Хаджибей	Короткоденний (КДР)
Корсак	Короткоденний (КДР)
Ятрань	Нейтральноденний (НДР)
Діадема Поділля	Нейтральноденний (НДР)

2.2 Дизайн дослідження

У дисертаційній роботі проводили два типи досліджень: дослідження індуктивного впливу світла різного спектру, що дозволяло спостерігати сигнальну роль світла, та дослідження впливу селективного світла в умовах світлокультури.

2.2.1 Дослідження індуктивного впливу селективного світла

Для дослідження індуктивного впливу світла різних спектрів проводили лабораторні дослідження (Рис. 2.1). Насіння досліджуваних рослин стерилізували поетапно 70% розчином етанолу протягом 1 хвилини та 15 хвилин 15% розчином гіпохлориду натрію. Стерилізоване насіння пророщували у чашках Петрі на фільтровальному папері з додавання 5 мл води у темряві, за температури 22°C у термостаті TCO-80 MICROmed по 7-10 насінин на чашку протягом 3-х днів. Після цього опромінювали досліджувані проростки світлом різного спектру. Етиольовані проростки в ізольованому боксі в темряві опромінювали щодня протягом 5 днів по 30 хвилин за

допомогою LED матриці Коробова червоним світлом, зеленим та синім з інтенсивністю освітлення 120 мВт/м^2 та розподілом фотонів $0,45\text{-}0,65 \text{ мкмоль} \cdot \text{с} \cdot \text{м}^2$. Контрольні рослини культивували у темряві за температури $22 \text{ }^\circ\text{C}$ без опромінення. На 10-ту добу експерименту проводили аналіз ростових процесів, визначаючи лінійні розміри та біомасу проростків та реакції фотоморфогенезу. Також аналізували такі біохімічні показники в осьових органах проростків як: вміст розчинних цукрів та білків, фітогормональний баланс та стан антиоксидантної системи (за активністю пероксидази, каталази та вмістом перекису водню). Вплив активації фоторецепторних систем селективним світлом на ростові, морфогенетичні та біосинтетичні процеси у етиольованих проростках визначали по варіантах: 1) контроль – без опромінення; 2) ЧС – опромінення червоним світлом з довжиною хвилі $660 \pm 10 \text{ нм}$; 3) ЗС – опромінення зеленим світлом з довжиною хвилі $530 \pm 10 \text{ нм}$; 4) СС – опромінення синім світлом з довжиною хвилі $450 \pm 10 \text{ нм}$.

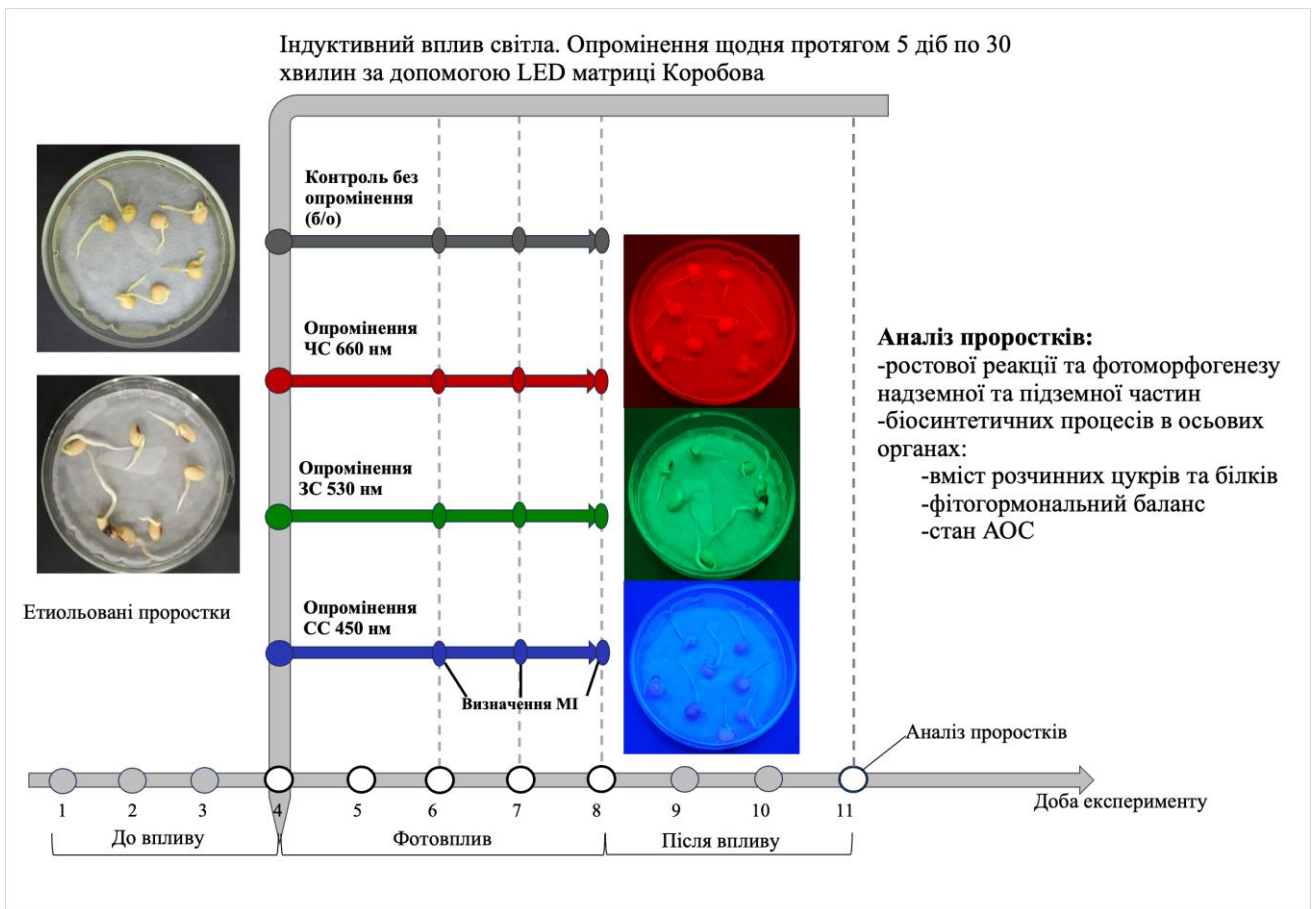


Рис. 2.1 Схема дослід з визначення індуктивного впливу світла

Дослідження індуктивного впливу селективного світла на проліферативну активність клітин кореневих меристем проводили у динаміці. На третій, четвертий та п'ятий день опромінення фіксували апікальну частину корінців проростків. Надалі оцінювали мітотичний індекс у апікальній зоні фіксованих корінців.

2.2.2 Вплив селективного світла в умовах світлокультури

Світлокультура активно використовується у сільському господарстві не тільки для вирощування рослин у контрольованих умовах, але й для фотобіологічних досліджень, дозволяючи спостерігати вплив світла різного спектру, інтенсивності, фотоперіоду тощо на процеси росту та розвитку рослин. Вирощування рослин в умовах світлокультури дозволяє контролювати спектральний склад і регулювати інтенсивність світла, щоб імітувати зміни інтенсивності сонячного світла протягом дня [222].

Дослідження з оцінки дії світла на процеси росту та розвитку рослин проводили при тривалому вирощуванні рослин під світлодіодними джерелами світла, що мали випромінювання в червоній, синій або зеленій області спектра. Попередньо стерилізоване насіння пророщували у чашках Петрі на фільтрувальному папері з додавання 5 мл води у темряві, за температури 22°C у термостаті TCO-80 MICROmed по 7-10 насінин на чашку протягом 3-х днів. Після цього пророщене насіння переносили на смуги фільтрувального паперу, який після скручували у рулони та розміщували у ємностях с водою. Ємності переносили до кімнатної теплиці ТШК-1 «Флора», де вирощували досліджувані рослини протягом двох тижнів під дією світла з інтенсивністю освітлення 750 мВт/м² та розподілом фотонів 2,81-4,07 мкмоль·с·м². Протягом усього дослідження підтримували постійні умови вирощування: температура 20-22°C, фотоперіод 16 годин. Після закінчення терміну проводили аналіз ростової реакції, морфогенезу та біохімічних показників у надземній та підземній частинах рослин. Вплив селективного світла у світловій культурі на ростові, морфогенетичні та біосинтетичні процеси рослин визначали по варіантах: 1) БС – опромінення білим світлом;

2) ЧС – опромінення червоним світлом з довжиною хвилі 660 ± 10 нм; 3) ЗС – опромінення зеленим світлом з довжиною хвилі 530 ± 10 нм; 4) СС – опромінення синім світлом з довжиною хвилі 450 ± 10 нм.

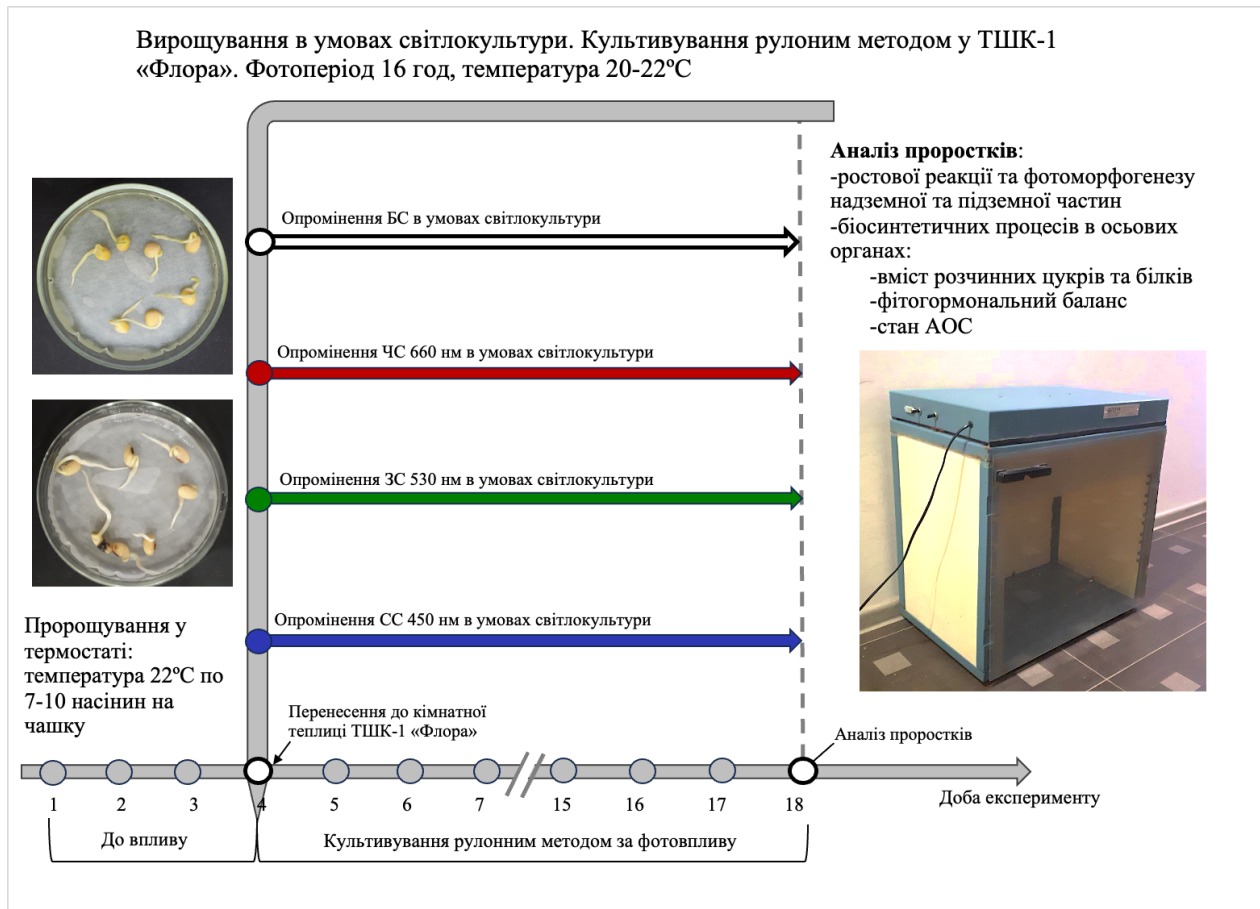


Рис. 2.2 Схема дослідження впливу селективного світла в умовах світлокультури

2.3 Методи дослідження

2.3.1 Аналіз ростової реакції та фотоморфогенезу

Для визначення ростової реакції досліджуваних рослин на вплив селективного світла визначали лінійні розміри надземної та кореневої частин рослин, а також їх біомасу, після чого досліджували співвідношення надземної та підземної частин. При дослідженні індукційного впливу світла різних спектрів на морфогенез надземної частини етиольованих проростків гороху визначали кількість вузлів у проростків (рис 2.4). У сої визначали кількість розгорнутих гіпокотильних гачків (рис 2.5)



Рис. 2.3 Етиольований проросток гороху посівного: 1- апікальний гачок, 2 - вузол, 3 – латеральний (бічний) корінь

Для визначення впливу селективного світла на морфогенез пагону в умовах світлокультури у гороху визначали кількість вузлів, у той час коли у сої вимірювали довжину гіпокотилю та епікотилю, а також їх співвідношення. Вплив селективного світла на розвиток підземної частини визначали за кількістю та довжиною бокових коренів у гороху та за товщиною кореневої шийки додатково у сої. Для аналізу було використано не менше 20 проростків кожного варіанту на серію.

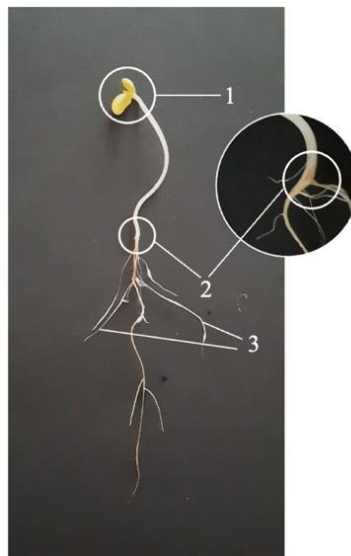


Рис. 2.4 Етиольований проросток сої культурної: 1- сім'ядолі, 2 – коренева шийка, 3 – латеральні (бічні) корені

2.3.2 Проліферативна активність корневих меристем

Для аналізу використовували апікальну частину корінців довжиною 1-1,5 см. Матеріал фіксували у розчині Кларка (96%-й розчин етилового спирту та крижана оцтова кислота у співвідношенні 3:1), після чого промивали тричі 70% розчином етанолу та зберігали при 4 °С до проведення аналізів. Забарвлення матеріалу проводили ацетокарміном методом гарячого гідролізу і готували давлені тимчасові мікропрепарати. Препарати аналізували за допомогою світлового мікроскопа ЛОМО Мікмед-1 при збільшенні $\times 400$. Для досліду брали не менше 10 проростків кожного варіанту, аналізувалося 5-8 полів зору, для кожного препарату було проаналізовано не менше 250-300 клітин. Мітотичний індекс (МІ) розраховували як відношення клітин, які перебували у мета-, ана- і телофазі мітозу, до загальної кількості клітин у полі зору. Для підрахунку клітин робили фотографічні зображення, які аналізувались з використанням програми Adobe Photoshop CC 2019 v20.0.7.

2.3.3 Біохімічні методи:

Фіксація рослинного матеріалу. Для визначення вмісту розчинних вуглеводів, білків та активності фітогормонів рослинний матеріал фіксували водяною парою у сушильній шафі при 120°C, після чого висушували при 60°C протягом 3-4 годин. Подрібнений матеріал зберігали у паперових пакетах. Для усередненої проби відбирали по 20 проростків кожного варіанту.

Визначення вмісту вуглеводів. Визначення проводили фотоколориметричним мікрометодом з ферриціанідом калію [223]. Принцип методу полягає у відновленні редуруючими цукрами ферриціаніду калію (червона кров'яна сіль) $K_3[Fe(CN)_6]$ в лужному середовищі при нагріванні до ферроціаніду (жовта кров'яна сіль) $K_4[Fe(CN)_6]$. Ферроціанід калію при взаємодії з сірчаноокислим окисним залізом у присутності желатину утворює стійкий синій розчин.

Екстракцію цукрів з рослинного матеріалу проводили з використанням 80% етилового спирту. Для цього рослинний матеріал розтирали у порцеляновій ступці з додаванням піску та 5 мл етилового спирту, після чого

інкубували у водяній бані при температурі 70°C 30 хв. Надалі центрифугували при 3000 об/хв 10 хвилин. Надосадову рідину відокремлювали, а до осаду приливали 5 мл етилового спирту, після чого знов інкубували та центрифугували. У якості екстракту використовувалася уся надосадова рідина, об'єм якої доводили до 10 мл. У екстракті визначали вміст редуруючих цукрів (моноцукрів) та суми цукрів. Для визначення вмісту моноцукрів у мірні пробірки на 10 мл приливали 200 мкл екстракту, 1 мл розчину ферриціаніду калію та 1,8 мл дистильованої води. Вміст пробірки перемішували та нагрівали на кип'ячій водяній бані 15 хв. Після нагрівання пробірки охолоджували та додавали 2 мл сірчаноокислого заліза, перемішували та доводили об'єм до 10 мл дистильованою водою. В отриманому розчині вимірювали оптичну щільність.

Для визначення суми цукрів проводили гідроліз, додаючи до 100 мкл екстракту та 0,9 мл води 1 мл 1М HCl та нагріваючи протягом 5 хв при 70°C. Охолоджений екстракт нейтралізували 1М лугом до рН 7,0. Надалі визначали кількість цукрів за попередньою методикою визначення вмісту моноцукрів. Оптичну щільність, яка є прямо пропорціональна вмісту цукрів у розчинах, визначали за допомогою фотоелектроколориметра КФК-2МП з довжиною хвилі – 670 нм. Калібрувальний графік будували за глюкозою. Вміст цукрів у дослідному рослинному матеріалі визначали за формулою:

$$\text{ВЦ} = (c \times k) / m, \text{ де} \quad (2.3.3.1)$$

ВЦ – вміст цукрів

c – концентрація цукрів у дослідному розчині за калібрувальним графіком, мг/мл

k – коефіцієнт розведення

m – маса наважки, г

За різницею вмісту суми цукрів та моноцукрів визначали кількість олігоцукрів.

Визначення вмісту білків. Вміст водорозчинних білків визначали за методом Бредфорда з використанням реактиву Кумасі [224]. Метод

грунтується на зв'язуванні Coomassie brilliant blue G-250 з амінокислотними залишками білка, в першу чергу з аргініном, а також з тирозином, гістидином, фенілаланіном і триптофаном. При зв'язуванні відбувається зсув максимуму поглинання з 465 нм (вільний барвник) до 595 нм (зв'язаний).

Для екстракції білків рослинний матеріал гомогенізували у фосфатно-сольовому буфері з рН 7,4. Гомогенат інкубували протягом 1 години, після чого центрифугували 10 хв при 8000 об/хв. Надосадову рідину використовували для визначення вмісту білків.

У пробірку переносили 0,2 мл екстракту, 0,8 мл буферу та 1 мл реактиву Кумасі, після чого інкубували при кімнатній температурі 10 хв. У контрольну пробірку до 1 мл р-ву Кумасі додавали 1 мл буферу. Оптичну щільність отриманого розчину визначали, використовуючи фотоелектроколориметр КФК-2МП з довжиною хвилі 595 нм. Вміст білків розраховували за калібрувальною кривою, побудованою на бичачому сироватковому альбуміні, за формулою:

$$A = (c \times V) / (V_1 \times m), \text{ де} \quad (2.3.3.2)$$

A – вміст білків

c – концентрація білка у дослідному розчині за калібрувальним графіком, мг/мл

V – загальний об'єм витяжки, мл

V_1 – об'єм витяжки взятий для аналізу, мл

m – маса наважки, г

Аналіз фітогормонального балансу. Для екстракції ІОК та АБК рослинний матеріал гомогенізували у 80% етиловому спирті, інкубували протягом 16-20 год у темряві при температурі 4°C, після чого центрифугували 30 хв при 8000 об/хв. Надостадову рідину відокремлювали, а до осаду приливали етиловий спирт та центрифугували. Спиртовий екстракт випарювали при 40-45°C, після чого переносили у пробірки Епіндорфа та використовували для визначення активності фітогормонів методом біотестів:

АБК – за інгібуванням проростання насіння гірчиці білої; ІОК – за приростом відрізків колеоптилів етиольованих проростків пшениці [223].

Визначення активності АБК. Активність абсцизової кислоти визначали методом інгібування проростання насіння гірчиці білої (*Sinapis alba* L.). Насіння гірчиці по 50 штук розкладали в чашки Петрі на фільтрувальний папір, змочений 2 мл розведеної у 20 разів витяжки фітогормонів. До контрольних чашок замість витяжки додавали 2 мл дистильованої води. Через добу проводили підрахунок кількості пророслого і не пророслого насіння в дослідних та контрольному варіантах. Кількість насіння, що не проросло, в контрольному варіанті приймалася за 100% і щодо цього показника розраховували активність АБК у дослідних пробах. Активність АБК виражали у % інгібування проростання насіння гірчиці білої стосовно контролю за формулою:

$$A = (N/N_{\text{контр}}) \times 100\%, \text{ де} \quad (2.3.3.3)$$

A – активність АБК

N - кількість насіння, що не проросло у дослідній пробі

$N_{\text{контр}}$ - кількість насіння, що не проросло у контрольній пробі

Визначення активності ІОК. Активність індолілоцтової кислоти визначали за приростом відрізків колеоптелів пшениці (*Triticum aestivum* L.). Цей біотест заснований на здатності ауксину індукувати та підтримувати розтягування клітин колеотелів етиольованих проростків пшениці. Для цього було взято відрізки колеоптилів 3-добових проростків пшениці по 5 мм. З порожнини циліндра колеоптилю видаляли листок, не пошкоджуючи внутрішнього епідермісу, після чого по 5 відрізків нанизували на волосінь, вимірюючи їх довжину і поміщали в чашку Петрі з 2 мл розведеної в 20 разів витяжки фітогормонів та 2 мл 2% розчину сахарози. У контрольну пробу замість витяжки додавали 2 мл 10% етанолу. Чашки Петрі переносили у термостат за температури 26°C на 24 години. Після інкубації вимірювали довжину відрізків. За різницею значень довжини колеоптелів після інкубації і на початок досліду визначали активність ІОК через визначення приросту

окремих відрізків. Активність ІОК виражали % приросту колеоптелей пшениці відносно контролю за формулою:

$$A = ((\Delta P - \Delta P_{\text{контр}}) / \Delta P_{\text{контр}}) \times 100\%, \text{ де} \quad (2.3.3.4)$$

A – активність ІОК

ΔP - різниця значень довжини колеоптелей після інкубації і на початок дослідів

$\Delta P_{\text{контр}}$ - різниця значень довжини колеоптелей після інкубації і на початок дослідів у контрольній пробі

Аналіз показників антиоксидантної системи:

Визначення активності кислій пероксидази. Активність пероксидази у рослинному матеріалі визначали за методом, який ґрунтується на безперервному вимірі світлопоглинання бензидинової сині, що утворюється при окисненні бензидину під дією пероксидази [223].

Ферментну витяжку отримували шляхом гомогенізації рослинного матеріалу з піском у ацетатному буфері (рН 5,0). Гомогенат центрифугували при 3000 об/хв протягом 10 хвилин. Надосадову рідину використовували у якості ферментного препарату. Інкубаційна суміш в обох кюветах складалася з 1 мл витяжки, 1 мл буферного розчину, 1 мл бензидину. У контрольну кювету додавали 1 мл води, у той час коли у дослідну – 1 мл 0,03% перекису водню, водночас вмикаючи секундомір. Визначали оптичну щільність дослідного розчину через 30 сек. Активність пероксидази визначали за формулою:

$$A = D \times (\alpha \times \beta \times \gamma) / (t \times d), \text{ де} \quad (2.3.3.5)$$

D – оптична щільність

d – товщина кювети, см;

t - час, с;

α, β, γ – фактори розведення: α – відношення кількості рідини, взятої для приготування витяжки, мл до маси навішування, г; β – ступінь додаткового розведення витяжки (якщо це потрібно); γ – ступінь постійного розведення витяжки у реакційній суміші (=4).

Визначення активності каталази. Для визначення активності каталази використовували метод, суть якого зводиться до фотометричної реєстрації комплексних з'єднань молібдату амонію з перекисом водню, що не розклався протягом реакції [225]. Для отримання ферментного екстракту рослинний матеріал гомогенізували у фосфатно-сольовому буфері, після чого центрифугували 10 хв при 3000 об/хв. Надосадову рідину використовували як ферментний препарат.

Реакція запускалася додаванням до 100мкл екстракту 2мл розчину перекису водню 0,03%. У холосту пробу замість екстракту вносили 100мкл дистильованої води. Вміст обох пробірок інкубували 10 хв при температурі 37°C. Реакцію зупиняли додаванням 1 мл 4%-го розчину молібдату амонію. Вміст пробірок центрифугували 10 хвилин при 6000 об/хв. Інтенсивність забарвлення вимірювали за допомогою фотоелектроколориметра КФК-2МП при довжині хвилі 410 нм проти контрольної проби, у яку замість перекису водню вносили 2 мл дистильованої води.

$$A = (O_{хол} - O_{досл}) \times V \times t \times K / m, \text{ де} \quad (2.3.3.6)$$

$O_{хол}$ – оптична щільність холостої проби

$O_{досл}$ – оптична щільність дослідної проби

V – об'єм внесеного екстракту (л)

t – час інкубації (600с)

m – маса тканини (мг)

K – коефіцієнт мілімолярної екстинції перекису водню

Визначення вмісту перекису водню. Для визначення вмісту перекису водню у рослинному матеріалі використовували спектрофотометричний метод Bellinsampri з використання ксиленового реактиву [226]. Цей метод базується на опосередкованому пероксидом окисненні Fe^{2+} з наступною реакцією Fe^{3+} з ксиленоловим оранжевим.

Для отримання екстракту рослинний матеріал гомогенізували у дистильованій воді, після чого центрифугували 15 хвилин при 12000 g. Супернатант використовували для проведення аналізу. Інкубаційна суміш

складалася з 0,75 мл екстракту та 0,75 мл ксиленового реактиву. Інкубацію проводили 1 год при кімнатній температурі. Оптичну щільність утвореного розчину вимірювали за допомогою фотоелектроколориметра КФК-2МП з довжиною хвилі – 540 нм. Вміст перекису водню визначали за калібрувальною кривою, побудованою на розчині H_2O_2 . Для розрахунку використовували формулу:

$$ВП = (c \times V) / (m \times 880), \text{ де} \quad (2.3.3.7)$$

ВП – вміст перекису водню, мкмоль/г сирого матеріалу

c – концентрація перекису водню за калібрувальним графіком

V – об'єм екстракту, мл

m – маса наважки, г

В усіх біохімічних дослідках використовувалися реактиви, з класифікацією ЧДА.

2.3.4 Статистичні методи

Усі аналізи були виконані у 2-3 аналітичній повторності. Було проведено 3-5 серій дослідів. Для статистичного аналізу отриманих даних використовували методи параметричної та непараметричної статистики з урахуванням перевірки показників на нормальний розподіл. Отримані дані перевіряли на нормальний розподіл шляхом розрахунку критерія Шапіро-Уїлка. Для характеристики отриманих вибірок даних використовували середнє статистичне (M), стандартну похибку середнього, стандартне квадратичне відхилення (s) та обсяг вибірки (n). Істотність відмінностей між контрольними та дослідними варіантами визначали з використанням параметричного t -критерія Стьюдента та непараметричного критерія Манна-Уїтні з використанням поправки Бонферроні ($p \leq 0,018$) [227]. Аналіз та графічне оформлення отриманих даних проводили за допомогою програмного забезпечення Microsoft Office Excel 2019 та пакету програми Statistica 5.0. В таблицях та на графіках наведені середні значення та їх стандартні похибки.

Висновки до розділу 2:

У розділі представлено застосовані схеми дослідження, а також детальний опис морфометричних, цитогенетичних, мікроскопічних, біохімічних та статистичних методів дослідження, що використані у дисертаційній роботі для оцінки впливу селективного світла на ростову реакцію та фотоморфогенез проростків, проліферативну активність, зміни вмісту водорозчинних вуглеводів, білку, активності фітогормонів-антагоністів (ІОК та АБК), стану деяких компонентів антиоксидантної системи (АОС) – вмісту перекису водню та активності ферментів її катаболізму - пероксидази та каталази.

РОЗДІЛ 3. ВПЛИВ ОПРОМІНЕННЯ СЕЛЕКТИВНИМ СВІТЛОМ НА РОСТОВУ РЕАКЦІЮ ТА ПРОЛІФЕРАТИВНУ АКТИВНІСТЬ МЕРИСТЕМ ПРОРОСТКІВ РОСЛИН РІЗНИХ ФОТОПЕРІОДИЧНИХ ГРУП

Світло – один з основних факторів, який контролює усі фізіологічні процеси рослинного організму починаючи з проростання насіння і закінчуючи переходом до цвітіння та плодоношенням. Сприйняття світлового сигналу у рослинному організмі відбувається завдяки фоторецепторним системам [228]. Активація цих систем селективним світлом призводить до переходу етиольованих проростків на шлях фотоморфогенезу, причому у рослин різних видів можуть проявлятися різні особливості сприйняття, трансдукції і прояву ефектів цієї активації [7]. Така специфічність реакції може бути пов'язана з належністю рослин до різних екологічних груп, наприклад наявністю різної фотоперіодичної реакції.

Тому однією з наших задач було дослідити ростові показники етиольованих проростків з різною фотоперіодичною реакцією за індуктивного впливу селективного світла з різною довжиною хвилі.

3.1 Вплив ЧС, ЗС, СС на ростові процеси осьових органів у проростків бобових рослин с різною ФПР

Дослідження процесів росту рослини, таких як зміна лінійних розмірів та накопичення біомаси, дозволяє оцінити їх залежність від внутрішніх факторів та чинників навколишнього середовища, одним з яких є світло. На даний момент накопичено багато інформації стосовно механізмів регуляції морфо-фізіологічних процесів, які характеризують у свою чергу ростові реакції, але подібні дослідження були проведені переважно на модельному об'єкті *Arabidopsis thaliana*. Модельні об'єкти горох посівний та соя культурна також використовувались для визначення впливу опромінення світла різного спектру на ріст, але при цьому більшість робіт була проведена з сортами без урахування їх фотоперіодичної реакції [229].

Реакція на світло з різною довжиною хвилі значно відрізняється у проростків з різною фотоперіодичною реакцією (рис 3.1 та 3.2) [230-233].

У етиольованих проростків ДДР гороху посівного загальна довжина у контрольному варіанті сягає 17,11 см, з яких 6,07 см - надземна частина, а 11,04 см – підземна. На ростову реакцію як надземної, так і підземної частин впливає опромінення ЗС, що сприяє збільшенню цих показників, порівняно з контролем. У надземній частині спостерігається збільшення на 10,54%, коли у кореневій частині – на 18,75%.

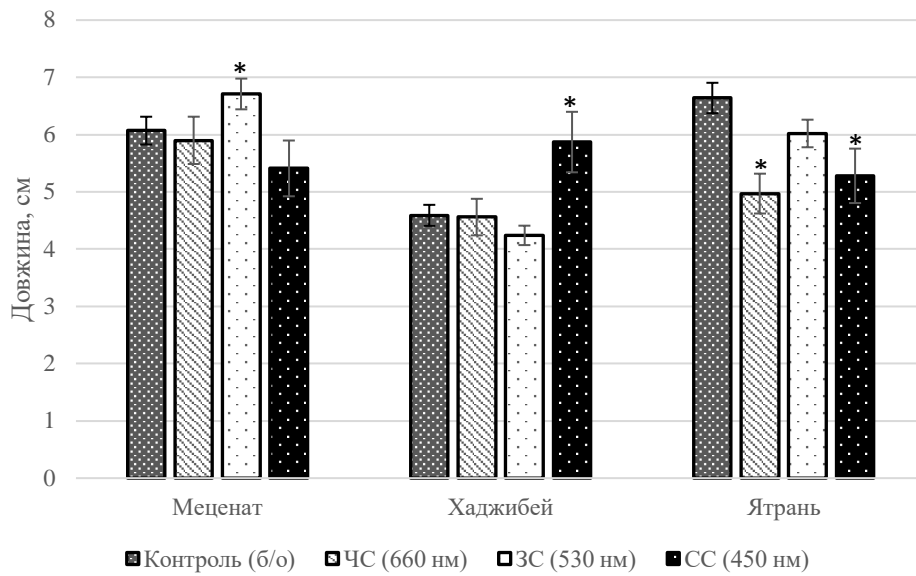


Рис 3.1. Довжина надземної частини проростків представників Бобових с різною ФПР під дією селективного світла, см ($M \pm s$, $n=45$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

У проростків сої культурної КДР сорту Хаджибей та НДР сорту Ятрань загальна довжина була більшою. У КДР сої культурної довжина проростків у контрольному варіанті становила 20,24 см. Середня довжина надземної частини при цьому сягала 4,59 см, а підземної – 15,65 см. На проростки КДР сої найбільше впливало опромінення СС, яке у надземній частині сприяло збільшенню довжини на 27,9%, а у підземній – на 14,3%. У НДР проростках, у свою чергу, середня загальна довжина проростка сягала 22,66 см, а опромінення ЧС призводило до її зменшення на 20%. Надземна частина при цьому зменшувалася на 25,2%, а підземна – на 18,5%. На надземну частину також мало вплив опромінення СС, що сприяє збільшенню довжини на 17,9%.

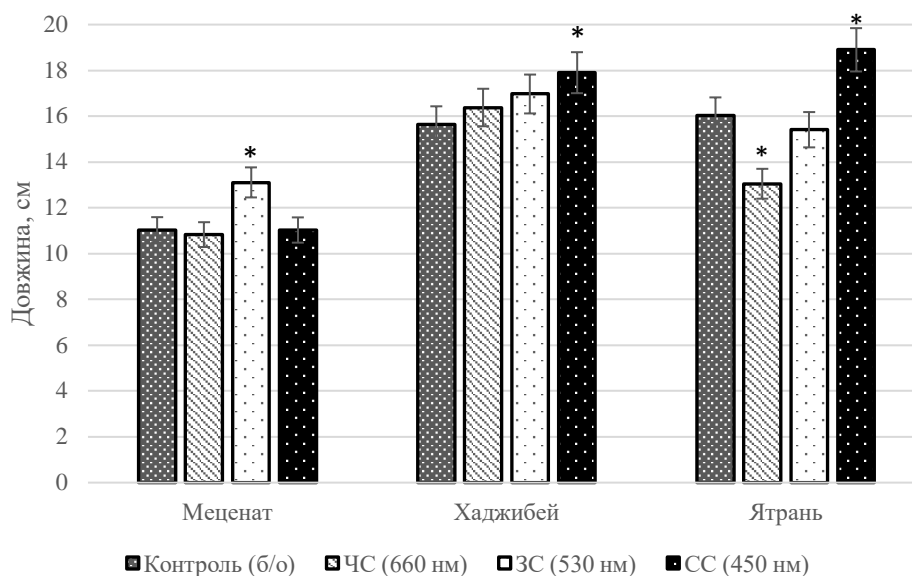


Рис 3.2. Довжина підземної частини проростків представників Бобових з різною ФПР під дією селективного світла, см ($M \pm s$, $n=45$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Відомо, що у етиольованих проростках наявні різні форми фітохромів, з яких більше усього $PhyA$, що переходить у активну форму у відповідь на опромінення світлом з довжиною хвилі у діапазоні 300–780 нм, що призводить до його взаємодії з транскрипційними факторами PIFs та репресором фотоморфогенезу COP1 [25,29]. Це у свою чергу сприяє інгібуванню роботи репресорів та поступовому переходу рослини до фотоморфогенезу, що характеризується у тому числі й зупинкою росту гіпокотилу проростків дводольних рослин. У наших дослідженнях спостерігалось деяке зниження довжини надземної частини, порівняно з темновим контролем, за активації окремих фоторецепторів селективним світлом, але видовження пагонів проростків ДДР гороху посівного та КДР сої культурної за дії ЗС та СС не може пояснюватись цим механізмом. За літературними даними, криптохроми також виступають сенсорами співвідношення СС/ЗС, що дозволяє їм відігравати важливу роль у «синдромі уникнення тіні», який викликається не тільки низьким співвідношенням ЧС/ДЧС, але й підвищенням частки ЗС в падаючому спектрі [68]. PIFs, у свою чергу, сприймають сигнали не тільки фітохромної системи, але й

криптохромів та фототропінів, які виступають фоторецепторами СС та ЗС [97]. Активація фотолабільної форми криптохрому *cry 2* та пригнічення активності фотостабільних форм фоторецепторів, у тому числі *cry 1* та PNOT 1, призводить до активації транскрипційних факторів PIF4/5/7, таким чином сприяючи біосинтезу ауксину в сім'ядолі, який потім транспортується до гіпокотилу, де індукує ріст клітин за рахунок розтягнення [97]. Таким чином видовження гіпокотилу за дії ЗС у ДДР гороху та СС у КДР сої пояснюється взаємодією криптохромів з PIF4/5/7. Відсутність видовження гіпокотилу у відповідь на ЗС та СС у проростків НДР сої сорту Ятрань ми можемо пояснити відсутністю достатньої кількості необхідних форм криптохрому або наявністю інших сигнальних шляхів, притаманних фотоперіодично-нечутливим рослинам, які регулюють процеси росту та розвитку рослин.

Реакція кореневої системи на опромінення селективним світлом може пояснюватися двома факторами: наявністю фоторецепторів безпосередньо у тканинах коренів або метаболічними і сигнальними шляхами «пагін-корінь». За даними Spaninks, Kiki, et al. вплив СС на ростові процеси кореневої системи відбувається локально, завдяки роботі фоторецепторів СС, а не через сигнальні шляхи від пагона до кореня, у той час коли вплив ЧС відбувається за рахунок трансдукції світлового сигналу [53]. Таким чином ми можемо припустити наявність високого вмісту фоторецепторів СС у корневих тканинах проростків сої культурної обох досліджуваних сортів. Різна реакція на опромінення ЧС та СС при цьому може бути пов'язана саме з їх фотоперіодичною реакцією. Водночас, через яскраво-виражену реакцію ДДР гороху сорту Меценат на опромінення ЗС, можливим є припущення наявності великої кількості криптохромів, як фоторецепторів ЗС, у коренях проростків, й роботи сигнальних шляхів між осьовими органами проростків.

Вважається, що накопичення біомаси рослиною є інтегральним показником функціонування організму та відображає активність біосинтетичних процесів. У дослідженнях Yang D. Та ін. у мутантів *rhyABDE* арабідопсису спостерігалось зниження біомаси у 5 разів, порівняно

з рослинами дикого типу, що підтверджує роль фітохромів у регуляції процесів накопичення біомаси рослин [234]. Але при цьому роль криптохромної системи у процесах накопичення біомаси у проростках на даний час не визначена повністю. Також залишається недостатньо вивченим вплив ЗС на метаболічні процеси рослин на ранніх стадіях онтогенезу, через що є важливим дослідити вплив активації окремих фоторецепторних систем селективним світлом на біомасу проростків представників *Fabaceae*.

За результатами наших досліджень активація саме фітохромної системи червоним світлом призводила до збільшення біомаси у надземній частині, порівняно з темновим контролем, незалежно від виду та фотоперіодичної реакції досліджуваних проростків (рис. 3.3). Загальна біомаса проростків гороху ДДР сорту Меценат була значно меншою за біомасу проростків сої культурної. Опромінення ЧС та ЗС сприяє збільшенню біомаси проростків, порівняно з контролем. У контрольних варіантах середня суха маса надземної частини становила 23,48 мг. Опромінення ЧС сприяло збільшенню маси на 45,3%, а ЗС – на 29,3%.

У проростків КДР сої культурної сорту Хаджибей у контрольному варіанті загальна біомаса становила 63,97 мг, з яких 46,23 мг – надземна частина, а коренева частина – 17,74 мг. Найбільш виражена реакція гіпокотилу на опромінення селективним світлом спостерігалася за дії ЧС, яке призводило до збільшення сухої маси на 34,9%.

У НДР проростках сої культурної спостерігається неістотне збільшення біомаси за дії ЧС, але цей вплив був значно меншим за дію ЧС на надземну частину КДР проростків сої.

У кореневій системі проростків ДДР гороху посівного спостерігається значне збільшення біомаси за дії ЗС на 50,1%, порівняно з контрольним варіантом – 17,1 мг (рис. 3.4). На накопичення біомаси кореневою системою проростків КДР сої культурної впливало опромінення селективним спектром усіх досліджуваних спектрів: опромінення ЧС стимулювало збільшення біомаси на 58,7%, коли опромінення ЗС та СС - на 35,9-37,3%. У проростків

НДР сої культурної сорту Ятрань спостерігалось значне збільшення сухої маси за активації фітохромної системи опроміненням ЧС – на 57%.

Відомо, що основною складовою біомаси є клітинні стінки рослин, синтез і реорганізація яких регулюються генами *CELLULOSE SYNTHASE-LIKE* (*CSLB4* та *CSLG3*), *EXPANSIN 1* (*EXP1*) і *XYLOGLUCAN ENDOTRANSGLUCOSYLASE/HYDROLASE 7* (*XTH7*) [234]. При цьому у дослідженнях M-Y Bai et al. було продемонстровано, що транскрипційний фактор PIF4, який приймає участь у внутрішньоклітинному світловому сигналіngu, може зв'язуватися з промотором EXP1, через що ми можемо припустити можливість того, що регуляція накопичення біомаси проростками відбувається за рахунок опосередкованого впливу селективного світла на синтез клітинних стінок [235].

Деяке збільшення біомаси досліджуваних проростків за опромінення ЗС, яке спостерігалось лише у фотоперіодично-чутливих рослин – ДДР гороху та КДР сої, та відсутнє у НДР сої сорту Ятрань, дозволяє припустити відсутність чутливості ростової реакції фотоперіодично-нечутливих рослин до дії ЗС, яка пов'язана з рецесивним станом генів *PhyA*.

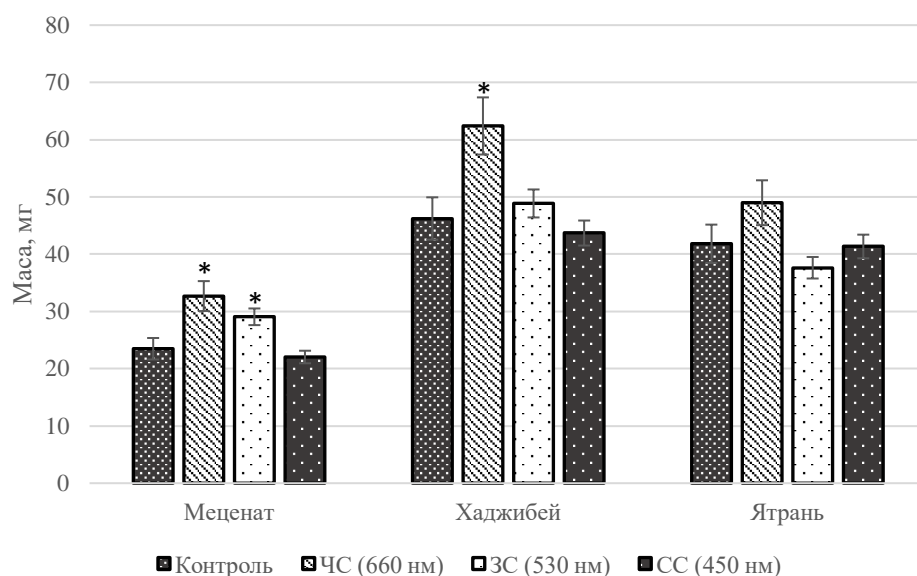


Рис 3.3. Суха біомаса надземної частини проростків представників Бобових з різною ФПР під дією селективного світла, мг ($M \pm s$, $n=45$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Реакція підземної частини досліджуваних проростків була подібною до реакції надземної частини. Спостерігалось значне збільшення біомаси коренів у проростків сої культурної обох досліджуваних сортів, що підтверджує роль фітохромної системи у накопиченні біомаси рослинами.

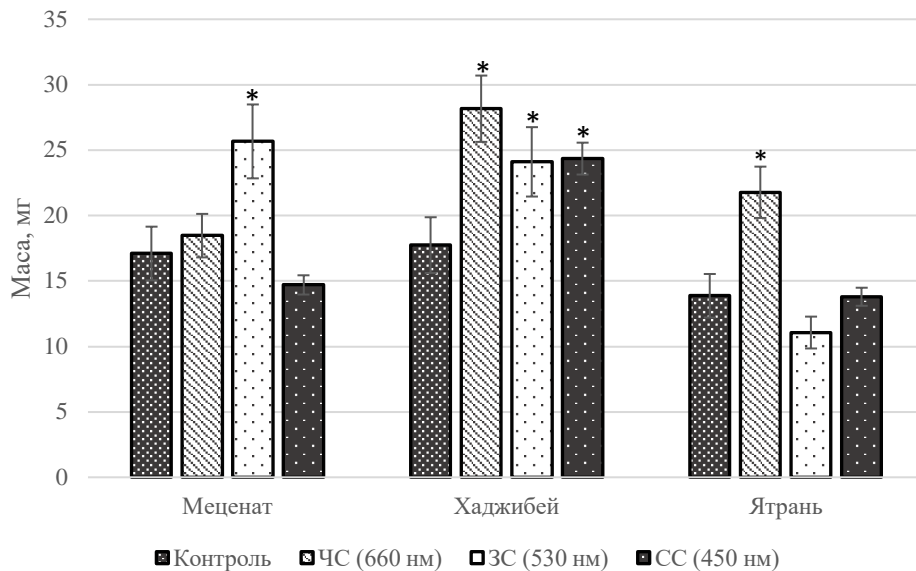


Рис 3.4. Суха біомаса підземної частини проростків представників Бобових з різною ФПР під дією селективного світла, мг ($M \pm s$, $n=45$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Деяка подібність реакцій кореневої системи досліджуваних проростків та реакцій надземної частини на опромінення селективним світлом дозволяє припустити наявність у коренях власних фоторецепторних систем, які приймають участь у регуляції ризогенезу.

3.2 Вплив селективного світла ЧС, ЗС, СС на мітотичну активність корневих меристем проростків бобових різних фотоперіодичних груп

Швидкість росту кореня у довжину залежить від швидкості новоутворення клітин у меристемі, швидкості переходу їх до розтягування і від довжини клітин, що закінчили ріст. У всіх коренів, що ростуть у ґрунті за нормальних умов, зростаюча частина є невеликою та містить зону поділу, де відбувається поділ клітин, та зону розтягування, де вони досягають остаточного розміру. Швидкість росту клітин у зоні розтягування набагато

вища, ніж швидкість новоутворення клітин у меристематичних тканинах, через що швидкість росту кореня визначається ростом клітин розтягуванням [236]. Але в основі активації процесів росту рослини на органному рівні лежить стимуляція процесів клітинного росту, складовою якої є саме проліферативна активність меристеми. Вважається, що меристематичні тканини є найбільш чутливими і активно реагують на зовнішні впливи, через що будь-який неспецифічний вплив навколишнього середовища, зокрема вплив світла різного спектрального складу, може призвести до зміни проліферативної активності клітин, які відображає такий показник, як мітотичний індекс [237]. Також припускається, що цей процес відбувається завдяки різним сигнальним системам, до яких можуть входити і фоторецепторні системи.

За нашими дослідженнями протягом усього досліду спостерігалася тенденція зниження мітотичної активності у корневих меристемах усіх досліджуваних проростків, але активація окремих фоторецепторних систем змінювала швидкість цього процесу [230,238,239].

У етиольованих проростках ДДР гороху посівного сорту Меценату у контрольному варіанті на 6-ту добу експерименту мітотичний індекс складав 4,78%, коли за впливу ЗС він збільшувався до 5,81% (рис 3.5). При дослідженні впливу селективного світла на динаміку проліферативної активності корневих меристематичних клітин гороху посівного, спостерігали на 7-му добу експерименту в усіх варіантах досліду різку зміну МІ: збільшення у контрольному варіанті у 1,1 рази та, навпаки, зменшення МІ при опромінюванні ЧС та СС у 1,4 та 1,14 рази відповідно. На 8-му добу експерименту спостерігається незначне зменшення МІ за дії ЧС.

У клітинах корневих меристем проростків сої короткоденного сорту Хаджибей на 6-ту добу експерименту спостерігається зменшення МІ за дії СС та ЧС, порівняно з контролем, що сягав 2,59%, у 1,4 рази в обох випадках, та подальше зниження проліферативної активності корневих клітин, що

свідчить про наявність деякої чутливості меристематичних клітин до СС (рис 3.6).

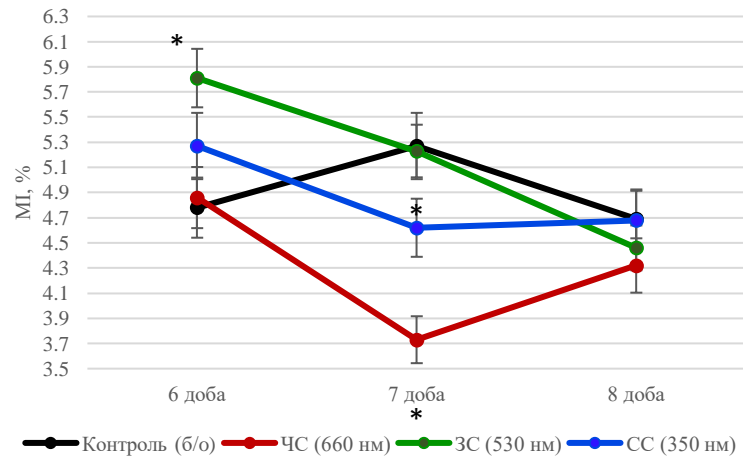


Рис 3.5. Динаміка мітотичного індексу (МІ) клітин кореневих меристем проростків гороху посівного сорту Меценат під дією селективного світла, % ($M \pm s$, $n=200$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

При цьому на 7-му добу експерименту спостерігається різке збільшення МІ за дії ЧС – у 1,6 разів, що може бути пов'язано з впливом активації фітохромної системи на проліферативну активність кореневих меристем.

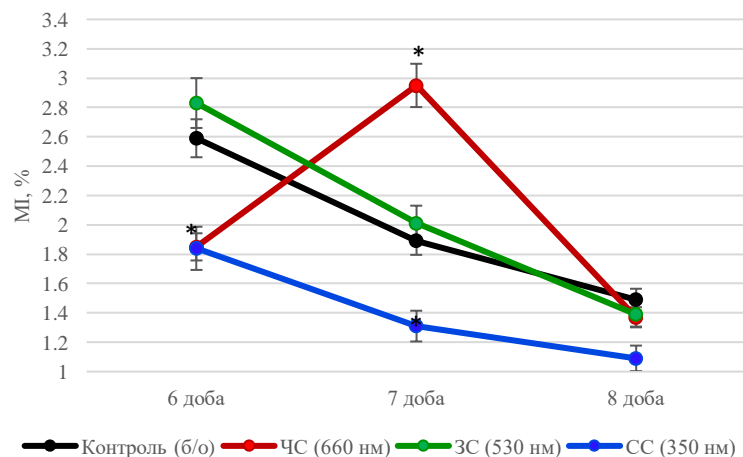


Рис 3.6. Динаміка мітотичного індексу (МІ) клітин кореневих меристем проростків сої культурної сорту Хаджибей під дією селективного світла, % ($M \pm s$, $n=200$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

У контрольних проростків НДР сої культурної сорту Ятрань у на 6-ту добу експериментів МІ був 1,97% та протягом досліду за всіх варіантів спостерігалось його зниження, але опромінення ЧС не призводило до змін проліферативної активності у корневих меристемах (рис 3.7). На 8-му добу досліду спостерігається незначне зниження МІ за опромінення ЗС та СС, порівняно з контролем, що може бути пов'язано з роботою криптохромної системи, яка приймає участь також у рецепції ЗС.

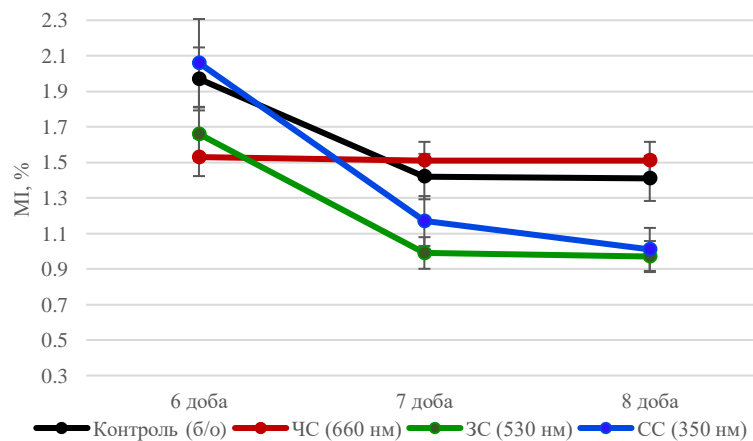


Рис 3.7. Динаміка мітотичного індексу (МІ) клітин корневих меристем проростків сої культурної сорту Ятрань під дією селективного світла, % (M±s, n=200)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Яскраво-виражені ростові реакції корневих систем проростків на опромінення СС у літературі пов'язують з наявністю фоторецепторів СС – криптохромів, безпосередньо у тканинах коренів. Ці дані можуть слугувати поясненням зміни МІ корневих клітин КДР сої культурної сорту Хаджибей за опромінення СС. Зміни проліферативної активності корневих клітин фотоперіодично-чутливих проростків гороху та сої за активації фітохромної системи можливо пов'язати з впливом ЧС на вміст та активність фітогормонів, зокрема цитокінінів, ауксинів та АБК, які приймають участь у прямій або опосередкованій регуляції клітинного циклу мекистематичних клітин рослин, та на активність комплексів циклінів та циклін-залежних кіназ [240]. З літературних даних відомо, що сорти сої культурної з рецесивним

станом Е-генів є нечутливими до тривалості фотоперіоду та вважаються нейтрально-денними рослинами [208]. Враховуючи, що гени Е3 та Е4 є гомологами гену РНУА у *Arabidopsis* [218], ми можемо припустити знижену чутливість проростків сої культурної НДР сорту Ятрань до світла, активуючого РhyА, зокрема ЧС.

Висновки до розділу 3:

- За опромінення ЧС (660 нм) спостерігався перехід етиольованих проростків до програми розвитку фотоморфогенез, що супроводжується зменшенням довжини гіпокотилу, порівняно з контролем, та накопиченням біомаси у осьових органах проростків. Протилежна реакція, а саме видовження гіпокотилу у відповідь на опромінення СС та ЗС, була притаманна лише фотоперіодично-чутливим представникам *Fabaceae* та може бути пов'язана з роботою криптохромної системи, що приймає участь у «реакції уникнення тіні».

- Представники Бобових з різною ФПР змінювали активність ростових процесів у відповідь на опромінення світлом з різною довжиною хвилі різним чином: у представників ДДР гороху посівного спостерігалось збільшення довжини та біомаси лише за дії ЗС; проростки КДР сої культурної реагували на опромінення усіх досліджуваних спектрів, а у проростків НДР відбувалися значні зміни ростових процесів за опромінення ЧС.

- Протягом усього дослідження встановлено зменшення меристематичної активності у корневих меристемах усіх досліджуваних проростків, але активація окремих фоторецепторних систем змінювала швидкість цього процесу.

- Спостерігалися зміни МІ корневих меристем проростків з різною ФПР за дії селективного світла: у проростків ДДР гороху посівного спостерігаються зміни за опромінення ЧС та ЗС; у проростках КДР сої культурної - за опромінення ЧС та СС; на МІ корневих клітин проростків НДР сої культурної опромінення світлом не впливає.

Результати цього розділу опубліковано у роботах [230-233, 238,239]

РОЗДІЛ 4. ФОТОМОРФОГЕНЕЗ РОСЛИН РІЗНИХ ФОТОПЕРІОДИЧНИХ ГРУП НА РАННІХ ЕТАПАХ ОНТОГЕНЕЗУ ЗА ДІЇ СЕЛЕКТИВНОГО СВІТЛА

Фотоморфогенез проростків є класичною моделлю для вивчення трансдукції світлового сигналу у вищих рослин. Етиольовані проростки, культивовані у темряві, характеризуються подовженими гіпокотиллями, закритими сім'ядолями, загорнутими гіпокотильними гачками та розвитком етіопластів з пропластид. Навпаки, нормальні проростки, що культивувались на світлі, демонструють фенотип деетіоляції, який включає вкорочення гіпокотиллю, розгортання та збільшення сім'ядолей, розкриття гіпокотильного гачку а також розвиток зрілих хлоропластів з пропластид [7]. При цьому морфологія рослин, опромінених світлом різного спектру сильно відрізняється, залежно від виду, сорту й, можливо, фотоперіодичної чутливості рослини [94]

Одним з показників морфогенетичної реакції надземної частини гороху посівного вважається кількість сформованих вузлів на проростку. У наших дослідженнях у контрольних проростках було 2,38 вузлів на проросток (рис 4.1) [232]. Опромінення селективним світлом майже не змінює кількість вузлів, через що ми можемо припустити, що середня кількість вузлів проростку гороху є ознакою, яка залежить від стадії розвитку проростку та внутрішніх факторів та майже не залежить від опромінення селективним світлом. Ще однією характеристикою фотоморфогенезу є розгорнення гіпокотильного гачку, основна функція якого є захист апікальної меристеми під час проростання. У наших дослідженнях ми визначали частку проростків з розгорнутими гачками. У контрольному варіанті цей показник був 19,1%, коли активація фітохромної системи призводила до збільшення цієї частки до 49%.

За літературними відомостями, phyA і phyB є ключовими фоторецепторами, які регулюють фотоморфогенез за дії багатьох шляхів світлового сигналінгу із залучанням системних інтеграторів PIFs, репресору

фотоморфогенезу COP1 і активатору фотоморфогенезу HY5 [21]. Регуляція розгортання гіпокотильного гачку відбувається у тому числі завдяки фітогормональним сигнальним шляхам [241], через що ми можемо припустити контроль фотоморфогенезу світлом через вплив на фітогормональну систему.

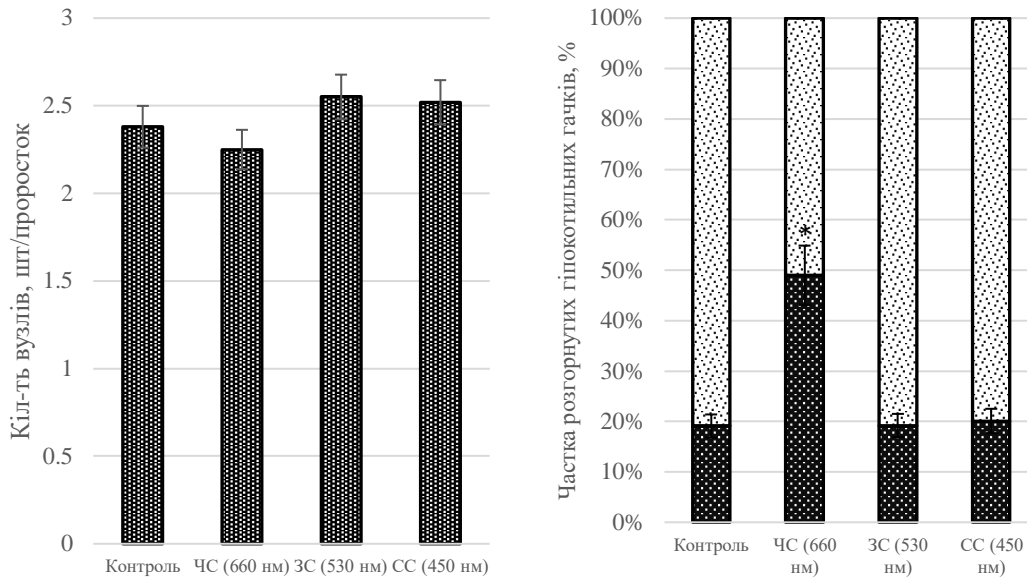


Рис 4.1. Кількість вузлів та частка розгорнутих гіпокотильних гачків у проростків гороху посівного сорту Меценат за дії селективного світла ($M \pm s$, $n=60$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Соя культурна, на відміну від гороху посівного, відноситься до рослин, які при проростанні виносять свої сім'ядолі над поверхнею ґрунту, через що проростки гороху посівного та сої культурної мають різну архітектуру. Через це, характеристики морфогенезу пагону проростків сої відрізнялися від характеристик гороху посівного. Для дослідження морфогенезу надземної частини етиолованих проростків сої культурної ми визначали частку проростків з розкритими сім'ядолями та товщину кореневої шийки.

При дослідженні впливу селективного світла на процес розкриття сім'ядолей проростків сої культурної з різною ФПР визначили, що у проростках КДР сорту Хаджибей спостерігається розкриття сім'ядолей за дії світла усіх досліджуваних спектрів (рис 4.2). У контрольному варіанті частка

проростків з розкритими сім'ядолями сягала 2,69%, коли опромінення ЧС призводило до збільшення цього показнику до 54,35%, ЗС – до 16,22%, а СС – до 18,6%. Ми припускаємо, що така реакція на опромінення селективним світлом пов'язана з активацією *PhyA* та наступною зміною активності PIFs та HY5, що призводить до наступного запуску програми фотоморфогенезу. Це також частково підтверджується більш вираженою реакцією на опромінення ЧС, що призводить до активації саме фітохромної системи. У проростках НДР сої сорту Ятрань у контрольних варіантах частка проростків з розкритими сім'ядолями становила 14,29%, а за дії опромінення ЧС та СС частка проростків з розкритими сім'ядолями збільшується до 33,33% та 34,62% відповідно. Реакція на опромінення ЗС, при цьому відсутня, що підтверджує наші припущення з нечутливості ростових процесів проростків НДР сої культурної до опромінення зеленим світлом.

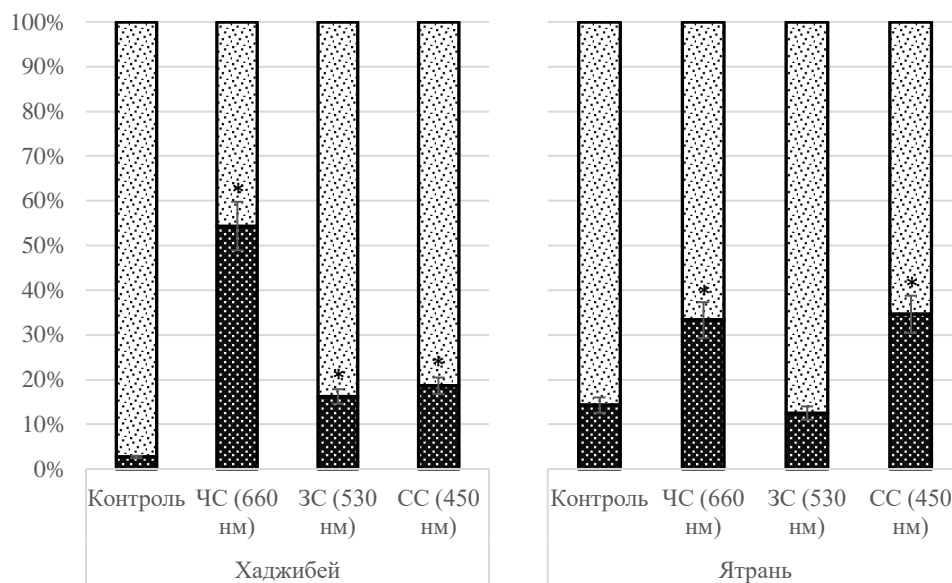


Рис 4.2. Частка розкритих сім'ядолей проростків сої культурної з різною ФПР за дії селективного світла, % ($M \pm s$, $n=60$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Товщина кореневої шийки – характеристика, яка може вказувати на активність транспорту поживних речовин між надземною та підземною частинами, а також на стан розвитку кореневої системи [242]. У контрольних варіантах проростків КДР сої культурної діаметр кореневої шийки був 2,18

мм (рис 4.3). За нашими дослідженнями опромінення ЧС та СС сприяло незначному збільшенню товщини кореневої шийки в етиольованих проростках КДР сої сорту Хаджибей на 10% та 4% відповідно, що дозволяє припустити участь фітохромної та криптохромної систем у регуляції фотоморфогенезу та активності транспорту у рослинах. На товщину кореневої шийки етиольованих проростків сорту Ятрань, яка у контролі сягала 2,36 мм, незначний вплив мало опромінення ЧС, збільшуючи діаметр на 15,6%, що підтверджує роль рецепторів ЧС – фітохромів, у регуляції морфогенетичних реакцій.

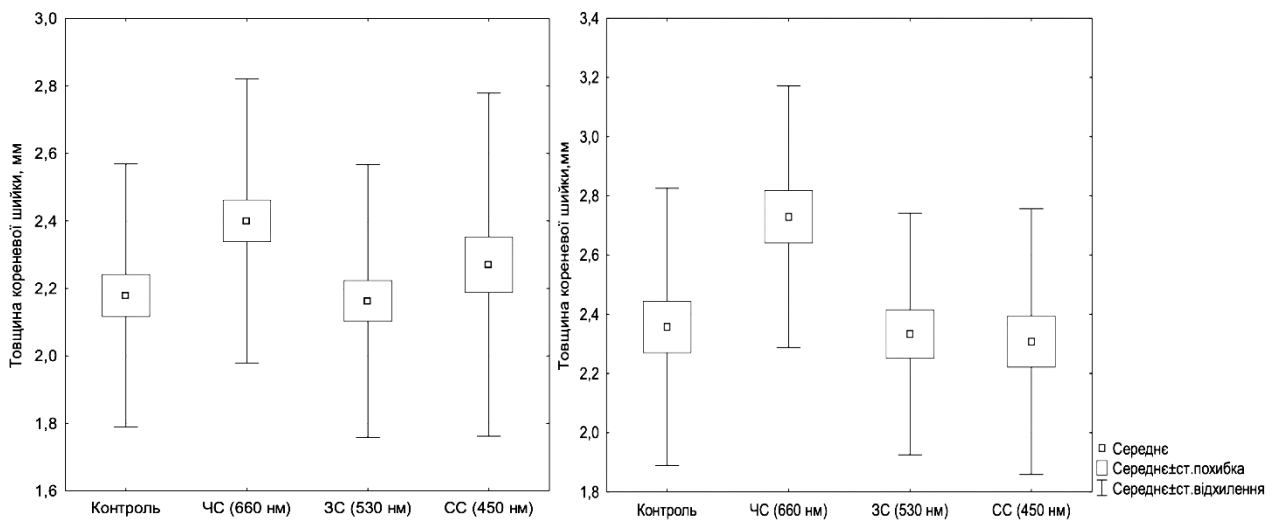


Рис 4.3. Товщина кореневої шийки етиольованих проростків сої культурної сорту Хаджибей та сорту Ятрань за дії селективного світла, мм ($M \pm s$, $n=60$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Розвиток кореневої системи залежить від багатьох факторів: як внутрішніх (трофічне забезпечення, фітогормональний контроль тощо), так і зовнішніх, наприклад, світло. Водночас, фактори навколишнього середовища можуть впливати на розвиток кореневої системи як безпосередньо, завдяки фоторецепторам корневих клітин, так і через механізми трансдукції сигналів у рослинному організмі. Відомо, що світлові сигнали від фоторецепторів пагонів рослин можуть трансдукуватися до кореневої системи та приймати участь у регуляції розвитку коренів [53]. Але за результатами окремих досліджень, окрім надземної частини рослин, фоторецептори містяться

безпосередньо у кореневих тканинах та приймаються участь у регуляції ризогенезу [53]. Наприклад, у *Arabidopsis thaliana*, фітохроми, локалізовані в кореневій системі, відіграють важливу роль у регулюванні розвитку бічних коренів [243].

При дослідженні впливу селективного світла на ризогенез етиольованих проростків *Fabaceae* з різною ФПР визначали кількість бічних коренів та їх довжину (табл. 4.1). За результатами дослідження, кількість бічних коренів у контрольних проростках ДДР гороху посівного сягала 9,47 шт. на проросток, коли опромінення ЗС призводило до збільшення кількості на 19,7%. Середня довжина бічних коренів, що у контрольних проростках становила 2,53 см, збільшується за опромінення ЧС, ЗС та СС на 21,7%, 26,4% та 41,9% відповідно. Таким чином, аналізуючи вплив опромінення світлом різних спектрів, ми відзначаємо, що кількість бічних коренів за впливу селективного світла у етиольованих проростків ДДР гороху посівного збільшується лише за дії ЗС, у той час коли на довжину бічних коренів впливає опромінення світлом усіх досліджуваних спектрів, що відрізняється від результатів дослідження проростків сої культурної.

Розвиток підземної частини проростків КДР сої культурної сорту Хаджибей також підлягає впливу селективного світла. У етиольованих проростках КДР сої середня кількість бічних коренів – 19 шт/проросток, а опромінення ЧС та СС призводило до збільшення кількості на 31,78% та 32,58%, що дозволяє припустити роль фітохромів та криптохромів у регуляції ризогенезу за дії світла. При цьому, на середню довжину бічних коренів, яка становила 2,24 см, опромінення селективним світлом майже не впливало, на відміну від проростків ДДР гороху.

У проростків НДР сої культурної середня кількість бічних коренів сягала 17,07 шт/проросток. Як і у дослідженнях проростків КДР сої культурної, у НДР проростків сорту Ятрань спостерігається реакція на опромінення ЧС у кореневій системі, що виражається у збільшенні кількості

бічних коренів на 37,7%. На середню довжину бічних коренів при цьому, як і у дослідженнях КДР сої, опромінення селективним світлом не впливає.

Таблиця 4.1.

Фотоморфогенетичні реакції кореневої системи етиолованих проростків представників Бобових з різною ФПР за опромінення селективним світлом

Варіант	Довжина підземної частини, см	Кількість бічних коренів, шт/проросток	Довжина бічних коренів, см
Горох посівний ДДР сорту Меценат			
Контроль	11,04±0,47	9,47 ± 0,47	2,53 ± 0,13
ЧС (660 нм)	10,83±0,46	10,82 ± 0,54	3,08 ± 0,15*
ЗС (530 нм)	13,11±0,37*	11,34 ± 0,57*	3,20 ± 0,16*
СС (450 нм)	11,03±0,58	9,86 ± 0,48	3,59 ± 0,18*
Соя культурна КДР сорту Хаджибей			
Контроль (б/о)	6,64±1,55	19±3,22	2,24±0,41
ЧС (660 нм)	4,97±0,95*	25,02±3,91*	2,75±0,77
ЗС (530 нм)	6,02±0,95	20,47±3,12	2,58±0,47
СС (450 нм)	5,28±0,96	25,19±2,59*	2,25±0,34
Соя культурна НДР сорту Ятрань			
Контроль (б/о)	16,02±2,41	17,07±2,66	2,11±0,49
ЧС (660 нм)	13,05±1,77*	23,50±3,01*	2,25±0,38
ЗС (530 нм)	15,41±1,7	17,29±2,07	1,95±0,24
СС (450 нм)	18,90±1,39*	21,14±2,35	2,73±0,53

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Висновки до розділу 4:

- на морфогенез надземної частини ДДР гороху сорту Меценат в основному впливає опромінення ЧС, а підземної – опромінення світлом усіх досліджуваних спектрів.

- на надземну частину проростків КДР сої сорту Хаджибей впливає світло усіх досліджуваних спектрів, у той час коли на фотоперіодично-нечутливі проростки сої сорту Ятрань опромінення ЗС не впливало.

- У проростків КДР сої культурної опромінення ЧС та СС сприяє збільшенню кількості бічних коренів, коли на процес новоутворення бічних коренів у проростків НДР сої впливало лише опромінення ЧС. На довжину бічних коренів проростків сої культурної обох досліджуваних сортів опромінення не впливало.

Результати цього розділу опубліковано у роботі [232,233]

РОЗДІЛ 5. БІОСИНТЕТИЧНІ ПРОЦЕСИ, ЩО РЕГУЛЮЮТЬСЯ СВІТЛОВИМИ СИГНАЛАМИ

5.1 Дослідження впливу ЧС, ЗС, СС на вміст розчинних вуглеводів та білків в проростках рослин різних фотоперіодичних груп

Відомо, вуглеводи у рослинному організмі виконують не тільки пластичну та енергетичну функції, але й виступають сигнальними молекулами, що регулюють різні процеси, пов'язані з ростом і розвитком рослин [139]. Ранні стадії онтогенезу рослин потребують для росту та підтримки осмотичного гомеостазу клітин запасні речовини, у тому числі і розчинні вуглеводи, що в основному представлені дисахаридом сахарозою та моносахаридами глюкозою та фруктозою, через що рослини на стадії проростку є дуже чутливими до змін вмісту цих сполук [138].

Опромінення проростків ДДР гороху посівного за результатами наших досліджень призводило до збільшення вмісту цукрів як у надземних, так підземних осьових органах (рис 5.1) [232]. У надземній частині контрольних проростків сума цукрів становила 161,9 мг/г сухої маси, з яких 67,85 мг - моносахариди, а 94,05 мг – олігоцукри. За дії ЗС та СС спостерігається збільшення вмісту розчинних цукрів на 50,3% та 38,2% відповідно, але ці зміни відбуваються за рахунок збільшення вмісту саме олігоцукрів. Кількість моноцукрів у надземній частині залишається майже незмінним, незалежно від опромінення.

У кореневій частині контрольних проростків вміст розчинних вуглеводів майже таким самим – 177 мг/г сухої маси. Але при цьому спостерігався інший розподіл за фракціями: вміст моноцукрів при цьому був 23,53 мг/г сухої маси, що становить лише 13% усіх розчинних вуглеводів у коренях. Опромінення селективним світлом сприяло зменшенню ще більшому вмісту моноцукрів у коренях: за дії ЧС спостерігалось зменшення на 45,81%, за опромінення ЗС – на 68,55%, а за дії СС – 62,81%. Незважаючи на зменшення вмісту моноцукрів, у дослідах спостерігалось збільшення суми цукрів за рахунок вмісту олігосахаридів. За дії селективного світла усіх

досліджуваних спектрів спостерігалось збільшення вмісту олігоцукрів на 26,2-37%, при цьому найбільш вираженим був вплив СС.

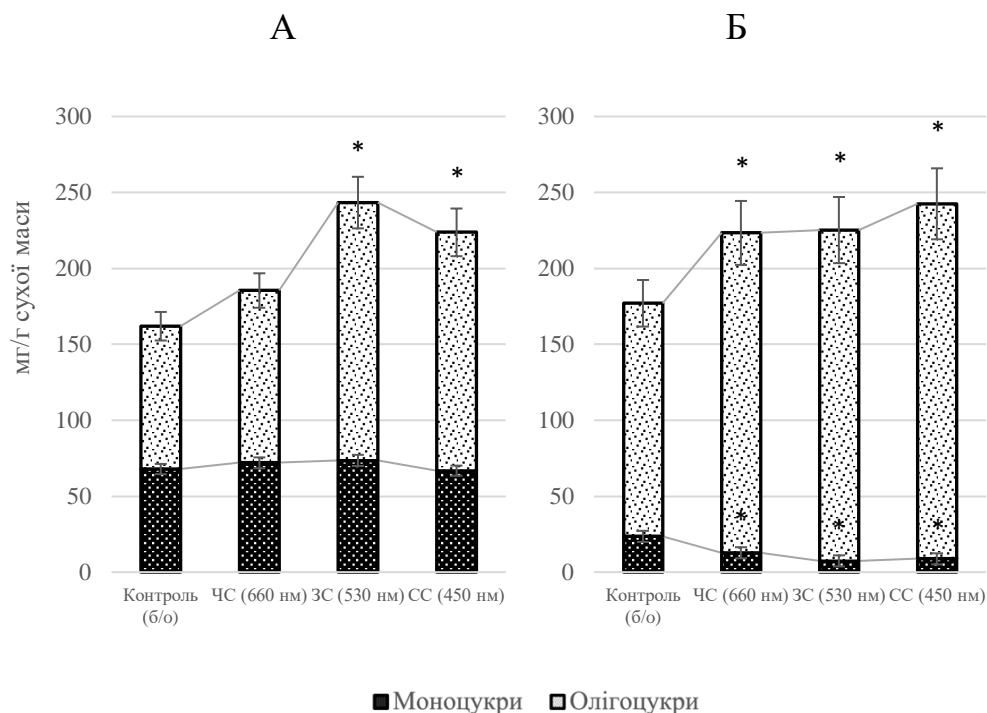


Рис 5.1. Вміст розчинних вуглеводів у надземній (А) та підземній (Б) частинах проростків гороху посівного сорту Меценат за дії селективного світла, мг/г сухої маси ($M \pm s$, $n=9$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Подібні зміни вмісту розчинних цукрів у проростках ми можемо пов'язати з збільшенням активності ферментів вуглеводного обміну та транспорту розчинних вуглеводів у органи проростка з сім'ядолей. Відомо, що фітохромна регуляція ростових процесів була відкрита на прикладі стимулювання проростання насіння за опромінення ЧС [47]. Оскільки щонайменш фітохром А може активуватися світлом з довжиною хвилі 300-700 нм, опромінення етиольованих проростків селективним світлом сприяло накопиченню активної форми фоторецептору, зміни стану інтеграторів фотоморфогенезу PIFs та збільшенню активності гідролітичних ферментів у сім'ядолях, що сприяло збільшенню вмісту розчинних цукрів у тканинах.

Відомо, що моноцукри у рослинних клітинах представлені в основному глюкозою та фруктозою. Вони виступають активними молекулами, що

здіянні в метаболічних реакціях рослин [138]. Згідно з цього, коливання вмісту моноцукрів свідчить про зміну активності метаболічних процесів у рослинах, пов'язаних з їх ростом та розвитком. Згідно з наших досліджень, на вміст моноцукрів у надземній частині у ДДР гороху опромінення селективним світлом майже не впливало, у той час коли у підземній частині опромінення селективним світлом усіх досліджуваних спектрів призводило до зниження вмісту вуглеводів за рахунок активації метаболічних процесів.

Олігосахариди, представлені в основному сахарозою, у свою чергу, не можуть безпосередньо використовуватися у метаболічних процесах, тому виступають транспортними формами вуглеводів. Сахароза, як основний представник олігоцукрів, а також глюкоза, діючи незалежно від основних функцій, можуть регулювати процеси росту та метаболізму, а також діяти як сигнальні молекули. У рослинному організмі існує система сприйняття та передачі сигналу, викликаного змінами вмісту цукрів. Зміни їх концентрації впливають на поділ клітин, проростання, вегетативний ріст, цвітіння та процеси старіння, незалежно від метаболічних функцій [138].

Підземна частина проростків *Pisum sativum* характеризуються збільшеною кількістю олігоцукрів, порівняно з надземною частиною. За літературними даними фітохромі приймають участь у регуляції транспорту сахарози від сім'ядоль до кореневої системи на ранніх стадіях онтогенезу [244]. При цьому опромінення світлом стимулює синтез олігоцукрів у тканинах як підземної, так і надземної частин. У надземній частині найбільші значення спостерігалися за опромінення ЗС та СС у той час коли у підземній частині опромінення світлом усіх досліджуваних спектрів призводить до збільшення вмісту олігоцукрів. Розглядаючи зв'язок процесу біосинтезу та накопичення розчинних вуглеводів та зміну лінійних розмірів досліджуваних проростків, ми можемо зробити припущення, що активація фоторецепторів ЗС стимулює активність ферментів вуглеводного обміну та процеси синтезу цукрів, які пізніше залучаються у ростові процеси надземної частини. Значне зменшення вмісту моноцукрів за дії ЗС та СС у кореневій частині проростків,

у свою чергу також свідчить про залучання їх до процесів росту та розвитку підземної частини проростків, що супроводжується збільшенням кількості та довжини бічних коренів (див. табл. 4.1).

У проростках КДР сої культурної сорту Хаджибей вміст водорозчинних цукрів у осьових органах проростків значно менший ніж у проростках гороху посівного – у контрольних проростках вміст цукрів був 70,83 мг/г сухої маси, з яких 16,5 мг були представлені моноцукрами (рис 5.2) [245,246]. Опромінення СС призводило до збільшення загального вмісту цукрів у надземній частині проростку 19,8%, при цьому збільшення відбувалося в за рахунок зміни вмісту олігоцукрів: на кількість моноцукрів опромінення СС майже не впливало. Також у наших дослідженнях спостерігалось значне зниження загального вмісту цукрів за дії ЗС на 36,89%, що відбувається за рахунок як олігосахаридів, так і моносахаридів. Це може свідчити про пригнічення біосинтетичних процесів у надземній частині проростка за дії ЗС.

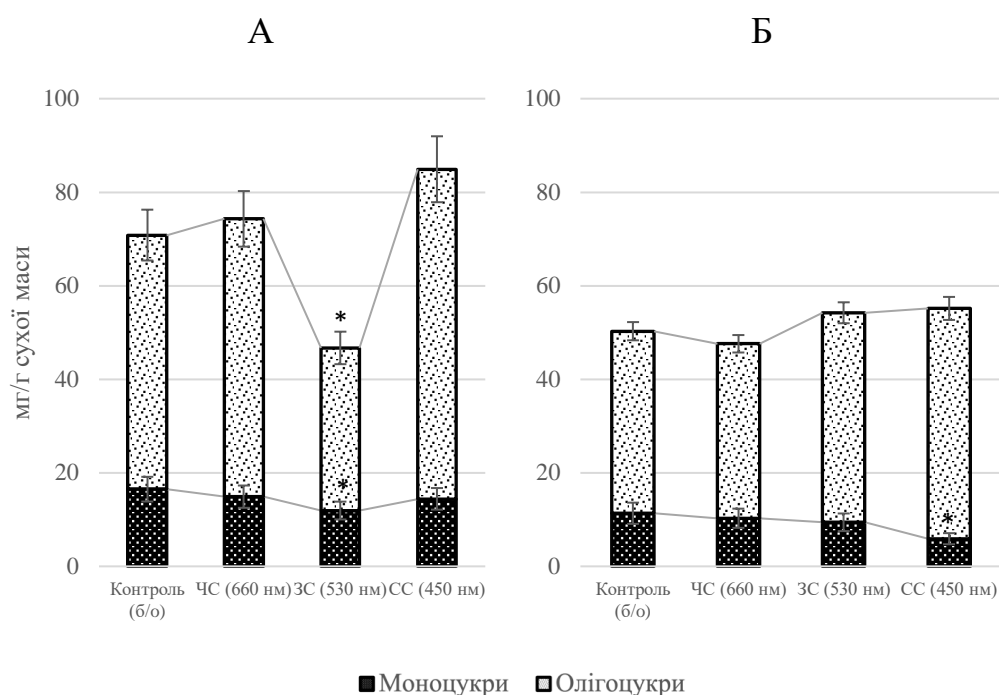


Рис 5.2. Вміст розчинних вуглеводів у надземній (А) та підземній (Б) частинах проростків сої культурної сорту Хаджибей за дії селективного світла, мг/г сухої маси ($M \pm s$, $n=9$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

У кореневій системі загальний вміст цукрів у контрольних проростках був 50,28 мг/г сухої маси, з яких на моноцукри припадає 11,35 мг/г сухої маси. За опромінення СС у наших дослідженнях спостерігалось зменшення вмісту моноцукрів на 47,93%, що не впливало на загальний вміст цукрів за рахунок незначного збільшення вмісту олігоцукрів. Таким чином, опромінення селективним світлом не впливає на загальний вміст розчинних цукрів у кореневій частині етиольованих проростків КДР сої культурної.

На відміну від проростків ДДР та КДР гороху та сої, у проростках НДР сої сорту Ятрань спостерігається зниження вмісту цукрів у надземній частині та водночас збільшення – у підземній частині за дії селективного світла, що може свідчити про транспорт розчинних цукрів, представлених в основному, олігоцукрами, до коренів (рис 5.3) [245,246]. У надземній частині контрольних проростків загальний вміст цукрів був 106,98 мг/г сухої маси, з яких 26,31мг/г сухої маси – моноцукри, а решта – 80,67 мг – олігоцукри. За опромінення ЧС, ЗС та СС спостерігалось зменшення вмісту суми цукрів, в основному за рахунок олігоцукрів, на 38,69%, 24,44% та 25,3% відповідно. У кореневій частині проростків вміст розчинних вуглеводів був значно меншим – 48,35 мг/г сухої маси. За опромінення ЧС та ЗС спостерігається збільшення вмісту на 48,6% та 36,5% відповідно. За результатами наших досліджень, найбільший ефект в обох осьових органах проростків спостерігався за дії ЧС, що дозволяє припустити роль фітохромної регуляції у рості рослин за рахунок біосинтетичних процесів.

Зміни вмісту моноцукрів за дії селективного світла є однаковими в обох частинах досліджуваних проростків, що дозволяє припустити наявність фоторецепторних сигнальних шляхів у рослинах. За літературними даними, сахароза виконує сигнальну роль, приймаючи участь у тому числі й у трансдукції сигналів фітохромів [144]. Дослідження на етиольованих проростках показали, що контроль надлишку *rhyA* за допомогою *SOP1* залежить від сахарози, тоді як PIFs були причетні до опосередкованого сахарозою подовження гіпокотилу, що підтверджує зв'язок фоторецепторних

сигнальних шляхів з цукрозними сигнальними шляхами на ранніх стадіях онтогенезу [143].

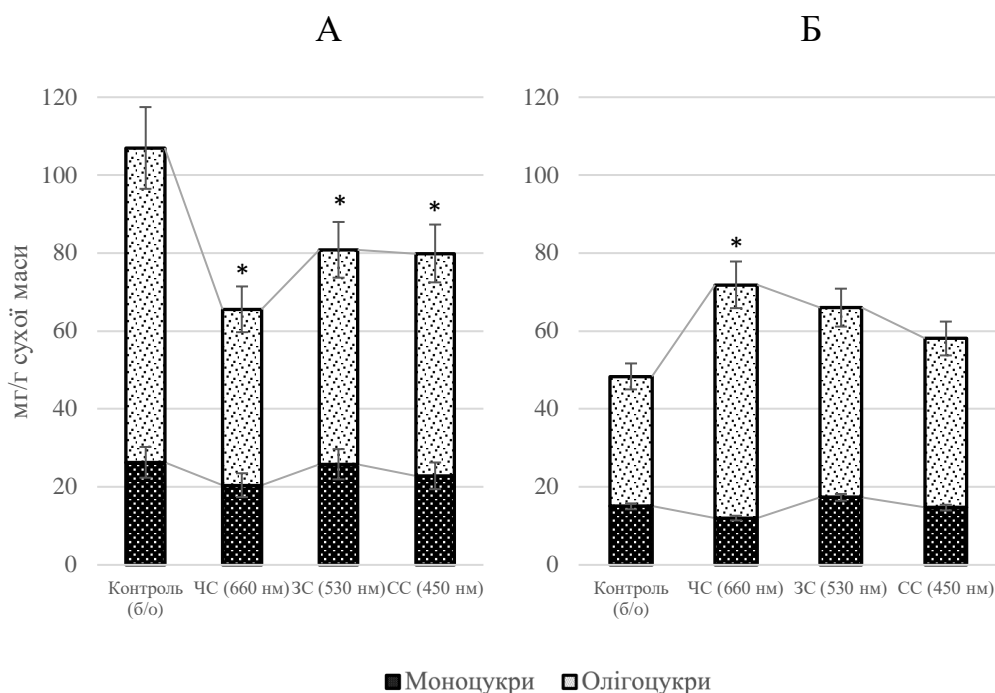


Рис 5.3. Вміст розчинних вуглеводів у надземній (А) та підземній (Б) частинах проростків сої культурної сорту Ятрань за дії селективного світла, мг/г сухої маси ($M \pm s$, $n=9$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Аналізуючи загальний вміст цукрів в усьому проростку ми відзначали відсутність істотних змін їх кількості за опромінення селективним світлом усіх досліджуваних спектрів. Таким чином, ми можемо припустити, що зміни вмісту розчинних вуглеводів у НДР проростках сої відбуваються саме через перерозподіл олігоцукрів у надземній та підземній частинах досліджуваних проростків, а не зміну активності гідролітичних ферментів сім'ядоль та постачання розчинних вуглеводів до осьових органів.

Процеси росту та розвитку у рослинному організмі залежать від багатьох зовнішніх та внутрішніх факторів регуляції біосинтетичних процесів, що проявляється у змінах в азотному обмін рослини. Одним з показників азотного обміну рослин є вміст розчинного білку у тканинах. Оскільки опромінення селективним світлом змінює напрям ростових та морфологічних процесів етиольованих проростків, ми можемо припустити,

що селективне світло може впливати і на накопичення та біосинтез розчинного білку у надземній та підземній частинах проростків.

За результатами наших досліджень на вміст білків у етиольованих проростках ДДР гороху посівного сорту Меценат опромінення селективним світлом мало менший вплив, ніж на розчинні вуглеводи (рис 5.4). У контрольних проростках, вирощених у темряві, вміст білку у надземній частині був 4,0 мг/г сухої маси, а у кореневій – 3,7 мг/г сухої маси. Незважаючи на неістотні зміни вмісту розчинного білку на надземних та підземних осьових органах проростків за опромінення селективним світлом, загальний вміст розчинного білка в усьому проростку зменшувався за дії ЗС на 10,5%, але неістотно порівняно з контролем.

У проростках КДР сої сорту Хаджибей світло усіх спектрів стимулює біосинтез та накопичення білків в обох частинах проростка (рис 5.4) [245]. У наземній частині середній вміст білка сягає 1,95 мг/г сухої маси. Опромінення ЧС, ЗС та СС призводить до збільшення вмісту білка на 46,8%, 54,7% та 83,3% відповідно. У підземній частині, у свою чергу, вміст білку був 1,64 мг/г сухої маси. При цьому опромінення селективним світлом призводило до збільшення вмісту білка на 18,1-82,9%. Найбільші зміни вмісту розчинного білка в усіх осьових органах спостерігалися за опромінення СС. В обох частинах проростка спостерігалася однакова ранжування кількості білка за опромінення селективним світлом за варіантами: Контроль (б/о) < ЧС (660 нм) < ЗС (530 нм) < СС (450 нм).

Як і в проростках КДР сої культурної сорту Хаджибей, у проростках НДР сої культурної сорту Ятрань на вміст розчинного білку у тканинах впливало опромінення усіх досліджуваних спектрів, але реакція на окремий спектр у різних частинах проростка відрізнялася (рис 5.4) [245]. У надземній частині проростків вміст розчинного білку був 2,76 мг/г сухої маси. Збільшенню вмісту розчинного білку у гіпокотилі проростка сприяло опромінення ЗС та СС – на 76,6% та 42,6% відповідно.

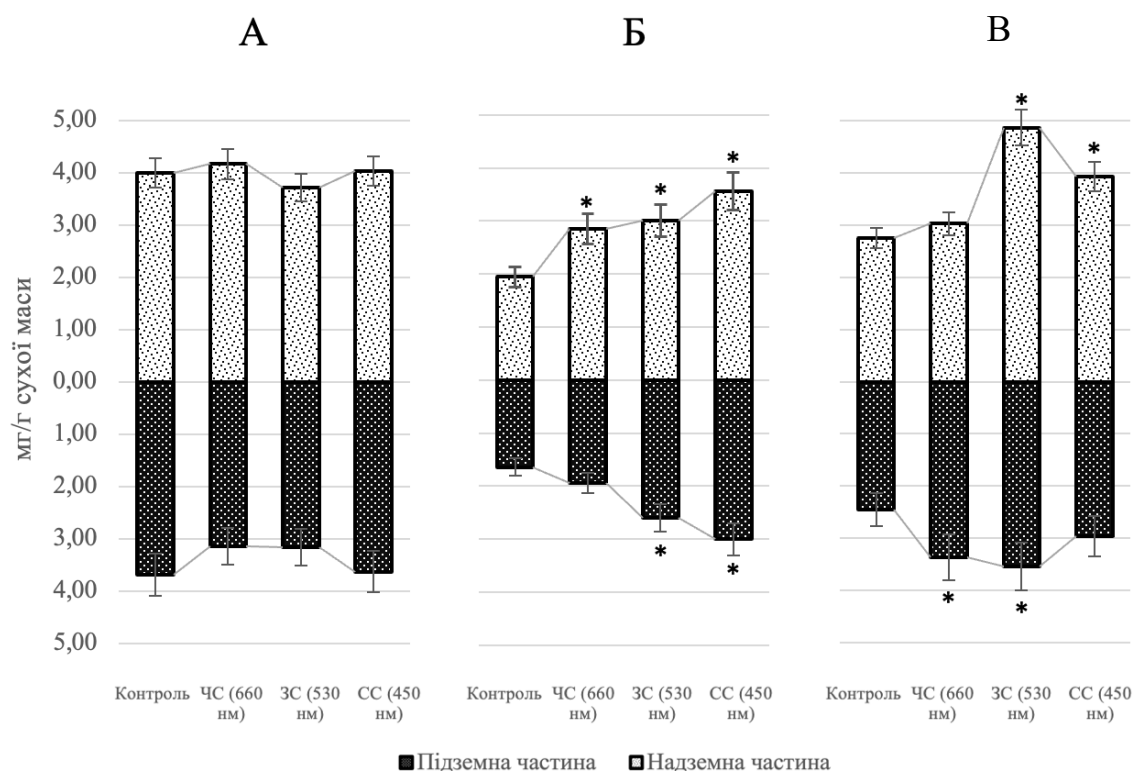


Рис 5.4. Вміст білків у проростках представників *Fabaceae* з різною ФПР за дії селективного світла; А – ДДР горох посівний сорту Меценат, Б – КДР соя культурна сорту Хаджибей, В - НДР соя культурна сорту Ятрань, мг/г сухої маси ($M \pm s$, $n=9$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

У підземній частині контрольних проростків вміст білків був 2,46 мг/г сухої маси та спостерігалось збільшення вмісту білків за дії ЧС та ЗС на 37,5% та 44,4% відповідно. Оскільки припускається, що у рецепції ЗС приймають участь як фітохроми, так і криптохроми, різна реакція органів проростка на опромінення селективним світлом різного спектру може бути пов'язана з різним вмістом фоторецепторів у надземній та підземній частинах.

При цьому ми спостерігали різницю між реакціями проростків ДДР гороху та КДР сої на опромінення селективним світлом. У ДДР проростках гороху посівного за опромінення спостерігалися значні зміни у вмісті розчинних вуглеводів, у той час коли вміст розчинних білків в осьових органах майже не залежав від активації фоторецепторів селективним світлом.

У КДР проростках сої культурної, навпаки, відбувалися зміни вмісту розчинного білку, у той час коли зміни кількості розчинних вуглеводів у відповідь на опромінення були менш вираженими.

Одним з можливих шляхів регуляції фотоморфогенезу є трофічна регуляція. За літературними даними, транскрипційний фактор HY5 – основний регулятор фотоморфогенезу, приймає участь у регуляції азотного обміну через контроль експресії ключових генів азотного сигналіngu [130,131]. Накопичення HY5 відбувається через регуляцію репресору фотоморфогенезу COP1, який є основним партнером фітохромів та криптохромів та зазнає деградації при накопиченні активних форм цих фоторецепторів [112]. Згідно з цього ми припускаємо зв'язок зміни вмісту розчинних білків у досліджуваних проростках з зміною активності COP1 та HY5 через активацію фоторецепторів селективним світлом.

5.2 Фітогормональний баланс в проростках рослин з різною ФПР за дії опромінення ЧС, ЗС, СС

Відомо, що одна з систем, що приймає участь в інтеграції внутрішніх та зовнішніх, у тому числі й світлових, сигналів рослинного організму, є фітогормональна система [153]. Можливо, певні зміни активності фітогормонів у відповідь на опромінення світлом різного спектру можуть характеризувати їх участь у фізіологічних відповідях етиольованих проростків на селективне світло.

На ранніх етапах онтогенезу ІОК призводить до активації ростових процесів, стимулюючи поділ та ріст розтягненням клітин осьових органів, а також сприяє новоутворенню та росту бічних коренів рослин [247]. До того ж треба зазначити, що етиольовані проростки мають збільшений градієнт ауксинів, а транскрипційний фактор HY5 інгібує подовження гіпокотилу, пригнічуючи передачу саме сигналів ауксину, що сприяє переходу проростку до фотоморфогенезу [168]. Подібна реакція на опромінення селективним світлом етиольованих проростків спостерігалася і у наших дослідженнях.

АБК, у свою чергу, виступає антагоністом ІОК, гальмуючи зростання рослини, пригнічуючи синтетичні процеси та прискорюючи старіння тканин. Тканини та органи рослинного організму зазвичай гальмують свій ріст у відповідь на обробку АБК, що підтверджує роль фітогормону у ростових процесах вищих рослин.

За результатами наших досліджень, у контрольних проростках ДДР гороху посівного сорту Меценат активність ІОК у надземній частині сягала 215%, коли за опромінення селективним світлом у проростках спостерігається зниження активності ІОК у надземній частині, особливо за дії ЗС та СС – у 1,74 та 2,54 рази (табл. 5.1)[248,249]. У підземній частині вплив ЗС сприяв збільшенню активності фітогормону у 2 рази, що може бути пов'язано з особливостями полярного транспорту фітогормону до коренів та наступного його впливу на ростові процеси. Збільшення довжини кореневої системи та її біомаси дозволяє припустити регуляцію зеленим світлом ростових процесів проростків ДДР гороху через стимулювання активності ІОК. У надземній та підземній частині ми спостерігаємо різну реакцію активності ІОК, що ми пов'язуємо із змінами вмісту ІОК у тканинах у зв'язку з його транспортом між осьовими органами. Відомо, що ауксини нерівномірно розподіляються у тканинах рослин, що призводить до зміни експресії генів-мішеней та до наступної регуляції поділу та росту клітин. При цьому, світлові сигнали приймають участь у регуляції розподілу ауксину в тканинах та реакцію на нього в окремих клітинах, що пояснює різну реакцію осьових органів проростка на зміну активності фітогормону. ЗС інактивує ІОК у надземній частині, можливо за рахунок його транспорту до підземної частини. Активність АБК в надземній частині досліджуваних проростків, яка у контрольних варіантах становила 88,51%, також зменшувалась за дії ЗС – у 1,14 рази, що підтверджує його роль у регуляції фізіологічних процесів пагону ДДР гороху посівного на ранніх етапах онтогенезу. У кореневій частині проростка активність АБК збільшилася за дії СС 1,22 рази. Оскільки зниження рівню АБК у надземній частині за дії ЗС корелює із збільшенням

довжини гіпокотилію досліджуваних проростків, можливо припустити участь АБК у фізіологічній відповіді проростків на обробку селективним світлом.

У контрольному варіанті у проростках КДР сої культурної сорту Хаджибей активність ІОК становила 116,67% у надземній частині та 91,67% - у кореневій. При дослідженні активності ІОК у проростках КДР сої також спостерігалася зниження активності фітогормону за дії СС у надземній частині – у 1,35 рази. Протилежна реакція спостерігається у підземній частині – за дії СС спостерігається збільшення активності ІОК у 1,27 рази. За результатами наших досліджень опромінення СС також призводить до зменшення активності АБК у надземній частині у 1,1 рази та у кореневій частині – у 1,23 рази. Але також спостерігалася і реакція на опромінення ЗС - зниження активності фітогормону у 1,2 рази. Оскільки припускається участь криптохромної системи у фоторецепції не тільки СС, але й ЗС, ми можемо припустити наявність криптохромів у тканинах коренів досліджуваних проростків.

У наших дослідженнях дії селективного світла на проростки НДР сої культурної сорту Ятрань, за дії СС спостерігається збільшення активності фітогормону у 1,17 разів. У підземній частині опромінення ЗС та СС також сприяє збільшенню вмісту ІОК у 1,51 та 1,54 рази відповідно. На відміну від проростків фотоперіодично-чутливих ДДР гороху та КДР сої, активність АБК у НДР сої культурної сорту Ятрань не змінювалася за дії світла будь-якого з досліджуваних спектрів. Ця реакція була однаковою в обох частинах досліджуваних проростків, що дозволяє припустити трансдукцію світлового сигналу за дії інших регуляторних систем, не пов'язаних з активністю АБК.

У рослинному організмі фітогормони не діють поодиночі, а формують співвідношення активаторів та інгібіторів фізіологічних процесів рослин, що призводить до утворення певного фітогормонального статусу [250]. Тому для нас було важливим дослідити не тільки активність фітогормонів-антагоністів

ІОК та АБК за опромінення селективним світлом у рослин з контрастною ФПР, але й їх співвідношення в осьових органах досліджуваних проростків.

Таблиця 5.1.

Фітогормональний статус етиольованих проростків представників

Бобових з різною ФПР за дії селективного світла

Варіант	Надземна частина			Підземна частина		
	Активність ІОК, %	Активність АБК, %	ІОК/АБК	Активність ІОК, %	Активність АБК, %	ІОК/АБК
ДДР горох посівний сорту Меценат						
Контроль	215,38±18,21	88,51±4,87	2,43	107,69±15,76	75,53±4,61	1,43
ЧС (660 нм)	176,92±7,71	90,63±6,75	1,95	107,69±30,76	77,50±5,49	1,39
ЗС (530 нм)	123,08±5,11*	77,63±2,69*	1,59	215,38±20,1*	86,11±7,78	2,50
СС (450 нм)	84,61±7,69*	88,10±5,4	0,96	76,92±15,38	92,11±6,88*	0,84
КДР соя культурна сорту Хаджибей						
Контроль	116,67±7,27	89,19±2,39	1,31	91,67±4,98	94,30±5,96	0,97
ЧС (660 нм)	122,22±15,14	87,55±6,12	1,40	100±9,07	85,10±2,23	1,18
ЗС (530 нм)	113,89±7,78	83,98±6,7	1,36	83,33±9,39	78,35±3,73*	1,06
СС (450 нм)	86,11±10,59*	81,57±4,26*	1,06	116,67±16,5*	76,23±3,27*	1,53
НДР соя культурна сорту Ятрань						
Контроль	127,78±14,54	76,24±3,43	1,63	91,67±10,43	84,69±9,1	1,08
ЧС (660 нм)	125,01±8,9	81,07±4,9	1,54	108,33±9,01	85,24±5,6	1,27
ЗС (530 нм)	119,44±9,22	78,35±6,0	1,52	127,78±8,11*	81,41±6,25	1,57
СС (450 нм)	150±6,7*	76,51±5,7	1,96	130,5±11,9*	79,50±3,67	1,64

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Вважається, що ІОК та АБК є фітогормонами-антагоністами у регуляції ростових процесів рослин. При цьому високі значення ІОК/АБК можуть свідчити про високу інтенсивність росту, у той час зниження цього показника може бути пов'язаним з затримкою цих процесів.

У надземній частині проростків ДДР гороху посівного найбільше значення ІОК/АБК спостерігається у контрольному варіанті – 2,43. Опромінення ЧС, ЗС та СС призводило до зменшення цього показника у 1,24, 1,53 та 2,5 рази відповідно. У підземній частині досліджуваних проростків співвідношення ІОК/АБК було 1,43, а вплив світла різних спектрів значно відрізнявся. Опромінення ЧС майже не впливало на значення показника, коли дія ЗС призводила до збільшення характеристики у 1,75 разів, а вплив СС – до зменшення у 1,7 разів.

У проростках КДР сої культурної співвідношення ІОК/АБК становило 1,31 та 0,97 у надземних та підземних осьових органах відповідно. При цьому опромінення ЧС та СС впливало на це значення в обох частинах проростка, але цей вплив був неоднаковим: у надземній частині вплив СС призводив до зменшення співвідношення, а у підземній, навпаки, до збільшення показника. Дія ЧС в усьому проростку була однаковою – збільшення співвідношення ІОК/АБК, що може корелювати з активацією метаболічних та морфогенетичних процесів при фотоморфогенезі.

У проростків сої культурної НДР сорту Ятрань опромінення ЧС та ЗС призводило до незначного зменшення значення співвідношення ІОК/АБК у надземній частині – у 1,06-1,07 рази, коли опромінення СС, навпаки, сприяло збільшенню показника у 1,2 рази. У кореневій частині опромінення селективним світлом усіх досліджуваних спектрів сприяло збільшенню співвідношення ІОК/АБК у 1,18-1,52 рази.

При співставленні змін фітогормонального статусу підземної частини досліджуваних проростків та довжини кореневої системи спостерігається певна кореляція значень цих характеристик, що підтверджує роль фітогормональної системи у реалізації світлових сигналів через взаємодії

фоторецепторів та транскрипційних факторів PIF1, PIF5 та PIL5, які регулюють біосинтез та метаболізм АБК та ауксинів у рослині. У коренях НДР сої сорту Ятрань збільшення співвідношення ІОК/АБК за дії світла усіх досліджуваних спектрів та ранжування дослідних варіантів за цією характеристикою співпадає з ранжуванням лінійних розмірів коренів (див. рис 3.2).

За результатами співставлення змін фітогормонального статусу надземної частини досліджуваних проростків та довжини пагону ми не можемо вказувати на регуляцію ростових процесів фоторецепторами лише через контроль фітогормональної системи. Незалежність ростових реакцій надземної частини етиольованих проростків від фітогормонального статусу свідчить про додаткові системи регуляції, зокрема, цукрового сигналіngu, активності АОС та трофічного забезпечення, через що є важливим дослідити вплив опромінення селективного світла на інші системи регуляції.

5.3 Вплив ЧС, ЗС, СС на показники антиоксидантної системи в проростках бобових різних фотоперіодичних груп

АОС є важливою складовою регуляторної системи біосинтетичних процесів рослин. Відомо, що у реакції рослин на дію екологічних факторів важливу роль грають активні форми кисню (АФК), які виробляються в клітинних стінках, хлоропластах, мітохондріях, плазматичній мембрані тощо та однією з форм яких є перекис водню (H_2O_2) [147,251]. АФК приймають участь у регуляції процесів полярного росту, активність проростків, рух хлоропластів та відповіді рослин на дію біотичних та абіотичних факторів середовища [250]. Кількість АФК у клітинах залежить від роботи антиоксидантної системи (АОС), яка приймає участь в захисті клітинних структур від окислювального пошкодження клітини, пов'язаного з перекисним окисленням мембранних ліпідів (ПОЛ), окисленням білка, інгібуванням роботи ферментів і пошкодженням ДНК, що призводить до апоптозу клітин [252].

Відомо, що перекис водню, як і вода, через невисоку реакційну здатність, може вільно дифундувати на значні відстані крізь біологічні мембрани, через що може безпосередньо взаємодіяти з сигнальними системами рослинного організму. Сигнальна функція H_2O_2 в основному реалізується через регуляцію кальцієвого статусу клітин шляхом прямого або опосередкованого впливу на надходження іонів Ca^{2+} до цитоплазми клітин, гормональний сигналінг та МАП-кіназу активність [253,254]. Припускається, що перекис водню приймає участь у трансдукції і світлового сигналу [255]. Тому для нас було важливим дослідити вміст перекису водню у етиольованих проростках, а також активність ферментів, регулюючих вміст H_2O_2 - пероксидази та каталази, у етиольованих проростках у відповідь на опромінення світлом різного спектру.

За результатами наших дослідів вміст перекису водню у надземній частині проростків ДДР гороху посівного контрольних проростків сягав 4196мкмоль/г сирого матеріалу (рис 5.5) [231]. Опромінення ЗС у наших дослідах викликало збільшення вмісту перекису водню на, 57,2%, у той час коли вплив СС був менш виражений – спостерігалось збільшення на 21,1%. Вміст перекису водню у кореневій системі проростків контрольного варіанту був 2768мкмоль/г сирої маси, а за впливу опромінення СС підвищувався на 96%. На відміну від надземної частини, опромінення ЗС майже не змінювало вміст перекису водню в коренях, що може бути пов'язано з відмінностями метаболізму у різних органах рослини.

У надземній частині контрольних проростків КДР сої культурної вміст перекису водню був меншим за вміст у гіпокотилі ДДР гороху посівного – 2,43 ммоль/г сирої маси (рис 5.5). За результатами наших досліджень опромінення СС призводило до деякого збільшення вмісту перекису водню – на 27,2%. У підземній частині підвищення вмісту перекису водню з значення 0,96 ммоль/г сирої маси спостерігалось за опромінення світлом усіх досліджуваних спектрів – на 49,3%-64,5%. Найбільш виражений ефект при цьому був за активації фітохромної системи опроміненням ЧС.

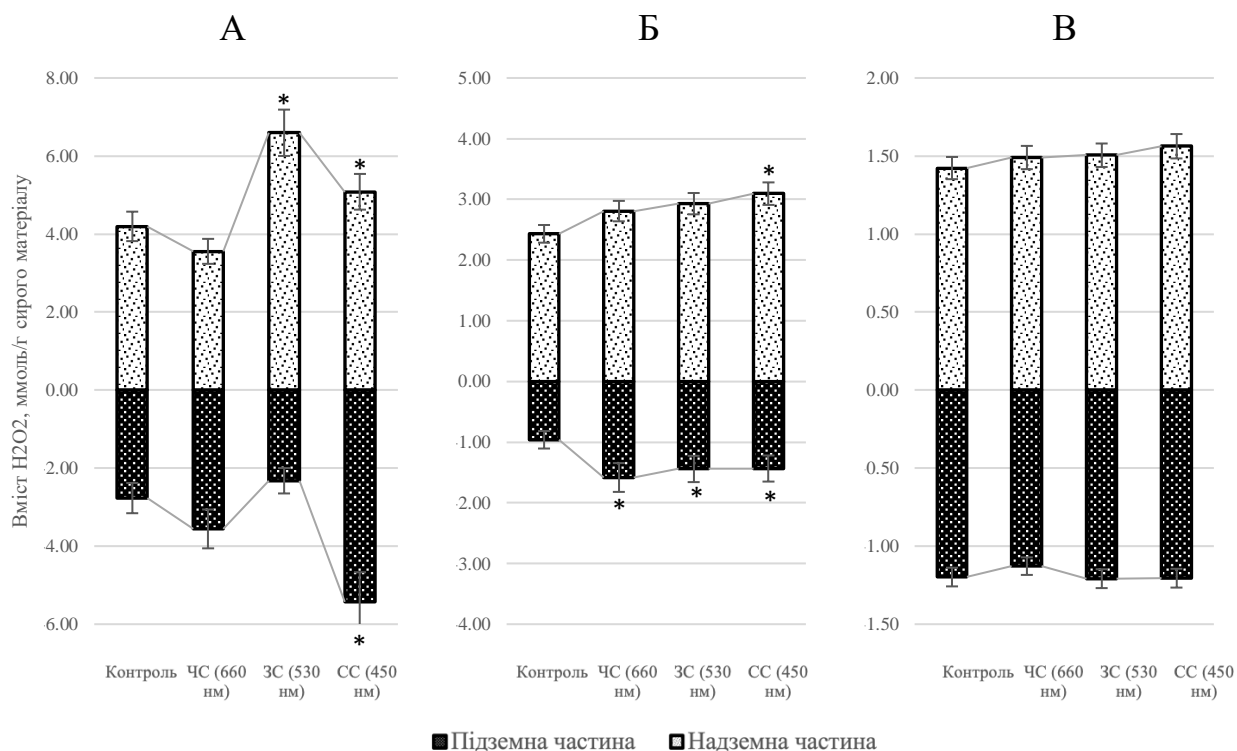


Рис 5.5. Вміст перекису водню у надземній та підземній частині етиольованих проростків представників *Fabaceae* з різною ФПР за дії селективного світла; А – ДДР горох посівний сорту Меценат, Б – КДР соя культурна сорту Хаджибей, В - НДР соя культурна сорту Ятрань, ммоль/г сирої маси ($M \pm s$, $n=12$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

На відміну від проростків фотоперіодично-чутливих рослин сої та гороху, вміст перекису водню у НДР сої сорту Ятрань майже не змінювався за впливу світла усіх досліджуваних спектрів. У надземній частині вміст перекису водню був 1,42 ммоль/г сирої маси, а протягом дослідження спостерігалася тенденція до збільшення вмісту H_2O_2 за дії селективного світла, але реакція була значно меншою, ніж у проростках КДР сої. У підземній частині вміст H_2O_2 сягав 1,19 ммоль/г сирої маси. Опромінення селективним світлом при цьому майже не впливало на вміст перекису водню у тканинах.

У рослинах клітинний рівень H_2O_2 в основному регулюється ферментативними компонентами АОС: каталаз і пероксидаз. Ці ферменти

також приймають участь у регуляції метаболічних процесів не тільки за дії стресорів, але й за нормальних умовах життєдіяльності рослинного організму.

За результатами нашого дослідження, активність пероксидази у надземній частині проростків ДДР гороху посівного сорту Меценат значно збільшується за опромінення ЧС та ЗС (рис 5.6). У контрольних проростків у надземній частині активність пероксидази сягала 6,55 умовних одиниць, коли за дії ЧС та ЗС спостерігалось збільшення у 2,4 та 3,15 разів відповідно.

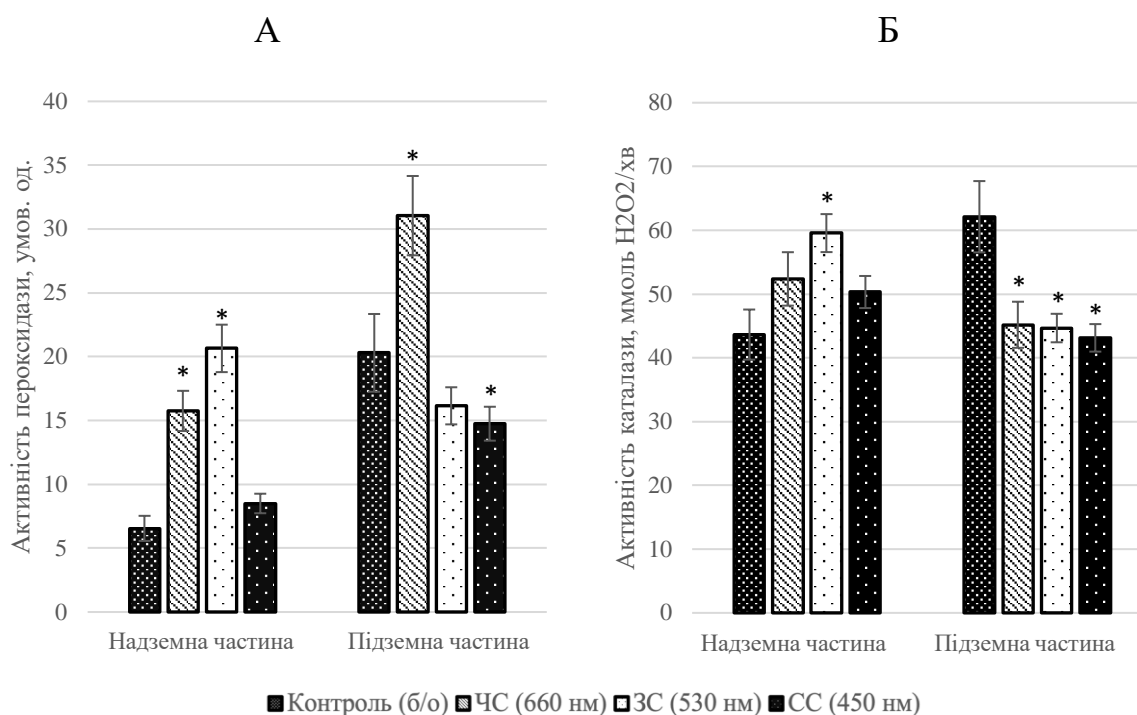


Рис 5.6. Активність пероксидази та каталази у етиольованих проростках гороху посівного сорту Меценат за дії селективного світла ($M \pm s$, $n=12$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Подібна реакція на опромінення ЗС також спостерігалася при дослідженні впливу опромінення селективним світлом на активність каталази у надземній частині: у контрольних проростках активність каталази у надземній частині становила 43,63 ммоль H₂O₂/хв, коли за дії ЗС спостерігалось збільшення на 36,5%. У кореневій частині контрольних проростків активність пероксидази сягала 20,3 умов.од., а активність каталази - 62,12 ммоль H₂O₂/хв. Активність пероксидази у кореневій частині

проростків зростала за впливу ЧС на 52,9%, у той час коли опромінення СС викликало зниження активності ферменту 27,6%. Водночас активність каталази знижувалася за опромінення світлом усіх досліджуваних спектрів приблизно однаковою мірою – на 37,5-44%. Найбільший ефект при цьому спостерігався за дії СС.

Активність пероксидази у надземній частині етиольованих проростків КДР сої культурної сягала 11,96 умов.од у контрольному варіанті та зменшувалася за дії ЧС та СС – у 2,24 та 1,91 рази відповідно (рис 5.7). У підземній частині спостерігається дуже низький рівень активності пероксидази, порівняно з надземною частиною, а активація фоторецепторних систем селективним світлом призводить до незначного зменшення активності ферменту.

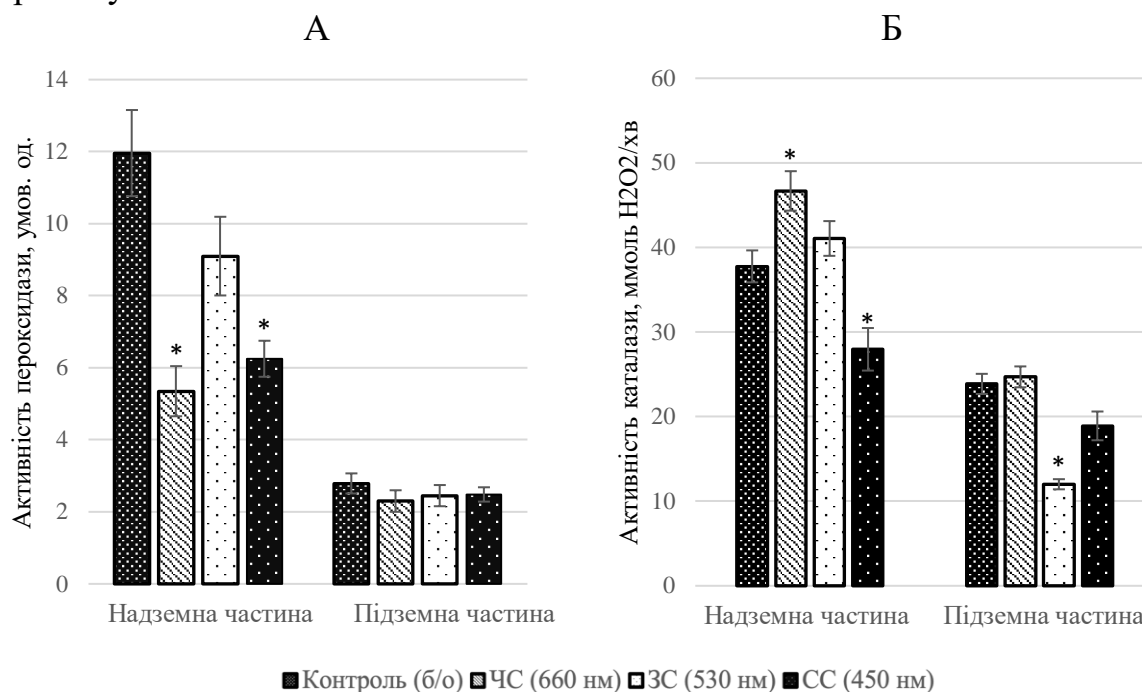


Рис 5.7. Активність пероксидази (А) та каталази (Б) у етиольованих проростках сої культурної сорту Хаджибей за дії селективного світла ($M \pm s$, $n=12$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Реакція каталази у відповідь на опромінення відрізняється в обох частинах досліджуваних проростків, але діючі спектри залишаються такими ж самими: найбільший вплив на активність ферменту у надземній частині має опромінення ЧС та СС. У контрольному варіанті у надземній частині активність каталази становила 37,76 ммоль H₂O₂/хв. Активація фітохромної

системи сприяла збільшенню активності ферменту на 19,1%, у той час коли опромінення СС інгібувало дію ферменту – спостерігалось зменшення активності на 35,1%. На активність каталази у кореневій частині, яка у контрольних проростках становила 23,87 ммоль H_2O_2 /хв, опромінення ЧС та СС, навпаки, не вплинуло, у той час коли опромінення ЗС призводило до зменшення активності ферменту на 49,69%.

За результатами дослідження опромінення селективним світлом на активність пероксидази проростків НДР сої культурної, що у контрольних проростках сягала 15,23 умов.од., у надземній частині лише опромінення СС призводило до зниження активності ферменту на 20%, у той час коли опромінення ЧС та ЗС не мало значного ефекту (рис 5.8). У підземній частині активність ферменту була значно меншою – 3,49 умов.од., а активація фітохромів дією ЧС призводила до збільшення активності пероксидази на 61,5%.

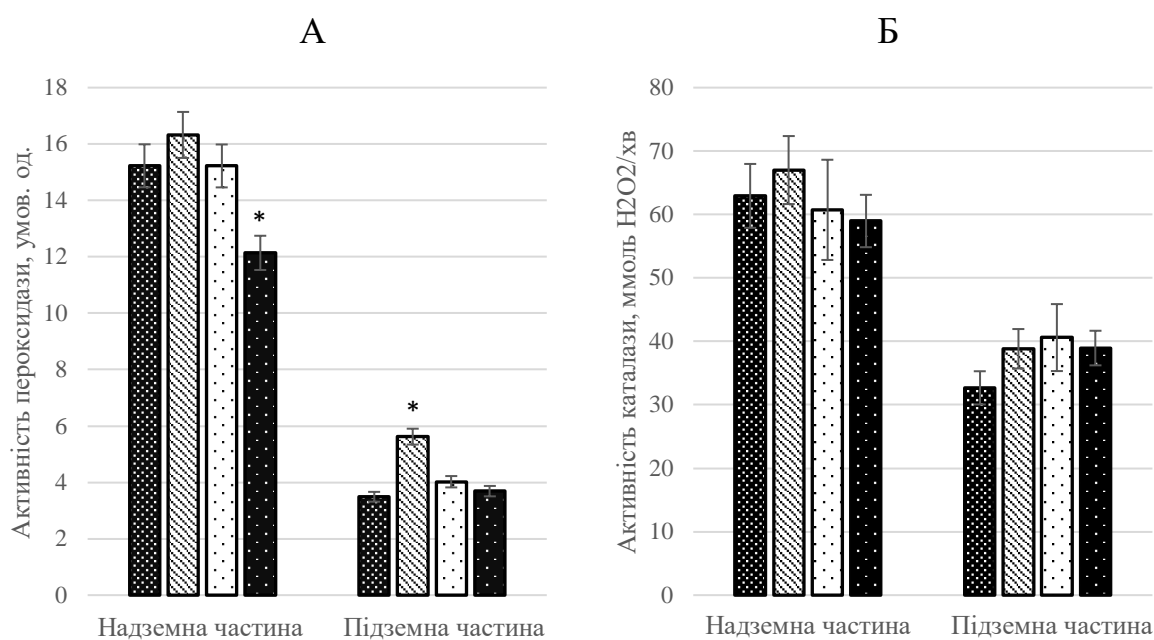


Рис 5.8. Активність пероксидази (А) та каталази (Б) у етиольованих проростках сої культурної сорту Ятрань за дії селективного світла ($M \pm s$, $n=12$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

На активність каталази у НДР проростках сої опромінення селективним світлом майже не вплинуло. Активність ферменту у надземній

частині сягала 62,93 ммоль H_2O_2 /хв, а опромінення ЧС викликало лише тенденцію до підвищення активності цього ферменту у надземній частині.

У кореневій системі, де активність ферменту становила 32,68 ммоль H_2O_2 /хв, а опромінення селективним світлом викликало лише незначне збільшення активності ферменту, не зважаючи на спектр. Оскільки перекис водню є основним субстратом для ферменту каталази, відсутність змін вмісту H_2O_2 у відповідь на опромінення селективним світлом у наших дослідженнях може бути пов'язано саме з нечутливістю цього ферменту до опромінення світлом різного спектру.

Ферменти пероксидаза та каталаза відносяться до класу оксидоредуктаз, які приймають участь у регуляції окисно-відновних процесів у рослин, за рахунок чого відбувається забезпечення енергією АТФ перебіг метаболічних процесів рослинного організму. Від інтенсивності цих процесів залежить у тому числі й постачання пластичним та енергетичним матеріалом для росту і розвитку рослин. Виходячи з цього, висока активність цих ферментів може свідчити про підвищену інтенсивність метаболічних процесів у клітинах проростків.

Висновки до розділу 5:

- активація фоторецепторних систем дією ЧС, ЗС і СС викликає зміни в обміні водорозчинних вуглеводів та білків, до того ж ці зміни відрізняються не лише у різних частинах проростків, що свідчить про різний метаболізм і вміст фоторецепторів у різних органах проростка, але й у представників різних фотоперіодичних груп.

- зміни вмісту розчинних цукрів в осьових органах досліджуваних проростків відбувалися в основному за рахунок зміни кількості олігоцукрів. У проростках ДДР гороху посівного спостерігалися істотні зміни вмісту вуглеводів за дії селективного світла, у той час коли у проростках КДР сої не спостерігалось значних змін кількості у відповідь на опромінення світлом усіх досліджуваних спектрів, окрім ЗС та лише у надземній частині. Зміни вмісту розчинних вуглеводів у НДР проростках сої культурної відбувалися

саме через перерозподіл олігоцукрів у надземній та підземній частинах досліджуваних проростків, без зміни загального вмісту цукрів в усьому проростку.

- на накопичення білків у проростках ДДР гороху опромінення селективним світлом майже не впливало. На проростки КДР сої культурної, навпаки, впливали усі досліджувані спектри у надземній частині, а у підземній – лише опромінення ЗС та СС. На вміст білків у надземній частині етиольованих проростків НДР сої сорту Ятрань впливало опромінення ЗС та СС, а у підземній – ЗС та ЧС.

- на активність ІОК та АБК в обох частинах проростків ДДР гороху посівного мало найбільший вплив опромінення ЗС та СС, у той час коли на активність фітогормонів у проростках КДР сої мало вплив опромінення лише СС. Активність АБК у проростках НДР сої культурної не змінювалась за дії селективного світла, але спостерігалася значна зміна активності ІОК лише за дії СС.

- стан АОС проростків залежить від специфічної дії та сигнальних шляхів фоторецепторних систем, ефекти яких по-різному проявляються у надземній та підземній частинах рослин з різною ФПР. На вміст перекису водню у проростках ДДР гороху посівного найбільший вплив мало опромінення ЗС та СС у надземній частині та СС – у підземній. На етиольовані проростки КДР сої культурної впливало опромінення усіх досліджуваних спектрів у кореневій частині, але у пагоні спостерігався ефект опромінення СС. На вміст перекису водню у проростках НДР сої культурної опромінення селективним світлом не впливало.

Результати цього розділу опубліковано у роботах [231,232,245,246,248,249]

РОЗДІЛ 6. ДОСЛІДЖЕННЯ ВПЛИВУ СЕЛЕКТИВНОГО СВІТЛА ЧС, ЗС, СС НА ПРОРОСТКИ БОБОВИХ З РІЗНОЮ ФОТОПЕРІОДИЧНОЮ РЕАКЦІЄЮ В УМОВАХ СВІТЛОКУЛЬТУРИ

На даний момент у зв'язку із зміною клімату землі залишається актуальним питання можливості регуляції фізіолого-біохімічних процесів в контрольованих умовах для підвищення продуктивності рослин. Для зниження втрат врожаю через зміни кліматичних умов та надійного забезпечення необхідного обсягу врожаю є можливим використання тепличних систем, у яких більшість параметрів середовища (температура, водний режим, мінеральне забезпечення рослин та ін.) є оптимізованими та контрольованими [6]. При цьому, відомо, що саме світло є одним із найважливіших факторів росту та розвитку рослин, а якість його впливу залежить не тільки від спектральних характеристик освітлення, але й від тривалості, періодичності, інтенсивності тощо [6].

Технологія світлокультури представляє собою безперервний процес вирощування рослин при контрольованому штучному освітленні або з додатковим опроміненням у нічний або денний час. Вирощування рослин в умовах світлокультури дозволяє використовувати монохроматичне світло різних спектрів та комбінувати ці спектри для оптимізації ростових та біосинтетичних процесів [256]. Ця технологія широко використовується у фермерських та приватних господарствах для вирощування багатьох кормових та овочевих культур, лікарських рослин та мікрозелені [257,258]. Традиційні джерела світла, що використовувались у світлокультурі, наприклад, натрієві лампи високого тиску та інші металогалогенні лампи, генерують радіаційну теплоту, у той час коли використання світлодіодів у LED-матрицях дозволяє знизити тепловий вплив на рослини [258]. Також використання світлодіодів дозволяє регулювати інтенсивність освітлення та тривалість впливу, що дозволяє проводити дослідження з впливу окремих характеристик освітлення на ріст та розвиток, у тому числі продуктивність, рослин.

Окремим питанням, що залишається малодослідженим, є вирощування рослин у світлокультурі з урахуванням їх належності до певної екологічної групи, зокрема, фотоперіодичної реакції. При цьому, використання освітлення різного спектрального складу та різної інтенсивності на різних етапах онтогенезу дозволяє оптимізувати ростові процеси рослин, що є досить важливим для вивчення.

Відомо, що фоторецептори рослин бувають двох типів: світлолабільні, до яких належить PhyA і CRY1, та світлостабільні - PhyB і CRY2 [25]. PhyA - фотолабільний фітохром, який на яскравому світлі підлягає фотодеструкції, вважається ключовим “перемикачем” програм ското- та фотоморфогенезу у етиольованих проростків і дорослих рослин у тіні, а PhyB – світлостабільний фітохром, є фоторегулятором у зелених проростків та дорослих рослин на яскравому світлі [30,31]. CRY1 виступає світлостабільним криптохромом, який активується на яскравому світлі, у той час коли CRY2 є світлолабільним криптохромом, який сприймає світло низької інтенсивності, а на яскравому світлі піддається деградації за дії COP1-SPA1 E3-убіквілін-лігазного комплексу [98]. Активація різних типів фоторецепторів може викликати різні ростові, морфогенетичні та біосинтетичні реакції. За першою схемою наших досліджень визначався індуктивний вплив світла різного спектру, який в основному активував фотолабільні типи фоторецепторів, на етиольовані проростки, у той час коли залишається недостатньо вивченим питання з впливу вирощування рослин в умовах світлокультури за активації фотостабільних форм фоторецепторів.

6.1 Вплив селективного світла ЧС, ЗС, СС на ростові та морфогенетичні реакції проростків

Ростові реакції в умовах світлокультури залежать від багатьох факторів, як зовнішніх, зокрема світло, так і внутрішніх, таких як трофічне забезпечення, активність біосинтетичних процесів, фітогормональний статус тощо. Відомо, що фотоперіодична реакція грає важливу роль у ростових процесах рослин у вегетативній фазі та у процесах переходу від вегетативної

до генеративної фази, але її роль у ростових реакціях на ранніх етапах онтогенезу залишається маловивченою.

За результатами наших досліджень з впливу опромінення селективним світлом на ростові параметри проростків ДДР гороху посівного сорту Меценат в умовах світлокультури загальна довжина проростків, культивованих за дії БС, сягала 31 см (рис 6.1). Довжина пагону становила 15,24 см, а кореневої системи – 15,76 см. За культивування проростків під опроміненням ЧС спостерігалось зниження загальної довжини проростка на 30,7%, при цьому опромінення ЗС призводило до протилежної реакції – збільшення довжини проростка на 37,3%. Ці зміни відбувалися за рахунок різної реакції пагону та кореневої системи на опромінення селективним світлом. Вирощування на ЗС та СС призводило до збільшення лінійних розмірів пагонів проростків на 57% та 29% відповідно, порівняно з контролем, коли дія ЧС сприяла зниженню довжини пагону на 20,6%. Відомо, що р ν В, як фоторецептор ЧС, виконує домінуючу роль у інгібуванні подовження гіпокотилу та апікального домінування у рослин [52].

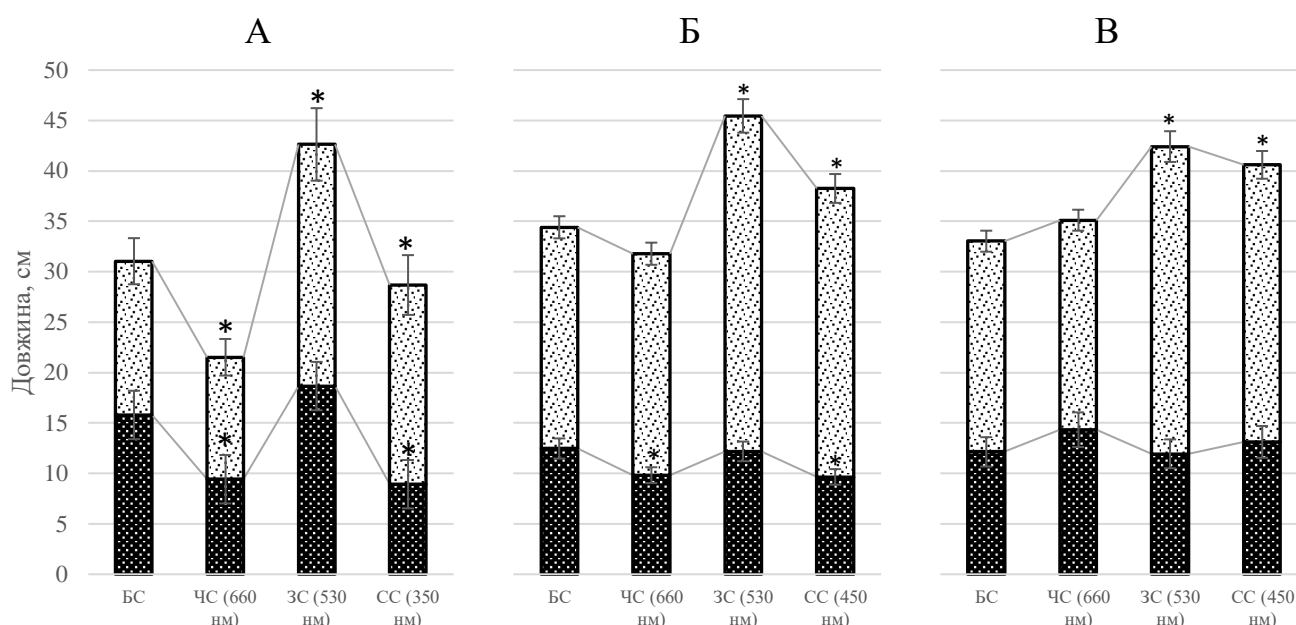


Рис. 6.1 Довжина надземної та підземної частин рослин представників Бобових за дії селективного світла в умовах світлокультури, см ($M \pm s$, $n=50$) А – ДДР горох посівний сорту Меценат, Б – КДР соя культурна сорту Хаджибей, В - НДР соя культурна сорту Ятрань

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

До збільшення лінійних розмірів кореневої системи на 18,1% призводило культивування за дії ЗС, у той час коли опромінення ЧС та СС, у свою чергу, сприяло зменшенню довжини коренів на 40,5% та 43,5% відповідно, порівняно з рослинами, культивованими під білим світлом. Яскраво-виражена ростова реакція за опромінення ЗС спостерігалася у наших дослідженнях і з індуктивного впливу світла, що дозволяє припустити регуляторну роль ЗС у ростових процесах ДДР гороху посівного на ранніх етапах онтогенезу. Однакова ростова реакція на опромінення ЧС та ЗС надземної та підземної частин досліджуваних проростків можливо вказує на роботу сигнальних шляхів «пагін-корінь», які зумовлюють односпрямовану зміну ростової реакції за дії селективного світла.

Однією з морфологічних характеристик надземної частини проростків гороху посівного є кількість вузлів, сформованих на пагоні проростку. Вирощування під селективним світлом призводило до зменшення середньої кількості вузлів на пагоні, що у контрольних проростках становила 5,875 шт/проросток, але найбільший ефект спостерігається за умов вирощування під ЧС, який виражався у зниженні цього показнику на 23,5% (рис 6.2).

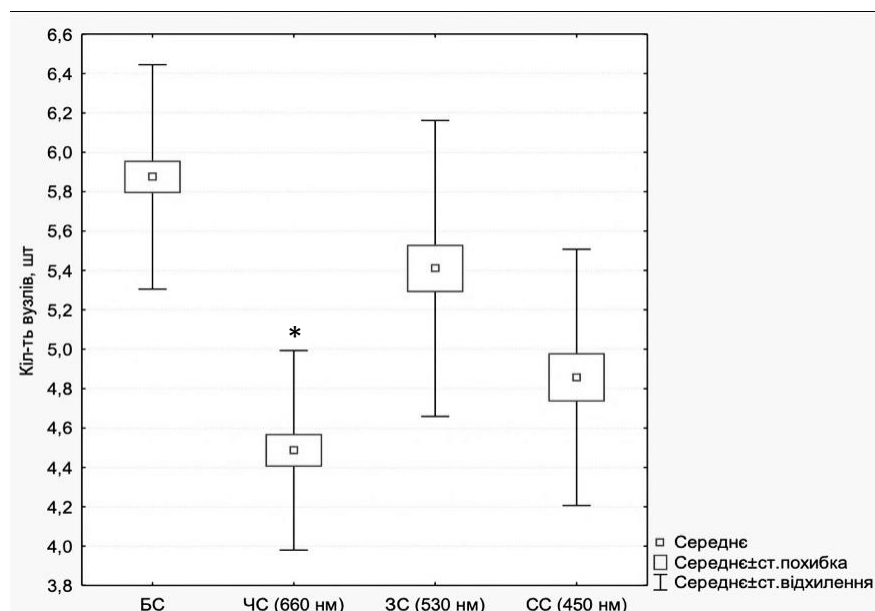


Рис 6.2. Кількість вузлів у рослин гороху посівного сорту Меценат за дії селективного світла в умовах світлокультури, шт/проросток

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Ця реакція співпадає з результатами досліджень індуктивного впливу світла та підтверджує залежність напряму морфологічних процесів від впливу ЧС та його характеристик.

Ростові реакції сої культурної з різною ФПР за вирощування під світлом з різною довжиною хвилі були схожими за діючими спектрами в обох частинах проростків [259]. Загальна довжина проростків КДР сої сорту Хаджибей у контрольному варіанті становила 34,4 см, а НДР сої сорту Ятрань – 33,03 см (рис 6.1). На розвиток надземної частини проростків КДР сої культурної сорту Хаджибей та НДР сорту Ятрань, як і на проростки ДДР гороху посівного, також мало вплив культивування під ЗС, при цьому спостерігалось збільшення у довжину на 32,1% та 28,4% відповідно. Подібну реакцію, хоч і менш виражену, також викликає дія СС, що проростків КДР та НДР сої викликало збільшення довжини пагону на 11,1% та 22,9% відповідно. Це може свідчити про роль криптохромної системи у регуляції процесів росту проростків. На лінійні розміри кореневої частини проростків КДР сої культурної, у свою чергу, впливало в основному опромінення ЧС та СС, інгібуючи подовження кореневої системи на 21,3% та 22,6% відповідно, що значним чином відрізняється від результатів дослідів індуктивного впливу на етиольовані проростки. Вплив опромінення ЧС та СС на ростові параметри кореневої системи проростків НДР сої був не значним, але його напрямок був протилежним до напрямку впливу цих спектрів на підземну частину КДР проростків.

При аналізі результатів досліджень індуктивного впливу світла та умов світлокультури на ростові процеси у проростках КДР сої культурної сорту Хаджибей, були виявлені відмінності між лінійними розмірами проростків за дії світла однакових спектрів, але різних режимів дії. При цьому в обох схемах спостерігається стимулююча дія СС в обох частинах проростків. Водночас, ростові реакції проростків НДР сої сорту Ятрань при опроміненні селективним світлом за різними схемами дослідів, особливо при опроміненні ЧС, також були різними, що ми можемо пов'язати із залученням до рецепції

ЧС не фотолабільного PhyA, який приймає участь у реакціях рослин за індуктивного впливу світла, а фотостабільного PhyB, який переходить у активну форму за дії довготривалого інтенсивного ЧС, який використовувався за вирощування в умовах світлокультури. Різна реакція проростків НДР сої культурної на опромінення селективним світлом у дослідженнях за різними схемами може бути пов'язана з активацією різних форм фоторецепторів.

Накопичення біомаси рослиною відображає активність біосинтетичних процесів. При вирощуванні проростків в умовах світлокультури, вони знаходяться на міксотрофному живленні та залежать не тільки від забезпечення поживними речовинами з сім'ядоль, але й від активності фотосинтетичних процесів. Відомо, що інтенсивність фотосинтезу залежить від спектрального складу світла [260,261]. Найвища інтенсивність спостерігається при використанні фільтрів, які пропускають червоні та сині промені одночасно у різних співвідношеннях, нижче - при опроміненні ЧС та СС, а найменша інтенсивність фотосинтезу була при опромінюванні рослини ЗС, яке, як вважається, виконує регуляторні функції [55].

Незважаючи на однаковий напрям ростових процесів за дії селективного світла, процес накопичення біомаси суттєво відрізняються у проростків представників Бобових з різною ФПР (рис 6.3). За результатами наших досліджень, загальна маса проростків, культивованих за опромінення БС, сягала 89,18мг. При цьому опромінення ЗС призводило до збільшення маси проростка на 7,7%, а опромінення СС зменшувало накопичену біомасу на 12,5%. При цьому реакція різних частин проростків на опромінення селективним світлом відрізнялася. На процеси накопичення біомаси проростками ДДР гороху посівного у пагоні найбільший вплив мало культивування під опроміненням ЗС, сприяючи збільшенню біомаси у 1,1 рази, тоді як опромінення ЧС, навпаки, сприяло зменшенню біомаси пагону на 15,8%. На відміну від надземної частини, вирощування під опроміненням СС інгібувало ріст біомаси кореневої системи, порівняно з БС, на 23,7%, що і

призводило до зменшення загальної маси проростка, у той час коли опромінення ЧС та ЗС викликало незначне збільшення біомаси. Результати досліджень з впливу світла в умовах світлокультури значно відрізняються від результатів експериментів з індуктивного впливу світла. Оскільки дві схеми досліджень відрізнялися за інтенсивністю та тривалістю дії світла, а також типами активованих фоторецепторів, можна зробити припущення, що саме ці фактори грають велику роль у процесах накопичення біомаси.

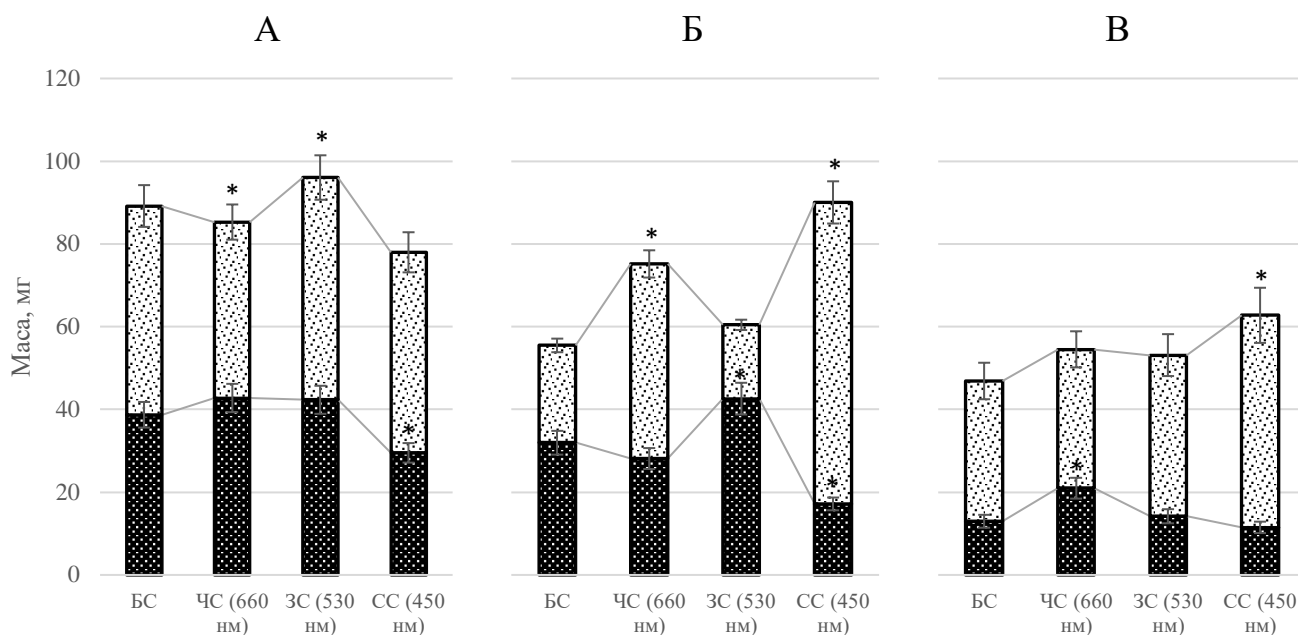


Рис 6.3 Суха біомаса проростків Бобових з різною ФПР за дії селективного світла в умовах світлокультури, мг ($M \pm s$, $n=50$); А – ДДР горох посівний сорту Меценат, Б – КДР соя культурна сорту Хаджибей, В - НДР соя культурна сорту Ятрань

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

При дослідження впливу селективного світла в умовах світлокультури на накопичення біомаси проростками КДР сорту Хаджибей, було визначено, що середня загальна маса досліджуваних проростків становила 55,5 мг, а опромінення ЧС та СС призводить до збільшення цього показнику на 35,5% та 62,3%. При цьому реакція надземних та підземних осьових органів проростків була різною за дії селективного світла. Опромінення ЧС та СС стимулювали накопичення маси у надземній частині проростків, порівняно з

дією БС, у 2 та 3,1 раз відповідно. На накопичення біомаси у підземній частині впливало опромінення ЗС та СС, однак напрям дії був неоднаковим: вирощування під ЗС сприяло збільшенню біомаси коренів на 33,6%, у той час коли СС інгібували накопичення, що призводило до зменшення показнику на 46,5%.

За умов світлокультури світло виступає не тільки регулюючим фактором, але й джерелом енергії. Тому у наших дослідженнях за культивування проростків в умовах світлокультури ми спостерігали інакші ефекти на накопичення біомаси в обох частинах проростка КДР сої культурної ніж за фотоіндуктивного впливу.

У контрольних проростків НДР сої культурної сорту Ятрань загальна маса становила 46,9 мг, при цьому за опромінення ЧС та СС спостерігалось збільшення показнику на 17,4% та 33,8% відповідно. Культивування за дії СС стимулює накопичення біомаси пагонів проростків, сприяючи збільшенню сухої маси на 51,1%. У кореневій системі опромінення ЧС, у свою чергу, викликало збільшення біомаси на 61,6%, за рахунок чого і збільшувалася загальна маса проростків. Реакції надземної частини значним чином відрізняються від результатів досліджень з індуктивного впливу світла на етиольовані проростки, що свідчить про чутливість проростків не лише до спектру використаного світла, але й інших характеристик, але ранжування біомаси кореневої системи за дослідними варіантами залишається однаковим: СС (450 нм) < ЗС (530 нм) < ЧС (660 нм), що може свідчити про залежність кореневої системи НДР проростків сої саме від спектру діючого світла.

Основною складовою біомаси вважаються клітинні стінки рослин, синтез і реорганізація яких детермінуються генами *CSLB4* та *CSLG3*, *EXPI* і *XTH7*, які за дії світла зазнають контролю HY5, що виступає одним з основних регуляторів фотоморфогенезу, та білки, біосинтез яких також підлягає і фоторецепторному контролю [235]. Таким чином, ми можемо припустити, що, незважаючи на ідентичність ростових процесів, у проростках Бобових з різною ФПР спостерігається різна інтенсивність та

напрямок біосинтетичних процесів. Через це ми припускаємо наявність додаткових регуляторних механізмів, пов'язаних з роботою як фоторецепторів, так і генів фотоперіодичної чутливості, які приймають участь у контролі процесів росту та розвитку.

У наших дослідженнях з індуктивного впливу світла на проростки був продемонстрований різний вплив селективного світла на ризогенез рослин, що різняться за ФПР, через що було важливим дослідити морфологію кореневої системи проростків за вирощування в умовах світлокультури. За результатами досліджень з фотоіндукції, опромінення ЧС та СС інгібувало ріст кореневої системи проростків ДДР гороху посівного у довжину, а вирощування за дії СС додатково ще й інгібувало накопичення біомаси. Подібна реакція на спектри спостерігається й при дослідженні впливу вирощування під селективним світлом на морфологію кореневої системи в умовах світлокультури (рис 6.4). У проростків, культивованих під опроміненням БС, середня кількість бічних коренів у проростка становила 17,88 шт/проросток, а їх середня довжина сягала 7,85 см. Опромінення ЧС та СС інгібувало процеси новоутворення бічних коренів, сприяючи зниженню кількості у 1,65 та 1,58 разів відповідно, а опромінення ЧС додатково ще й інгібувало ріст бічних коренів у довжину у 2,66 рази.

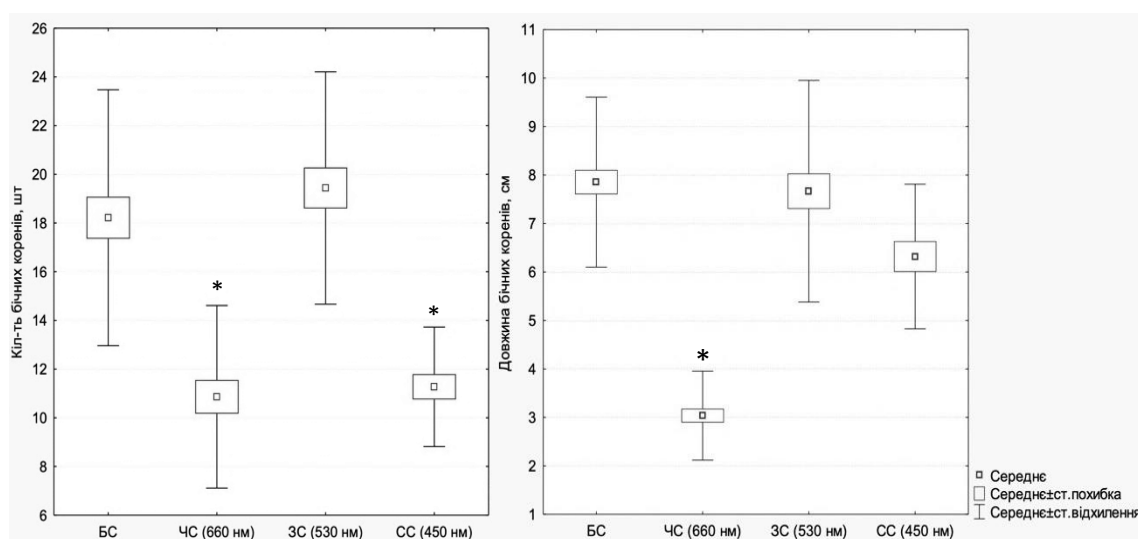


Рис 6.4 Кількість та довжина бічних коренів у рослин гороху посівного сорту Меценат за дії селективного світла в умовах світлокультури ($M \pm s$, $n=50$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

На морфологічний розвиток кореневої системи проростків КДР сої культурної сорту Хаджибей в основному впливало опромінення ЧС та ЗС (рис 6.5). За дії монохроматичного світла спостерігалось незначне зниження кількості бічних коренів, яка у контрольному варіанті сягала 20,93 шт/проросток, та зменшення їх довжини за дії ЧС та ЗС, у порівнянні з контролем – білим світлом, на 62,5% та 62,1% відповідно. Порівнюючи результати дослідження з індуктивною дією селективного світла, можна зробити висновок, що на ризогенез проростків КДР сої культурної впливає не тільки спектр використаного світла, але й його інтенсивність, що призводить до активації фотостабільних форм фоторецепторів.

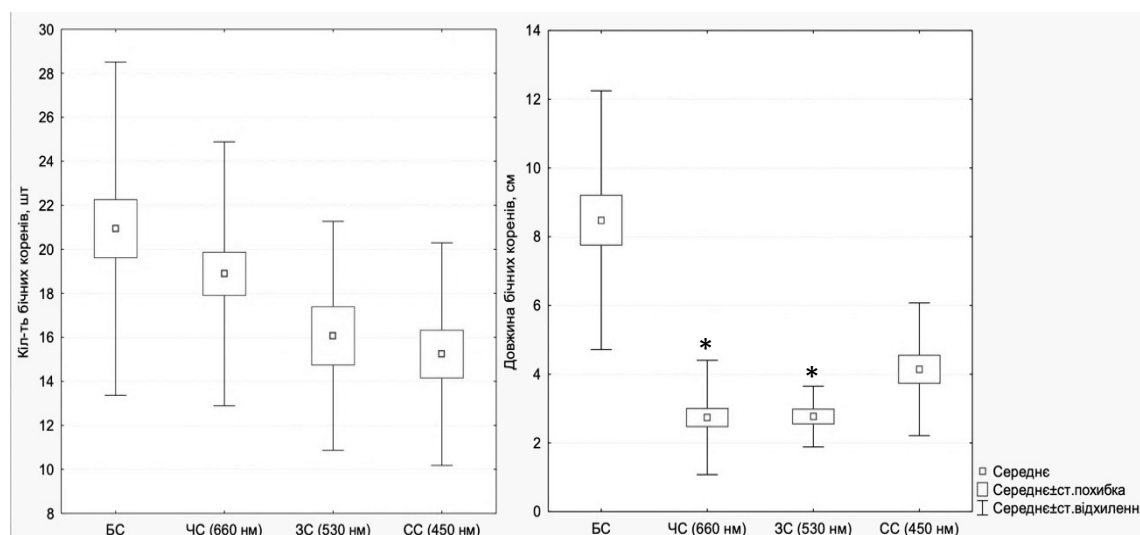


Рис 6.5 Кількість та довжина бічних коренів рослин сої культурної сорту Хаджибей за дії селективного світла в умовах світлокультури ($M \pm s$, $n=50$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

При дослідженні впливу світла на ризогенез проростків НДР сої сорту Ятрань відзначали незначний вплив ЧС та СС, які стимулювали процес новоутворення бічних коренів, кількість яких у контрольному варіанті становила 15,02 шт/проросток (рис 6.6). Подібна реакція також спостерігалася у дослідженнях індуктивного впливу опромінення селективним світлом на етиольовані проростки, що також може свідчити про залежність процесу ризогенезу НДР сої культурної саме від спектру діючого світла на ранніх етапах онтогенезу.

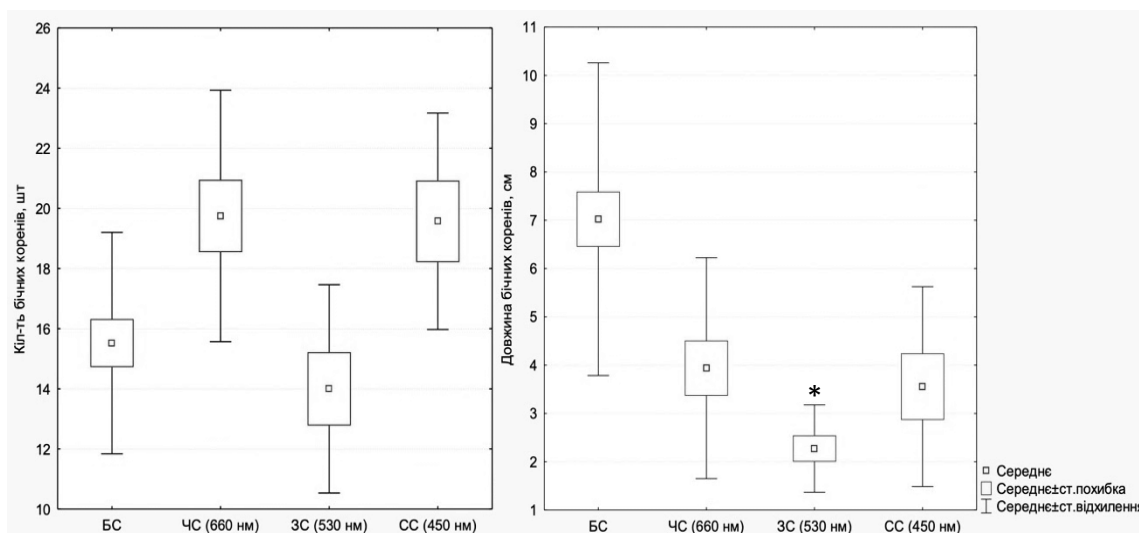


Рис. 6.6 Кількість та довжина бічних коренів рослин сої культурної сорту Ятрань за дії селективного світла в умовах світлокультури ($M \pm s$, $n=50$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Середня довжина бічних коренів, у свою чергу, у контрольних проростків становила 7 см. На цей показник впливало опромінення селективним світлом усіх досліджуваних спектрів, сприяючи зниженню довжини, але найбільший ефект спостерігався за опромінення ЗС, дія якого призводила до зменшення довжини бічних коренів у 3,1 рази, що співпадає з дослідженнями фотоіндуктивного впливу на етиольовані проростки (див. табл. 4.1).

6.2 Біосинтетичні процеси в осьових органах проростків за дії ЧС, ЗС, СС

Як відомо, для життєдіяльності рослин важлива фотосинтетично активна радіація (ФАР), що знаходиться в межах 380-710 нм. Однак вважається, що найбільше значення мають червоні промені з довжиною хвилі 600-720 нм. Ця частина спектра є основним джерелом енергії для фотосинтезу та впливає на процеси, пов'язані з регуляцією росту та розвитку рослин. Сині та фіолетові (380-490 нм) промені, як і ЧС, також приймають участь у фотосинтезі, у регуляції біосинтезу білків і ростових процесів загалом [261]. Регуляторна роль світла також може виражатися у модуляції активності ферментів вуглеводного та азотного обміну сім'ядоль, які

приймають участь у забезпеченні проростків енергетичним та пластичним матеріалом.

Вміст суми цукрів у пагонах досліджуваних проростків ДДР гороху посівного сорту Меценат у контрольному варіанті сягав 52,7 мг/г сухої маси (рис 6.7). При цьому 63% усіх розчинних цукрів пагону – 33,18 мг/г сухої маси, припадало на моноцукри. При дослідженні впливу селективного світла в умовах світлокультури на вміст моноцукрів у пагоні проростків відзначили збільшення кількості моноцукрів за опромінення монохроматичним світлом усіх досліджуваних спектрів – ЧС, СС та ЗС, на 23,8%, 63,4% та 23,2% відповідно. Збільшенню вмісту олігоцукрів у пагоні проростків ДДР гороху посівного впливало опромінення ЧС та ЗС – на 74,5% та 112% відповідно. При цьому, як і у дослідгах, пов'язаних з індуктивним впливом світла, опромінення ЗС мало найбільший ефект, що підтверджує регуляторну роль ЗС у вуглеводному обміні проростків ДДР гороху посівного.

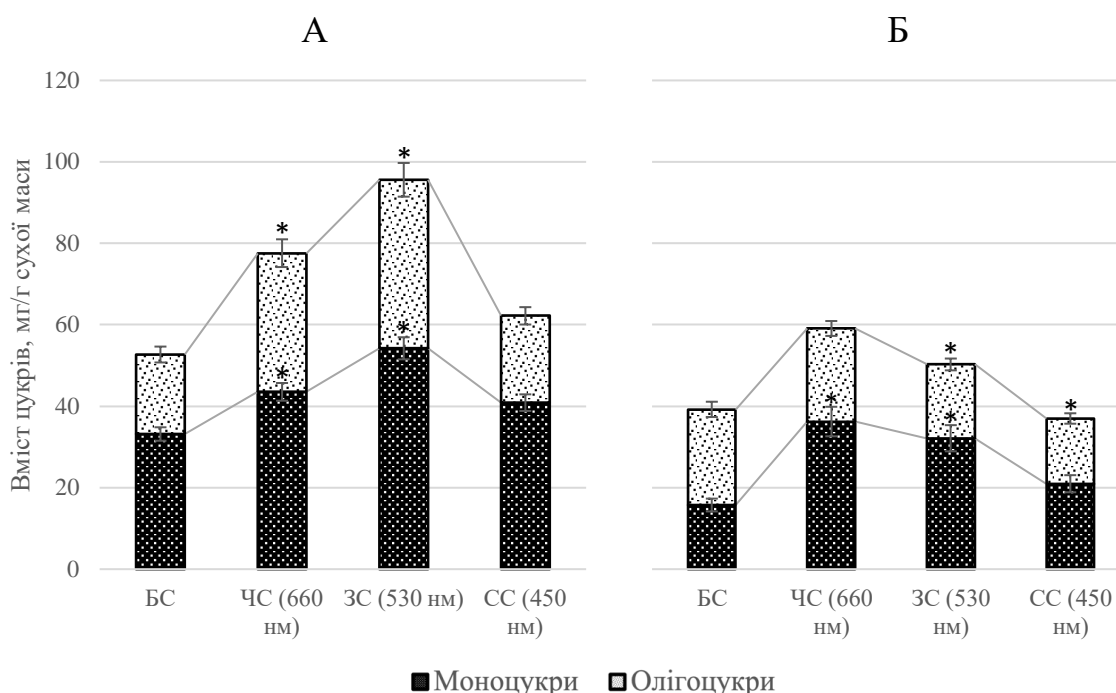


Рис. 6.7 Вміст розчинних вуглеводів у надземній (А) та підземній (Б) частинах проростків гороху посівного сорту Меценат за дії селективного світла в умовах світлокультури, мг/г сухої маси ($M \pm s$, $n=9$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Реакція підземної частини на опромінення в умовах світлокультури відрізняється від реакції на фотоіндуктивний вплив. Вміст суми цукрів у кореневій частині досліджуваних проростків у контрольному варіанті був 39,23 мг/г сухої маси. Опромінення ЧС та ЗС призводило до збільшення вмісту розчинних вуглеводів на 50,6% та 28,1% відповідно. Вміст моноцукрів у кореневій системі, що у контрольних проростках був 15,75 мг/г сухої маси, при вирощуванні під світлом різного спектру ранжувався за варіантами наступним чином: СС (450 нм) < ЗС (530 нм) < ЧС (660 нм), у той час коли у дослідях індуктивного впливу світла на моноцукри кореневої системи спостерігалася інша реакція: ЗС (530 нм) < СС (450 нм) < ЧС (660 нм). За результатами наших досліджень, опромінення ЧС та ЗС призводило до збільшення вмісту моноцукрів у 2,3 та 2 рази відповідно. В обох схемах дослідження відзначається найбільший вміст за активації фітохромної системи дією ЧС, що може свідчити про залученість їх сигнальних шляхів у вуглеводний обмін у кореневій системі. У проростках, культивованих за дії БС, вміст олігоцукрів у кореневій частині становив 23,48 мг/г сухої маси. На вміст в основному мало вплив опромінення ЗС та СС, сприяючи зменшенню їх вмісту на 22,8% та 31,7% відповідно.

Також, порівнюючи співвідношення моноцукри/олігоцукри у проростках за різних схем дослідження, ми можемо зробити висновок, що вирощування проростків в умовах світлокультури сприяє збільшенню частки моноцукрів, порівняно з етиольованими проростками, що також може бути пов'язано з фотосинтетичною активністю рослин, синтезом вуглеводів *de novo* та наступним транспортом вуглеводів у корені для залучення у метаболічні процеси.

У пагонах контрольних проростків КДР сої сорту Хаджибей загальний вміст розчинних вуглеводів становив 42,87 мг/г сухої маси (рис 6.8). Культивування проростків за опромінення ЗС та СС призводило до зменшення вмісту розчинних вуглеводів на 28,2% та 16,3% відповідно, порівняно з контролем. На вміст моноцукрів у надземній частині проростків

КДР сої, що був 25,66 мг/г сухої маси у контрольному варіанті, впливало в основному опромінення ЗС, сприяючи зниженню кількості моноцукрів на 26,6%, що співпадає з впливом світла на етиольовані проростки. Вміст олігоцукрів у надземній частині проростків, у свою чергу, змінювався за опромінення ЗС та СС, які, ймовірно, активували систему криптохромів, та сприяли зменшенню кількості олігосахаридів на 30,4% та 28,3% відповідно. У підземній частині кількість розчинних вуглеводів становила 37,1 мг/г сухої маси, а опромінення ЧС та ЗС призводило до збільшення 29,1% та 25,2% відповідно. Вміст моноцукрів у кореневій системі проростків був 19,35 мг/г сухої маси, а опромінення ЧС стимулювало накопичення, що призводило до збільшення вмісту моносахаридів на 53,8%, порівняно з контролем, коли вплив СС викликав зниження вмісту на 35,8%. На вміст олігоцукрів у підземній частині впливало опромінення ЗС та СС. Напрямок їх дії при цьому був протилежним: вирощування під ЗС сприяло збільшенню кількості олігоцукрів на 30%, порівняно з контролем, у той час коли опромінення СС, навпаки, зменшувало вміст у 1,4 рази.

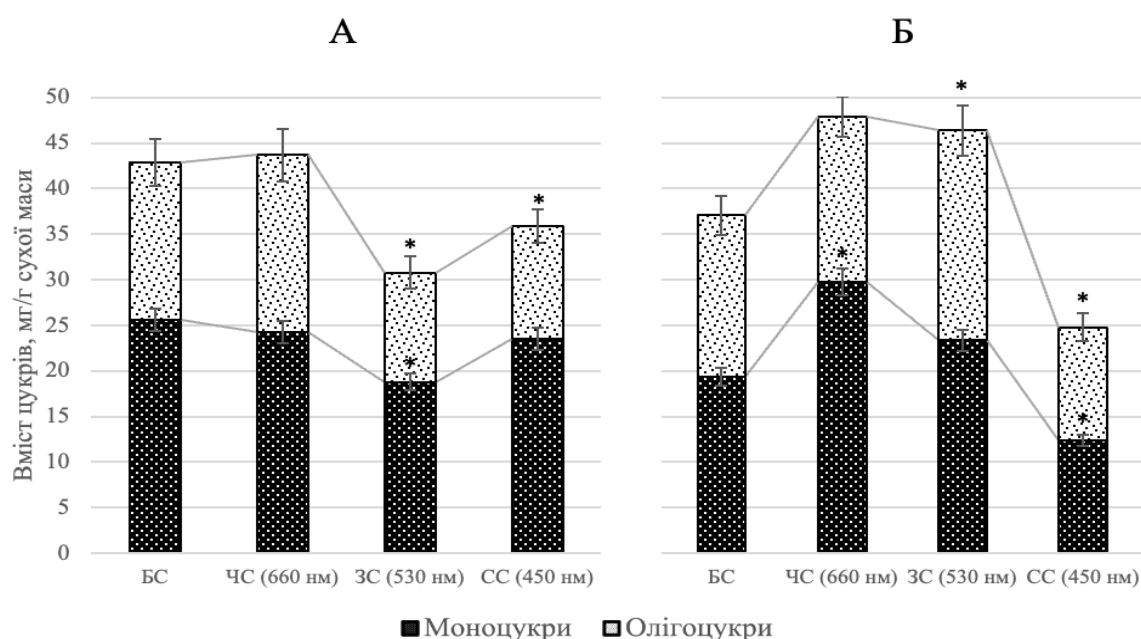


Рис 6.8 Вміст розчинних вуглеводів у надземній (А) та підземній (Б) частинах проростків сої культурної сорту Хаджибей за дії селективного світла в умовах світлокультури, мг/г сухої маси ($M \pm s$, $n=9$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

За результатами наших досліджень, у проростках НДР сої культурної сорту Ятрань вміст розчинні вуглеводи у пагонах був 48 мг/г сухої маси, з яких 28,3 мг - моноцукри, а 19,7 мг – олігоцукри (рис 6.9). При цьому, опромінення селективним світлом – ЧС, ЗС та СС, призводило до зменшення вмісту розчинних вуглеводів на 21,7%, 27,8% та 41,2% відповідно. У підземній частині, у свою чергу, вміст розчинних вуглеводів був 34,53 мг/г сухої маси. Як і у надземній частині проростків, у кореневій системі спостерігалось зменшення вмісту розчинних вуглеводів за опромінення ЧС, ЗС та СС на 12,3%, 34,6% та 42,1% відповідно. Зміни вмісту розчинних цукрів у пагонах досліджуваних проростків у відповідь на опромінення світлом різного спектру відбувалися за рахунок зміни вмісту олігоцукрів, коли у підземній частині зменшення вмісту суми цукрів відбувалося за рахунок зменшення кількості саме моноцукрів.

У пагонах проростків найбільший вплив на кількість моноцукрів мало опромінення ЧС та ЗС, сприяючи зменшенню вмісту на 26,9% та 27,4% відповідно, порівняно з проростками, культивованими за дії БС. На вміст олігоцукрів у пагонах проростків впливало опромінення СС – спостерігалось зниження кількості олігосахаридів у 3,2 рази. У кореневій частині, навпаки, опромінення ЧС призводило до збільшення вмісту олігоцукрів на 76%, що ми можемо пов'язати з більш активним транспортом сахарози до кореневої системи проростків.

Відомо, що найбільша інтенсивність фотосинтетичних процесів спостерігається при використанні світлодіодів червоного та синього світла разом у різних комбінаціях [261]. Відсутність світла конкретної довжини хвилі може спричинювати зниження інтенсивності фотосинтезу та зменшення вмісту моноцукрів у проростках. У надземній частині між дослідними варіантами не спостерігалось різниці у вмісті моноцукрів, але у підземній частині встановлено найбільший вплив СС, що можливо вказує на регуляторну дію криптохромів та фототропінів. Аналізуючи наявність різної реакції за двох схем, можна припустити, що на вуглеводний обмін НДР сої

культурної має вплив не тільки спектр діючого світла, а але й інтенсивність опромінення. При цьому зниження вмісту розчинних вуглеводів за використання монохроматичного світла ми можемо пов'язати із зниженням активності фотосинтетичних процесів через нестачу енергетичного забезпечення світлом необхідних спектрів.

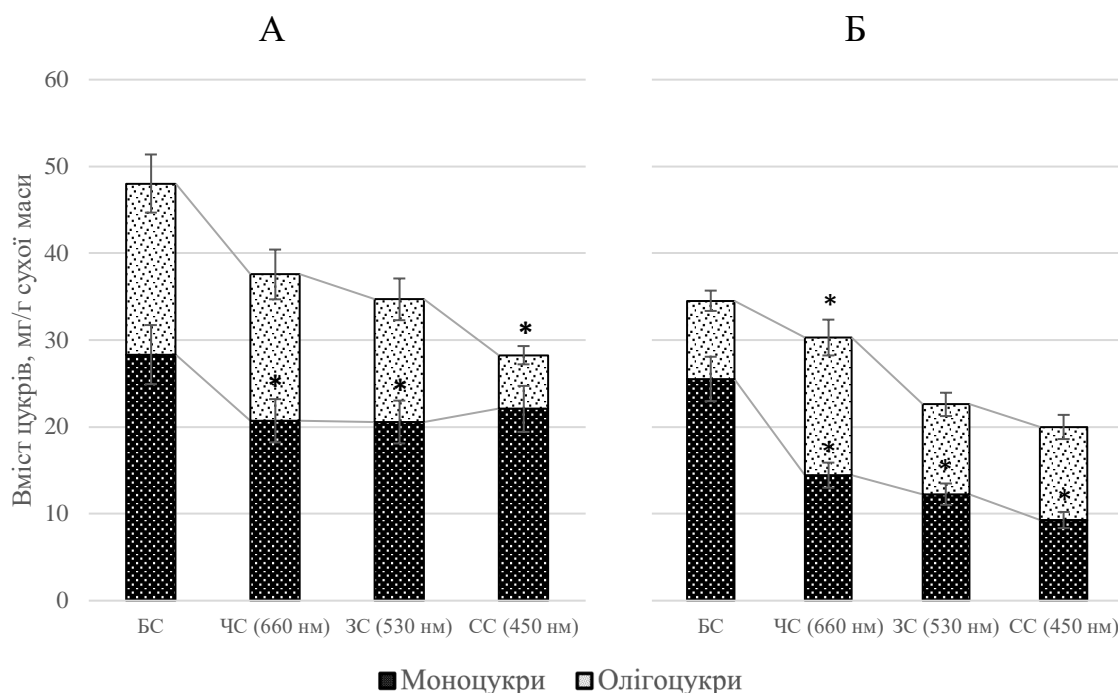


Рис. 6.9 Вміст розчинних вуглеводів у надземній (А) та підземній (Б) частинах проростків сої культурної сорту Ятрань за дії селективного світла в умовах світлокультури, мг/г сухої маси ($M \pm s$, $n=9$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Білки визначають структуру та життєдіяльність рослинного організму, також як й вуглеводи. До того ж, водорозчинні білки у рослинах представлені в основному ферментами, які приймають участь регуляції численних біохімічних процесів у рослинах. Відомо, що приблизно 50% водорозчинних білків припадає на ключовий фермент темної фази фотосинтезу – РУБІСКО (або РБФК/О), що частково підтверджується результатами наших досліджень, за результатами яких коренева, не фотосинтетична, частина проростків має значно менший вміст розчинного білку [262]. Згідно з цього ми можемо вважати вміст розчинних білків у рослинних тканинах інтегральним показником активності біосинтетичних процесів рослин. За літературними

даними, світло різного спектру значним чином впливає на біосинтез білка рослинами та цей вплив відрізняється у різних видів рослин [93]. Була продемонстрована сортова специфічність відповіді білкового обміну на опромінення селективним світлом, що дозволяє припустити роль фоторецепторних систем та фотоперіодичної реакції у регуляції відповіді на опромінення [94].

За результатами наших досліджень, загальний вміст розчинних білків у проростках ДДР гороху посівного сорту Меценат сягав 2,87 мг/г сухої маси, з яких 1,87 мг - надземна частина, а 1 мг/г сухої маси – підземна частина (рис 6.10). При дослідженні індуктивного впливу на етиольовані проростки ДДР гороху відзначалося, що опромінення селективним світлом майже не впливає на вміст білків у надземній частині, лише спостерігається незначне зниження вмісту за дії ЗС. В умовах світлокультури, при дії світла більшої інтенсивності, спостерігається інша реакція: опромінення ЧС та ЗС викликає незначне збільшення кількості розчинного білку, у той час коли СС, навпаки, сприяє незначному зниженню вмісту.

У підземній частині вміст розчинного білку був 0,98 мг/г сухої маси та спостерігається збільшення кількості за дії ЗС на 70,1% та зниження на 37% за опромінення СС, у той час коли за індуктивного впливу на етиольовані проростки спостерігалось зниження вмісту білку при опроміненні ЧС та ЗС. Таким чином, спостерігається збільшення вмісту білку у проростку за дії ЗС – на 37% та зменшення вмісту за дії СС – на 22,9%.

У проростках сої культурної КДР сорту Хаджибей вміст розчинного білка сягав 4,52 мг/г сухої маси, з яких 2,97 мг накопичено у пагоні. На вміст розчинного білку у надземній частині проростків впливало в основному опромінення ЧС та СС, сприяючи зниженню вмісту білка на 25,1% та 34,1% відповідно, у той час коли у кореневій системі спостерігалось зменшення вмісту за опромінення СС – на 55,6%, порівняно з контролем. Якщо розглядати вплив селективного світла на вміст розчинних білків у проростках в цілому, ми можемо зробити висновок, що опромінення саме ЧС та СС

призводить до зменшення кількості білків. Порівнюючи отримані результати з ефектами, які спостерігались у дослідженнях з індуктивного впливу світла, можна зробити висновок, що на накопичення розчинних білків впливає не тільки спектр світла, але інтенсивність опромінення, яке впливало на тип активованих фоторецепторів та напрямок наступних реакцій.

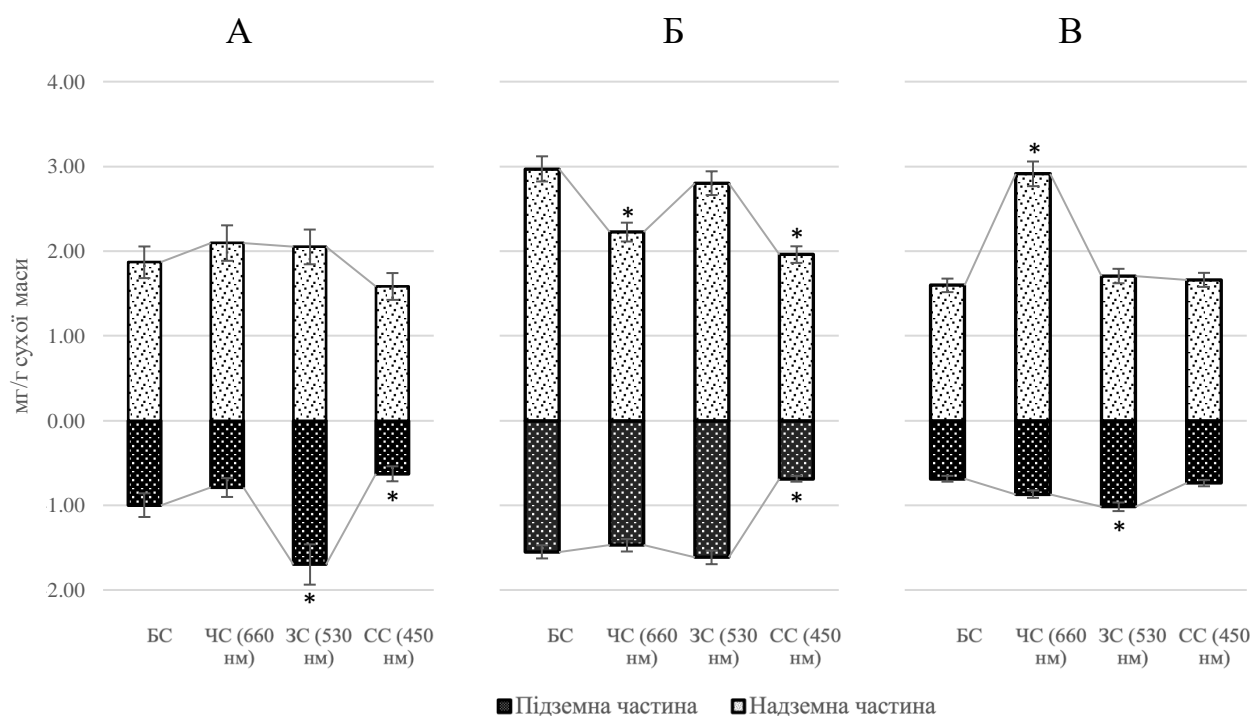


Рис 6.10 Вміст розчинного білку у надземній та підземній частині проростків Бобових з різною ФПР за дії селективного світла в умовах світлокультури; А – ДДР горох посівний сорту Меценат, Б – КДР соя культурна сорту Хаджибей, В - НДР соя культурна сорту Ятрань, мг/г сухої маси ($M \pm s$, $n=9$)
Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Вміст розчинного білку у проростках НДР сої культурної сорту Ятрань був значно меншим, ніж у КДР проростків – 2,28 мг/г сухої маси. При дослідженні впливу селективного світла на вміст білків у пагонах проростків відзначали, що опромінення ЗС та СС не впливало на накопичення білку, у той час коли активація фітохромів ЧС сприяла збільшенню вмісту у 1,8 рази, порівняно з контролем, де вміст був 1,59 мг/г сухої маси. Ця реакція відрізняється від результатів дослідження з індуктивного впливу селективного світла, за якими збільшення вмісту білків спостерігалось за дії ЗС. Різниця між результатами досліджень за різними схемами може бути

пояснена накопиченням у клітинах активних форм різних типів фоторецепторів, що призводить до запуску різних реакцій, та різними умовами вирощування.

Вплив селективного світла на вміст розчинного білку у підземній частині проростків однаковий в обох видах дослідів: опромінення селективним світлом сприяють невеликому збільшенню вмісту білків порівняно як з білим світлом в умовах світлокультури, так і з темрявою. Найбільший ефект при цьому спостерігається за дії ЗС, який сприяє збільшенню вмісту на 48%. Це знов може бути підтвердженням того, що розвиток кореневої системи проростків НДР сої культурної регулюється у тому числі фоторецепторними системами та залежить в основному не від інтенсивності світла, а від його спектру.

6.3 Фітогормональний баланс проростків бобових з різною ФПР за опромінення ЧС, ЗС, СС

Відомо, що на різних етапах онтогенезу одна и та ж група фітогормонів може грати різну роль у процесах росту та розвитку рослин. Згідно з цього, ми можемо зробити припущення, що активність фітогормонів-антагоністів може відрізнятися при деетиоляції та на ранніх етапах онтогенезу в умовах світлокультури.

Активність ІОК у пагоні проростків ДДР гороху посівного сорту Меценат залежить від спектру світла, використаного у досліді. За дії ЧС у наших дослідженнях спостерігається зменшення активності у 1,6 рази, порівняно з білим світлом, у той час коли за дії ЗС та СС спостерігається збільшення активності фітогормону у 1,3 та 1,4 рази відповідно (табл. 6.1). Ранжування активності за варіантами опромінювання при цьому є протилежними до результатів з індуктивного впливу світла: за дії світла в умовах світлокультури спостерігається ранжування СС (430 нм) < ЗС (530 нм) < ЧС (660 нм), коли за дії світла на етиольовані проростки – ЧС (660 нм) < ЗС (530 нм) < СС (430 нм). У підземній частині на активність ІОК впливає в основному опромінення СС, яке знижує активність фітогормону у 1,3 рази,

порівняно з контролем. Це відрізняється від результатів досліджень з індуктивного впливу, у яких активність ІОК за дії ЗС була значно вищою за інші варіанти.

Таблиця 6.1

Фітогормональний статус проростків представників Бобових з різною ФПР за дії селективного світла в умовах світлокультури

Варіант	Надземна частина			Підземна частина		
	Активність ІОК,%	Активність АБК,%	ІОК/АБК	Активність ІОК,%	Активність АБК,%	ІОК/АБК
ДДР горох посівний сорту Меценат						
БС	111,11±12	76,57±4,9	1,45	141,67±15,45	70,98±6,2	2,00
ЧС (660 нм)	69,44±6,41*	77,03±5,77	0,90	144,44±19,78	79,47±4,44	1,82
ЗС (530 нм)	144,44±20,8*	49,70±8,13*	2,91	113,89±17,41	68,35±9,11	1,67
СС (450 нм)	150,00±24,2*	81,15±3,24	1,85	108,33±15,4*	87,73±1,11*	1,23
КДР соя культурна сорту Хаджибей						
БС	102,78±13,9	50,21±4,94	2,05	136,11±16,07	75,90±3,11	1,79
ЧС (660 нм)	77,19±10,07*	76,17±7,59*	1,01	126,32±27,85	74,74±5,41	1,69
ЗС (530 нм)	119,30±21,9	65,06±6,29	1,83	91,23±12,15*	60,56±4,92*	1,51
СС (450 нм)	126,32±18,2	84,75±9,34*	1,49	63,16±18,23*	43,97±10,98*	1,44
НДР соя культурна сорту Ятрань						
БС	94,74±6,07	70,50±9,21	1,34	84,21±15,08	48,04±2,51	1,75
ЧС (660 нм)	110,53±16,31	46,68±8,46*	2,37	121,05±19,3*	54,07±3,74	2,24
ЗС (530 нм)	94,74±18,23	52,96±9,02*	1,79	115,79±15,16	49,22±2,67	2,35
СС (450 нм)	115,79±15,2*	54,73±5,77*	2,12	78,95±10,08	51,52±5,53	1,53

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Результати дослідів з впливу світла в умовах світлокультури на активність АБК у надземній частині проростків гороху посівного співпадають з результатами досліджень з індуктивного впливу світла: спостерігається зниження активності фітогормону за впливу ЗС на 1,54 рази, порівняно з контролем – проростками, культивованими за опромінення БС. При цьому активність АБК у пагоні за дії ЧС та СС не відрізнялася від контролю в обох дослідженнях. У кореневій системі опромінення СС призводить до збільшення активності АБК у 1,4 рази, у той час коли за дії ЗС не відбувається істотних змін, порівняно з білим світлом. При цьому збільшення активності АБК у кореневій системі за дії СС відбувається і за індуктивного впливу, що може бути пов'язано з впливом криптохромних сигнальних систем на роботу АБК.

У проростках КДР сої культурної сорту Хаджибей опромінення селективним світлом в умовах світлокультури призводило до зміни активності ІОК у надземній та підземній частинах проростка. У пагоні досліджуваних проростків опромінення ЧС викликало зниження активності ІОК у 1,3 рази, у той час коли ЗС та СС, навпаки, сприяли незначному збільшенню активності фітогормону. При цьому результат дослідів є повністю протилежним до результату дослідів з індуктивного впливу опромінювання селективним світлом. У кореневій системі опромінення ЗС та СС інгібує активність ІОК, сприяючи зменшенню у 1,5 та 2,2 рази порівняно з білим світлом.

У дослідженнях з індуктивного впливу світла на активність АБК, опромінення майже не викликало змін активності фітогормону, у той час коли за дії селективного світла в умовах світлокультури активність АБК істотно змінюється, порівняно з білим світлом. У надземній частині опромінення ЧС та СС викликає збільшення активності фітогормону у 1,5 та 1,7 разів, порівняно з контролем. На активність АБК у підземній частині впливають в основному ЗС та СС, сприяючи зниженню активності фітогормону у 1,3 та 1,7 рази.

У пагонах проростків НДР сої культурної сорту Ятрань активність ІОК збільшувалась за активації криптохромної систем дією СС у 1,2 рази за опромінення обома спектрами, у той час коли опромінення ЗС не викликало значних змін активності. У підземній частині опромінення ЧС сприяє збільшенню активності ІОК у 1,4 рази, порівняно з БС, у той час коли опромінення СС майже не впливає на активність фітогормону. При цьому активність ІОК у кореневій системі в умовах світлокультури ранжується за варіантами СС (430 нм) < ЗС (530 нм) < ЧС (660 нм), коли за фотоіндуктивного впливу – ЧС (660 нм) < ЗС (530 нм) < СС (430 нм).

Активність АБК у надземній частині проростків НДР сої культурної знижувалася, порівняно з БС, за дії монохроматичного світла усіх досліджуваних спектрів – ЧС, ЗС та СС, у 1,5, 1,3 та 1,28 разів відповідно. У підземній частині активність АБК не змінювалася за дії селективного світла, порівняно з БС. До того ж, слід зазначити, що лише за дії БС спостерігається різниця в активності АБК у надземній та підземній частинах, у той час коли за дії селективного світла рівень активності фітогормону майже однаковий в обох частинах проростка. Це співпадає з результатами дослідження з індуктивного впливу опромінення селективним світлом на етиольовані проростки. Подібність реакцій в обох видах дослідження може свідчити про нечутливість сигнальних шляхів АБК до активації окремих фоторецепторних систем селективним світлом у НДР рослинах сої культурної.

У дослідженнях спостерігалась видова специфічність впливу селективного світла на активність фітогормонів. У проростках ДДР гороху посівного опромінення монохроматичним світлом призводило в основному до змін активності ІОК, у той час коли у проростках сої культурної обох досліджуваних сортів спостерігались зміни активності АБК.

Аналізуючи співвідношення ІОК/АБК, яке може вказувати на інтенсивність ростових процесів, ми відзначаємо специфічність зміни фітогормонального статусу, що може бути пов'язано з ФПР досліджуваних проростків. На фітогормональний статус проростків ДДР гороху найбільший

вплив має опромінення ЗС у надземній частині, сприяючи зменшенню співвідношення на 38%, та СС – у підземній, де спостерігається зменшення на 38,5%. У наших дослідженнях спостерігалася значна роль ЗС у ростових та біосинтетичних процесах ДДР гороху, через що ми припускаємо, що ЗС впливає на ростові процеси через регуляцію на усіх рівнях, починаючи з впливу на регулятори морфогенезу, НУ5 та PIFs.

У пагонах проростків КДР сої спостерігається зміна співвідношення ІОК/АБК за дії ЧС та СС на 50,7% та 27,3% відповідно, які за нашими результатами, грали найбільшу роль у регуляції росту та розвитку проростків, у той час коли у пагонах проростків НДР сої спостерігаються зміни за дії ЧС – збільшення у 1,8 рази. У кореневій системі проростків КДР сої культурної опромінення СС призводить до зниження значення у 1,2 рази, у коли у коренях проростків НДР опромінення ЧС та ЗС сприяло збільшенню показнику у 1,28 та 1,34 рази. Вважається, збільшення співвідношення ІОК/АБК корелює з збільшенням інтенсивності росту рослин. Аналізуючи результати наших досліджень з впливу селективного світла в умовах світлокультури на ростову реакцію та на фітогормональний статус, ми припускаємо, що на ростові реакції впливають не тільки фітогормони, але й інші факторів, наприклад, активність АОС, що грає й сигнальну роль, та трофічне забезпечення рослинних клітин.

6.4 Вплив ЧС, ЗС, СС на стан антиоксидантної системи проростків рослин різних фотоперіодичних груп

Відомо, що АОС також приймає участь у регуляції ростових процесів рослин. Перекис водню може виступати не тільки АФК, що ініціює перекисне окиснення ліпідів, але й сигнальною молекулою, що приймає участь у трансдукції світлових сигналів [251]. Вміст перекису водню у тканинах підлягає регуляції основними ферментами АОС – пероксидази та каталази [251]. Пероксидази характеризуються поліфункціональністю у різних біохімічних реакціях, а саме в реакціях окислення субстратів, через що

припускається їх активна участь у регуляції процесів росту та механізмів формування реакцій у відповідь рослин на дію різних факторів, зокрема дії селективного світла [263]. Відомо, що розпад ІОК ініціюється реакціями окисного декарбоксилювання, які, у свою чергу, здійснюються рослинними пероксидази [263]. Існує також зворотня регуляція: синтез пероксидази знаходиться під контролем фітогормональної системи рослин [264]. Припускається, що фітогормони беруть участь у регулюванні експресії генів пероксидази та каталази та ця регуляція залежить у тому числі й від умов освітлення.

Перекис водню, у свою чергу, виступає сигнальною молекулою, що залучена до регуляції багатьох процесів росту та розвитку рослин. Наприклад, було показано, що рівень H_2O_2 корелює з швидкістю росту клітин у листі. Перекис водню також приймає участь у гормональній регуляції, зокрема, у передачі сигналів ІОК під час росту коренів [265]. Відомо, що саме фоторецептори *phyA*, *phyB*, *cry1* і *cry2* беруть участь у регулюванні сигналіngu АФК, зокрема перекису водню, через вплив на COP1 та PIFs [148]. Згідно з цього ми можемо припускати залежність вмісту H_2O_2 від опромінення селективним світлом.

У проростках ДДР гороху посівного сорту Меценат загальний вміст перекису водню сягав 2,14 ммоль/г сирої маси, з яких більша частина – 1,86 ммоль - у надземній частині, а 0,28 ммоль – у кореневій системі (рис 6.11). Опромінення монохроматичним селективним світлом призводило до збільшення вмісту перекису водню, порівняно з результатами за дії білого світла, в обох частинах рослин, але вплив окремих спектрів відрізнявся. У пагонах проростків ДДР гороху посівного найбільша кількість перекису водню відзначалася за дії ЧС – на 38,2% більше за вміст у контрольному варіанті, у той час коли вирощування за дії ЗС та СС істотно не впливало на його вміст. У кореневій системі проростків ДДР гороху вміст перекису водню мав найбільший вміст за дії ЧС та ЗС – на 103,9% та 109,9% відповідно, у той час коли вплив СС був менш вираженим – спостерігалось збільшення вмісту

перексиду водню на 47,3%, порівняно з проростками, культивованими за опромінення БС. Таким чином, на загальний вміст H_2O_2 у проростках ДДР гороху посівного найбільший вплив має опромінення ЧС та ЗС, сприяючи збільшенню вмісту на 46,7% та 27,5% відповідно. Ці результати значно відрізняються від результатів досліджень з індуктивного впливу світла.

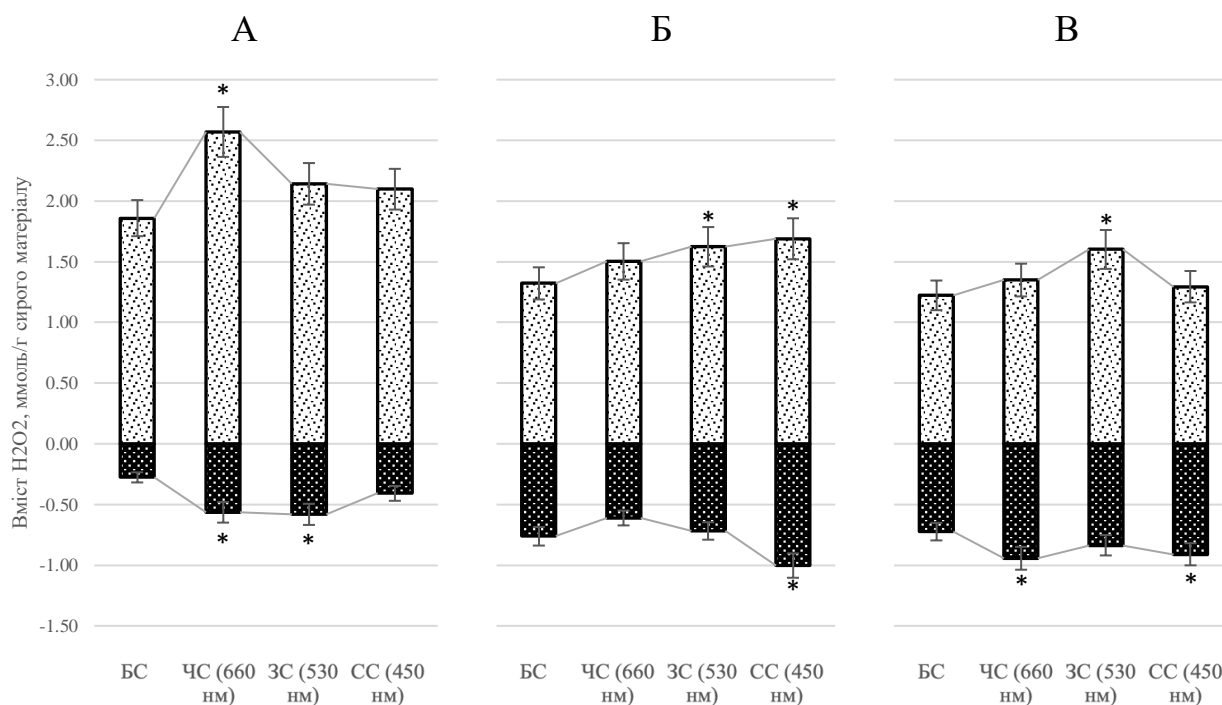


Рис 6.11 Вміст перекису водню у надземній та підземній частині рослин Бобових з різною ФПР за дії селективного світла в умовах світлокультури; А – ДДР горох посівний сорту Меценат, Б – КДР соя культурна сорту Хаджибей, В - НДР соя культурна сорту Ятрань, ммоль/г сирі маси ($M \pm s$, $n=9$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Оскільки, при цьому, вплив світла на активність пероксидази та каталази у надземній частині був однаковий за обох схем дослідження, ми можемо припустити, що накопичення перекису водню у тканинах залежить не тільки від роботи цих двох ферментів та контролюється додатковими регуляторними механізмами, які, можливо, пов'язані із сигнальною роллю перекису водню у рослинному організмі. Різниця між результатами досліджень кореневої системи при деетиоляції та в умовах світлокультури

можуть пояснюватись не тільки меншою залежністю кореневої системи від спектру світла, але й різним вмістом окремих типів фоторецепторів у тканинах за різних умов освітлення.

Вміст перекису водню у проростках КДР сої культурної сорту Хаджибей сягав 2,08 ммоль/г сирої маси, з яких 1,32 ммоль – у надземній частині. Вміст H_2O_2 зростає у пагонах досліджуваних проростків за дії ЗС та СС на 22,8% та 27,8% відповідно, у порівнянні з контролем. Це може бути пов'язано із зниженою активністю ферментів, які приймають участь у його розкладанні, за дії світла цих спектрів. Подібне ранжування за варіантами спостерігається і у кореневій системі проростків КДР сої культурної, але при цьому опромінення ЧС сприяє незначному зменшенню вмісту перекису водню, порівняно з контролем, а рівень H_2O_2 за дії ЗС майже не відрізняється від БС. За опромінення СС спостерігалось збільшення вмісту перекису водню у кореневій системі на 31,6%. Реакція надземної частини при цьому не відрізняється за дослідними варіантами від результатів досліджень з індуктивного впливу світла, на відміну від кореневої системи.

Вміст пероксиду водню у проростках НДР сої культурної у дослідженнях з впливу світла в умовах світлокультури, на відміну від досліджень з індуктивного впливу світла, залежав від спектру використаного світла. У контрольних проростках вміст перекису водню був 1,95 ммоль/г сирої маси, з яких 1,22 ммоль/г сирої маси – надземна частина, а 0,72 ммоль – на коренева частина проростка. За дії ЗС спостерігалось значне збільшення вмісту перекису водню у пагоні досліджуваних проростків на 30,9%, у той час коли використання ЧС та СС мали незначний ефект, порівняно з вмістом у контрольних проростках. У кореневій системі також спостерігається деяке збільшення кількості H_2O_2 , порівняно з контролем – білим світлом, але при цьому більший ефект, навпаки, мають спектри ЧС та СС: за дії цих спектрів спостерігалось збільшення вмісту на 30,9% та 25,8% відповідно, порівняно з контролем. За результатами наших досліджень, загальний вміст перекису водню у проростках збільшується за дії селективного світла однаковою

мірою, незалежно від спектру, а різниця з контролем спостерігалася через різний розподіл H_2O_2 між пагоном і кореневою частиною. Через це ми можемо припустити, що проростки НДР сої реагують на факт опромінення монохроматичним світлом, а не на конкретний спектр. Можливо, для проростків НДР сої культурної світло більше грає роль саме джерела енергії для біосинтетичних процесів, а не регулюючого фактору.

Вміст перекису водню у клітинах підлягає регуляції основних ферментів АОС, у тому числі й пероксидази та каталази, активність яких залежить від активованих фоторецепторів та фотоперіодичної реакції проростків. У дослідженнях з вивчення впливу селективного світла на активність пероксидази у проростках ДДР гороху посівного сорту Меценат в умовах світлокультури відзначалося значне збільшення активності ферменту АОС за дії ЧС у 2,37 рази, у той час коли опромінення ЗС та СС сприяло лише незначному збільшенню активності ферменту, порівняно з контролем (рис 6.12). На відміну від цього дослідження, за дії опромінення селективним світлом етиольованих проростків більш-виражена реакція спостерігалася за дії ЗС, але ЧС також сприяло деякому збільшенню активності пероксидази, що може пояснюватись роллю фітохромів в процесах росту та розвитку рослин у тому числі через вплив на АОС рослин.

У кореневій системі найбільший вплив на активність пероксидази мало опромінення ЗС та СС, сприяючи значному зниженню активності цього ферменту у 2 та 3,3 рази відповідно, порівняно з контролем – опроміненням БС. Але якщо розглядати дію селективного світла на активність пероксидази у кореневій системі за обох схем дослідження, спостерігається однакова тенденція: СС (450 нм) < ЗС (530 нм) < ЧС (660 нм).

Активність каталази у пагонах контрольних проростків ДДР гороху становила 31,94 ммоль H_2O_2 /хв. На активність ферменту у надземній частині проростків гороху посівного найбільший вплив спостерігався за дії ЗС, опромінення яким сприяє збільшенню активності ферменту на 48,2%, у той час коли рівень активності пероксидази за дії ЧС та СС не відрізнявся

значним чином від дії БС, який слугував контролем. При цьому активність каталази за дослідними варіантами ранжується таким самим чином, як і у дослідженнях з індуктивного впливу опромінення на етиольовані проростки: СС (450 нм) < ЧС (660 нм) < ЗС (530 нм). Реакція підземної частини була подібною до реакції у пагонах досліджуваних проростків: опромінення ЧС та ЗС призводило до збільшення активності ферменту на 72,4% та 118% відповідно, що ми можемо пов'язати із сигнальними шляхами між осьовими органами досліджуваних проростків.

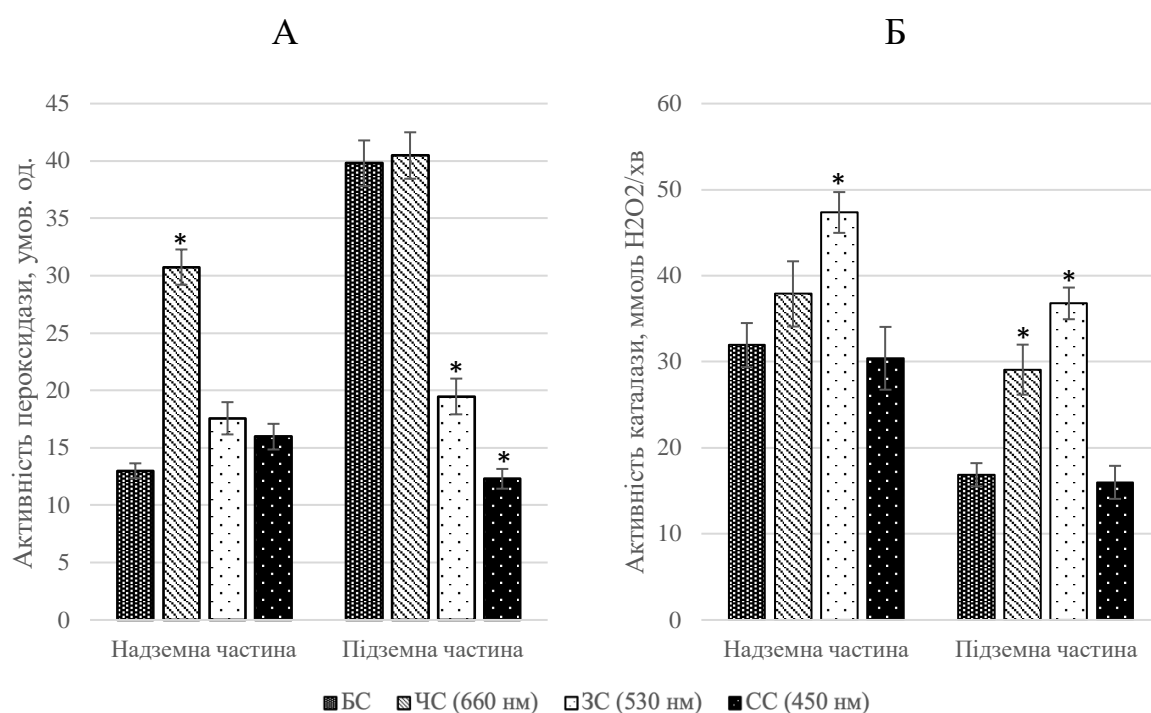


Рис 6.12 Активність пероксидази (А) та каталази (Б) у надземній та підземній частинах рослин гороху посівного сорту Меценат за дії селективного світла в умовах світлокультури ($M \pm s$, $n=12$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Активність пероксидази у надземній частині проростків КДР сої культурної сорту Хаджибей у контрольному варіанті була значно вищою за активність у проростках ДДР гороху посівного – 40,63 умов.од., що може бути пов'язано з видовими особливостями досліджуваних проростків (рис 6.13). При цьому активність ферменту у пагонах збільшується за дії ЧС та ЗС 1,5 та 1,4 рази відповідно, у той час коли опромінення СС не змінює

активності порівняно з контролем. У підземній частині спостерігалася подібна реакція: опромінення ЧС та ЗС в умовах світлокультури призводило до збільшення активності пероксидази у корнях у 1,36 та 1,3 рази відповідно, але СС, навпаки, сприяє незначному зниженню, порівняно з БС. При цьому ці результати значно відрізняються від результатів досліджень з індуктивного впливу світла, як у надземній, так і у підземній частині проростків.

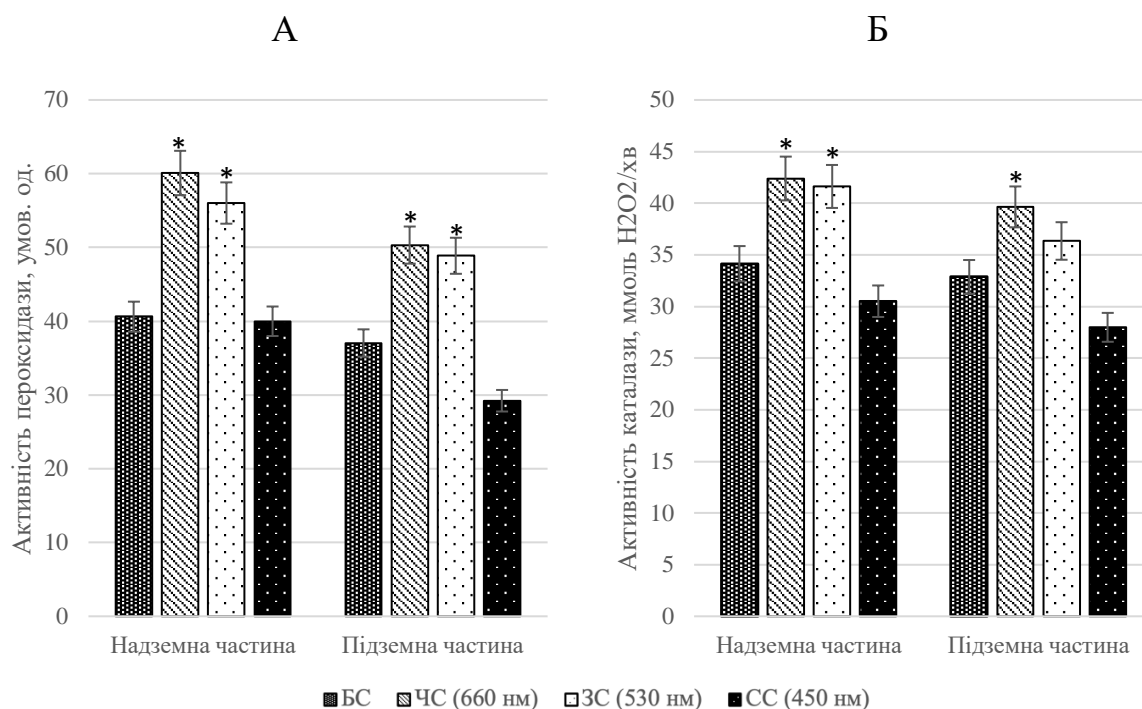


Рис 6.13 Активність пероксидази (А) та каталази (Б) у надземній та підземній частинах рослин сої культурної сорту Хаджибей за дії селективного світла в умовах світлокультури ($M \pm s$, $n=12$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Активність каталази у проростках КДР сої у надземній частині сягала 34,14 ммоль/г сирої маси, а у підземній – 32,86 ммоль/г сирої маси. На активність каталази у надземній частині також впливало опромінення монохроматичним селективним світлом. При цьому реакції надземної та підземної частин збігаються, що може свідчити про роботу сигнальних шляхів між різними частинами проростка, які пов'язані і з роботою каталази. Активність ферменту в обох частинах проростка збільшується за дії ЧС та ЗС

на 24,2% та 21,9% відповідно, порівняно з контролем – БС, у той час коли опромінення СС не впливає значним чином на активність ферменту. При цьому реакція надземної частини у цих досліджень збігається з результатами експериментів з ефекту опромінювання селективним світлом етиольованих проростків. У кореневій частині досліджуваних проростків опромінення ЧС призводило до збільшення активності каталази на 20,6%. Різниця між реакціями корневих систем у дослідженнях з різною схемою, але за дії однакових спектрів, знов таки може свідчити про наявність додаткових механізмів регуляції метаболічних та морфогенетичних процесів у кореневій системі, окрім фоторецепторної. Водночас подібність змін ферментів пероксидази та каталази в осьових органах досліджуваних проростків може свідчити про трансдукцію фоторецепторних сигналів між надземною та підземною частинами.

У проростках НДР сої культурної сорту Ятрань активність пероксидази у надземній частині становила 35,75 умов.од та зростала лише за дії ЧС, - у 1,23 рази, у той час коли опромінення ЗС та СС не мало значного ефекту (рис 6.14). У кореневій системі, у свою чергу, спостерігалось збільшення активності ферменту за дії ЗС та ЧС у 1,46 та 1,67 разів відповідно, у той час коли вирощування під СС не призводило до суттєвих змін в активності ферменту в обох частинах досліджуваних проростків. Результати досліджень у надземній частині співпадають з результатами експериментів з індуктивного впливу, у той час коли реакції корневих систем відрізняються.

Активність каталази у проростках НДР сої культурної сорту Ятрань також залежить від спектру використаного світла. У контрольних проростках активність ферменту у пагонах становила 32,05 ммоль/г сирої маси, а у підземній – 27,28 ммоль/г сирої маси. Опромінення ЧС викликало збільшення активності ферменту на 33,9%, тоді опромінення СС сприяло зниженню активності каталази на 23,3%, порівняно з білим світлом. У кореневій системі вплив ЧС також стимулює активність каталази на 31,2%, а опромінення СС, навпаки, інгібувало фермент, сприяючи зниженню на 43%,

порівняно з контролем. Рівень активності каталази в коренях за дії ЗС не відрізнявся від рівня за дії БС. При цьому спостерігалось таке ж саме ранжування активності каталази у надземній частині за дослідними варіантами, як і у дослідженнях з індуктивного впливу світла: СС (450 нм) < ЗС (530 нм) < ЧС (660 нм) .

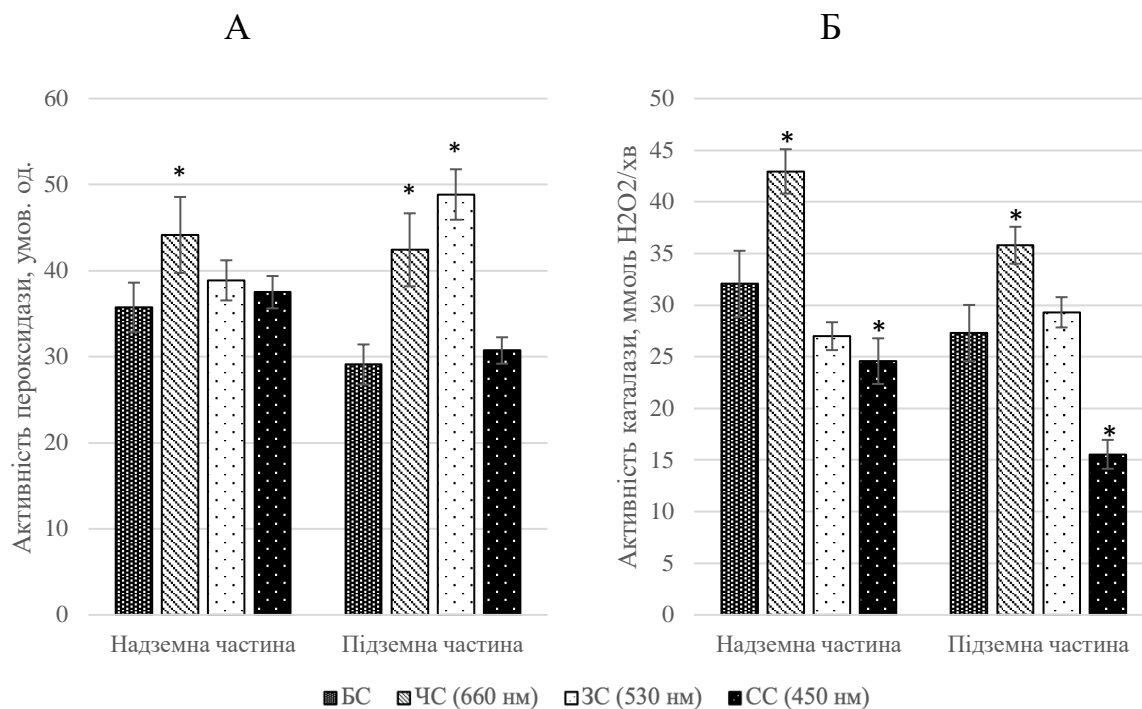


Рис 6.14 Активність пероксидази (А) та каталази (Б) у надземній та підземній частинах рослин сої культурної сорту Ятрань за дії селективного світла в умовах світлокультури ($M \pm s$, $n=12$)

Примітка: * – різниця з контролем істотна при $p \leq 0,018$

Висновки до розділу 6:

1. Ростова реакція на опромінення селективним світлом представників Бобових з різною ФПР на ранніх етапах онтогенезу є майже ідентичною, через що припускається невелика роль фотоперіодичної реакції у процесах росту рослин у ювенільній фазі за вирощування в умовах світлокультури. Культивування проростків за опромінення ЗС та СС призводить до видовження пагону, незалежно від ФПР рослини, у той час коли опромінення ЧС або пригнічує видовження пагону, або не відрізняється за ефектами від БС.

2. Морфологічні процеси зазнають фоторецепторного контролю. Основну роль у морфогенетичних процесах грає фітохромна система. Спостерігаються зміни ризогенезу проростків фотоперіод-чутливих рослин Бобових за дії світла усіх досліджуваних спектрів, у той час коли НДР сої культурної реагували лише на опромінення ЗС.

3. Вміст вуглеводів у проростках Бобових за активації фоторецепторних систем окремим селективним світлом залежить від ФПР: у пагонах проростків ДДР гороху спостерігається збільшення вмісту за дії ЧС та ЗС, коли у пагонах проростків КДР сої, навпаки, за дії ЗС та СС відбувається зменшення кількості розчинних вуглеводів. У кореневій системі проростків ДДР гороху вміст цукрів значно менший ніж у пагонах та зазнає змін за дії ЗС та СС. У проростках КДР сої вміст цукрів в осьових органах приблизно однаковий та у кореневій системі змінюється за опромінення світлом усіх досліджуваних спектрів. У проростках НДР сої культурної спостерігається зменшення вмісту розчинних вуглеводів за опромінення селективним світлом в обох частинах проростку.

4. Вміст розчинного білку у проростках Бобових з різною ФПР залежить від активації фоторецепторних систем селективним світлом: у проростках ДДР гороху спостерігаються зміни лише у кореневій частині за дії ЗС та СС, у КДР сої спостерігаються зміни в обох частинах проростка за дії опромінення ЧС та СС, а проростки НДР сої є чутливими до опромінення ЧС та ЗС.

5. Виявлено вплив селективного світла на активність ІОК та АБК у проростків Бобових з різною ФПР. У надземній частині досліджуваних проростків спостерігається зміна активності фітогормонів за дії світла усіх досліджуваних спектрів. У НДР проростків сої спостерігається відсутність специфічної реакції на опромінення селективним світлом різного спектру. У підземній частині проявляється специфічність до спектру використаного світла: проростки ДДР гороху реагують на опромінення СС, КДР сої

культурної – на опромінення ЗС та СС, а НДР сої – лише частково на ЧС за рахунок зміни активності ІОК.

6. На активність ферментів АОС проростків з різною ФПР опромінення селективним світлом діє по-різному: спостерігається реакція у відповідь на опромінення світлом усіх досліджуваних спектрів, але напрям цього впливу та домінуючі спектри різняться. Вміст перекису водню змінюється у проростках по-різному, в залежності від ФПР: у проростках ДДР гороху спостерігається значний вплив ЧС, КДР сої культурної – СС, тоді як НДР сої змінюють вміст перекису водню за дії селективного світла, але без специфічної реакції на конкретний спектр.

Результати цього розділу опубліковано у роботі [259]

УЗАГАЛЬНЕННЯ

Світло для рослинних організмів виступає не тільки джерелом енергії для біосинтетичних процесів, але й фактором, що регулює процеси росту та розвитку рослин на різних рівнях, починаючи з клітинного, та з залученням інших регуляторних систем, окрім фоторецепторної, таких як трофічна, фітогормональна, антиоксидантна тощо. Окремим фактором, який впливає на реакцію рослин на опромінення світлом є фотоперіодична реакція. Дослідження індуктивного впливу світла на ростові процеси проростків з різною ФПР є важливим для розуміння механізмів впливу активації фоторецепторів на біохімічні та біосинтетичні процеси у проростках, що й призводять до змін росту та розвитку рослин.

У наших дослідження домінуючим спектром на ростові процеси проростків ДДР гороху посівного було зелене світло. За літературними даними, ймовірними фоторецепторами ЗС є фоторецептори ЧС та СС – фітохроми, криптохроми та, можливо, фототропіни. За опромінення ЗС у проростках ДДР гороху посівного спостерігається збільшення довжини усіх осьових органів проростків, порівняно з темновим контролем, що ми можемо пов'язати з індукованою криптохромами «реакцією уникнення тіні». За дії ЗС також спостерігається збільшення біомаси осьових органів досліджуваних проростків. За опромінення ЗС також спостерігається збільшена проліферативна активність клітин корневих меристем на третій день опромінення, але надалі, незважаючи на продовження впливу, ефект ЗС спадає, а наприкінці досліду не спостерігається відмінностей з контролем. У дослідженнях не спостерігається значних змін за впливу ЗС на морфогенетичні процеси надземної досліджуваних проростків, на які впливає лише опромінення ЧС, але розвиток підземної частини зазнає стимулюючої дії саме за впливу ЗС.

В основі ростових процесів зазвичай лежать біосинтетичні процеси, які характеризуються у тому числі й вмістом розчинних вуглеводів та білків, які в основному представлені ферментами. В осьових органах проростків ДДР

гороху збільшення вмісту розчинних вуглеводів за дії ЗС відбувались за рахунок олігоцукрів – транспортних форм вуглеводів. У кореневій системі одночасно відбувалося зниження вмісту моноцукрів, що ми можемо пов'язати з збільшеною активність метаболічних процесів за опромінення. Також спостерігається неістотне зменшення кількості розчинного білку у тканинах проростка. За опромінення ЗС у надземній частині проростків ДДР гороху спостерігається зменшення активності ІОК та АБК, коли у підземній частині спостерігається збільшення активності тільки ІОК. Вміст перекису водню зазнавав збільшення за дії ЗС лише у надземній частині, коли у кореневій частині не спостерігалось значної реакції на опромінення. Можливо через збільшену кількість субстрату, у надземній частині також спостерігалось збільшення активності ферментів АОС – пероксидази та каталази, коли у кореневій системі за дії ЗС відбувалося зниження активності каталази.

У проростків КДР сої культурної найбільш-виражені реакції спостерігалися за дії ЧС та СС. За опромінення СС спостерігалось збільшення довжини осьових органів проростків, у той час коли на біомасу проростків мало вплив опромінення ЧС. У наших дослідженнях була продемонстрована чутливість корневих меристематичних клітин до опромінення ЧС та СС. За дії цих спектрів відбувається розкриття сім'ядолей, хоча більший ефект був за опромінення ЧС, збільшення діаметру кореневої шийки та збільшення кількості бічних коренів. Тобто фоторецептори ЧС та СС приймають участь у регуляції морфогенетичних процесів проростків КДР сої культурної.

При цьому не спостерігається значних змін вмісту розчинних вуглеводів у досліджуваних проростках за опромінення світлом цих спектрів. На вміст цукрів у проростках КДР сої культурної, як і на проростки ДДР гороху, впливало опромінення ЗС – протилежним чином. На відміну від ДДР проростків гороху, на вміст білків у проростках КДР сої опромінення ЧС та СС суттєво впливало – сприяло збільшенню кількості розчинного білку в

осьових органах. На активність ІОК та АБК у проростках впливало лише опромінення СС. Активність АБК в обох частинах проростків знижувалася за дії СС, у той час коли, як і у проростках ДДР гороху, активність ІОК у надземній частині за опромінення СС зменшувалася, а у підземній частині – збільшувалася. На вміст перекису водню також впливало в основному опромінення СС, хоча у підземній частині також спостерігалось збільшення вмісту за опромінення ЧС. Збільшення вмісту перекису водню за опромінення ЧС та СС частково можливо пояснити зменшенням активності ферментів, які приймають участь у його розкладанні – пероксидази та каталази, хоча у підземній частині опромінення не впливало на активність ферментів.

Відомо, що у фотоперіодично-нечутливих проростках сої культурної Е-гени, які є генами фотоперіодичної чутливості, знаходяться у рецесивному стані. Одними з цих генів є *E3* та *E4*, які є також генами, що кодують *phyA*, який виступає фоторецептором, що сприймає світловий сигнал невеликої інтенсивності видимого світла. Через це ми припускаємо, що нечутливість проростків НДР до опромінення світлом деяких спектрів або відсутність специфічної реакції на опромінення селективним світлом різного спектру пов'язана саме з рецесивним станом генів *E3* та *E4*.

За результатами наших досліджень, опромінення ЧС та СС призводило до змін довжини осьових органів, а зміни біомаси відбувалися лише у кореневій системі за опромінення ЧС. У проростків НДР була продемонстрована відсутність чутливості корневих меристематичних клітин до опромінення селективним світлом. Також, на відміну від проростків КДР сої, лише за дії ЧС та СС спостерігалось збільшення частки проростків з розкритими сім'ядолями, та була відсутність реакції на опромінення ЗС. Також, на відміну від проростків КДР сої, спостерігається збільшення діаметру кореневої шийки проростків та кількості бічних коренів лише за опромінення ЧС.

Вміст розчинних вуглеводів у проростках НДР сої культурної зменшувався за опромінення селективним світлом у надземній частині проростку та водночас збільшувався у кореневій частині. Оскільки при цьому загальний вміст вуглеводів змінювався неістотно, ми припускаємо, що зміни вмісту в осьових органах проростків пов'язані лише з перерозподілом вуглеводів, а не їх додатковим синтезом. На відміну від інших процесів у проростках НДР сої культурної, на вміст розчинного білку найбільший ефект мало опромінення ЗС, хоча вплив за опромінення ЧС та СС також спостерігався. На активність ІОК також впливало опромінення СС, коли на активність АБК в осьових органах опромінення селективним світлом не впливало. Також не спостерігалось зміни вмісту перекису водню за дії селективного світла. На активність пероксидази впливало опромінення СС – у надземній частині, та ЧС – у підземній, у той час коли на активність каталази опромінення селективним світлом не впливало. Таким чином, окремі аспекти біохімічних процесів у проростках НДР не підлягають фоторецепторному контролю за фотоіндуктивного впливу, що ми можемо пов'язати саме з фотоперіодично-нейтральною реакцією.

За культивування проростків в умовах світлокультури, світло виступає джерелом енергії для біосинтетичних та морфологічних процесів. За вирощування в умовах світлокультури ростова реакція проростків була однаковою, незалежно від фотоперіодичної реакції рослин. За опромінення ЗС та СС спостерігалось видовження проростків, коли реакція на опромінення ЧС була подібною до контролю – вирощування за дії БС, що ми можемо пов'язати з регуляторною дією саме фітохромної системи. Суха біомаса проростків з різною ФПР за опромінення селективним світлом була різною, хоча була продемонстрована чутливість фотоперіод-чутливих проростків до опромінення світлом усіх досліджуваних спектрів та нечутливість НДР проростків до опромінення ЗС.

Оскільки за вирощування в умовах світлокультури проростки переходили на автотрофне живлення, спостерігалось збільшення частки

моноцукрів у проростках. Зміни вмісту розчинних вуглеводів відбувалися за дії селективного світла у всіх досліджуваних проростків, незалежно від їх ФПР. Зниження вмісту вуглеводів за опромінення селективним світлом можливо пов'язано із зниженою активністю фотосинтезу, через нестачу світла окремих спектрів. При цьому, як і у дослідженнях індуктивної дії світла, у пагонах проростків ДДР гороху посівного та КДР сої культурної реакція на опромінення ЗС була протилежною. За культивування проростків в умовах світлокультури спостерігалось також збільшення частки розчинних білків у надземній частині, що можливо пов'язано з збільшенням вмісту основного ферменту фотосинтезу РУБІСКО, а отже, й переходом проростків до фотосинтезу. При цьому спостерігається специфічність реакції на опромінення селективним світлом проростків з різною ФПР: у проростках ДДР гороху збільшувався загальний вміст білків за опромінення ЗС, у проростків КДР сої – зменшувався за дії ЧС та СС, а у проростках НДР сої – збільшувався за дії ЧС.

Активність фітогормонів у надземній частині досліджуваних змінювалась за дії опромінення світлом усіх досліджуваних спектрів, а у підземній частині спостерігався вплив світла конкретного спектра на активність ІОК та АБК: на проростки ДДР гороху впливало опромінення СС, на проростки КДР сої культурної – ЗС та СС, а на проростки НДР сої культурної – лише ЧС та лише на активність ІОК. Вміст перекису водню у проростках змінювався у фотоперіод-чутливих рослинах за опромінення селективним світлом окремого спектру, коли у проростках НДР сої кількість перекису водню за опромінення селективним світлом була однаковою, змінювався лише розподіл між осьовими органами. Активність ферментів АОС при цьому також зазнавала змін за дії селективного світла.

Таким чином, за культивування проростків в умовах світлокультури, фотоперіодична реакція рослин не грає значної ролі у ростових, морфогенетичних та біосинтетичних процесах на ранніх етапах онтогенезу. Можливо, на ранніх етапах розвитку за тривалого вирощування під

опроміненням LED-матриць різного спектру основну роль світло відіграє не за рахунок фоторецепторної регуляції росту та розвитку проростків, а за рахунок енергетичного забезпечення фотосинтезу, що у свою чергу приймає участь у контролі інших метаболічних процесів.

ВИСНОВКИ

У дисертаційній роботі проведено комплексне дослідження фотоопромінення трьох спектрів (ЧС $\lambda = 660$ нм, ЗС $\lambda = 530$ нм, СС $\lambda = 450$ нм) на взаємозв'язок ростових, морфогенетичних та біосинтетичних процесів в осьових органах етиольованих проростків бобових рослин з різною фотоперіодичною реакцією. Встановлено, що біологічні ефекти ростових та біосинтетичних процесів на фотоіндуктивний вплив селективного світла залежать від фотоперіодичної реакції рослин та проявляються вже на ранніх етапах їх онтогенетичного розвитку.

1. Опромінення селективним світлом призводить до зміни проліферативної активності меристематичних клітин корневих меристем фотоперіодично чутливих проростків представників Бобових. У проростках ДДР гороху посівного біологічні ефекти проявляються за опромінення ЧС $\lambda = 660$ нм та ЗС $\lambda = 530$ нм, у проростках КДР сої культурної - за опромінення ЧС $\lambda = 660$ нм та СС $\lambda = 450$ нм. На проліферативну активність корневих меристем проростків НДР сої культурної опромінення селективним світлом не впливає.

2. Ростова реакція етиольованих проростків на фотоопромінення залежить від їх фотоперіодичної чутливості. У проростків ДДР гороху максимальний ефект проявляється за опромінення ЗС $\lambda = 530$ нм, у проростках КДР сої культурної – за фотовпливу світла всіх досліджуваних спектрів, у етиольованих проростках НДР сої ростова реакція не залежить від фотоактивації селективним світлом. Реакції фотоморфогенезу не залежать від ФПР проростків та активуються за опромінення ЧС $\lambda = 660$ нм у всіх екологічних груп рослин.

3. Встановлено протилежний вплив фотоопромінення на вміст основних метаболітів – водорозчинних вуглеводів та білків у проростків контрастних фотоперіодичних груп. Фотоопромінення зеленим світлом $\lambda = 530$ нм призводить до різноспрямованих ефектів у вмісті розчинних вуглеводів у фотоперіодично чутливих рослин - сприяє збільшенню їх вмісту

у проростках ДДР гороху сорту Меценат та зниженню у проростках КДР сої сорту Хаджибей. Вміст білка у проростках ДДР за дії досліджуваних спектрів істотно не змінюється, у проростках КДР та НДР суттєво зростає за впливу ЧС $\lambda = 660$ нм та СС $\lambda = 450$ нм.

4. Виявлено, що активність фітогормонів зазнає змін за фотоіндукції селективним світлом у осьових органах проростків. Активність ІОК в етиольованих проростках представників Бобових з різною ФПР змінюється за опромінення ЗС $\lambda = 530$ нм та СС $\lambda = 450$ нм односпрямовано в надземній та підземній частині проростка. На активність АБК мало вплив фотоопромінення лише у проростках фотоперіодично чутливих рослин.

5. Компоненти АОС реагують на дію селективного світла залежно від фотоперіодичної реакції проростків. Вміст сигнальної молекули H_2O_2 , що пов'язує світловий та фітогормональний сигналінг в рослинному організмі, в проростках ДДР гороху посівного збільшується за опромінення ЗС $\lambda = 530$ нм та СС $\lambda = 450$ нм, у проростках КДР сої культурної – за фотоопромінення всіх досліджуваних спектрів, в проростках НДР сої культурної істотні зміни не виявлено.

6. За вирощування рослин в умовах світлокультури світло виступає не тільки регуляторним фактором, але й джерелом енергії. На ранніх етапах онтогенезу фотоперіодична реакція досліджуваних рослин не впливає на ростові процеси - фотоопромінення ЗС $\lambda = 530$ нм та СС $\lambda = 450$ нм призводить до видовження пагону у всіх досліджуваних проростків. Спостерігається збільшення моноцукрів та розчинних білків у гіпокотилах, зміна активності фітогормонів та компонентів АОС за фотовпливу світла всіх досліджуваних спектрів. У НДР проростків сої відсутня специфічність реакції на опромінення селективним світлом різного спектру.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Sulima, A. S., & Zhukov, V. A. (2022). War and Peas: Molecular bases of resistance to powdery mildew in pea (*Pisum sativum* L.) and other legumes. *Plants*, 11(3), 339.
2. González, A. M., Pesqueira, A. M., García, L., & Santalla, M. (2023). Effects of Photoperiod and Drought on Flowering and Growth Development of Protein-Rich Legumes under Atlantic Environments. *Agronomy*, 13(4), 1025.
3. Briggs, W. R., & Olney, M. A. (2001). Photoreceptors in plant photomorphogenesis to date. Five phytochromes, two cryptochromes, one phototropin, and one superchrome. *Plant physiology*, 125(1), 85-88.
4. Gangappa, S. N., & Botto, J. F. (2016). The multifaceted roles of HY5 in plant growth and development. *Molecular plant*, 9(10), 1353-1365.
5. Тимошенко, В. Ф., & Жмурко, В. В. (2014). Вплив червоного світла на ростові процеси та активність ауксинів, гіберелінів та абсцизової кислоти в листі ізогенних за генами Е ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.). Вісник Харківського національного університету імені ВН Каразіна. Серія: Біологія, (23), 29-35.
6. Андрійчук, В. А. (2001). Одночасне використання різноспектральних ламп в опромінювальних пристроях для світлокультури рослин. Вісник Тернопільського державного технічного університету, 6(3), 103-108.
7. Han, Y. J., Song, P. S., & Kim, J. L. (2007). Phytochrome-mediated photomorphogenesis in plants. *Journal of Plant Biology*, 50, 230-240.
8. Franklin, K. A. (2009). Light and temperature signal crosstalk in plant development. *Current opinion in plant biology*, 12(1), 63-68.
9. Zhang, T., Maruhnich, S. A., & Folta, K. M. (2011). Green light induces shade avoidance symptoms. *Plant physiology*, 157(3), 1528-1536.
10. Teixeira, R. T. (2020). Distinct responses to light in plants. *Plants*, 9(7), 894.
11. Franklin, K. A., & Quail, P. H. (2010). Phytochrome functions in Arabidopsis development. *Journal of experimental botany*, 61(1), 11-24.

12. Josse, E. M., & Halliday, K. J. (2008). Skotomorphogenesis: the dark side of light signalling. *Current Biology*, 18(24), R1144-R1146.
13. Paradiso, R., & Proietti, S. (2022). Light-quality manipulation to control plant growth and photomorphogenesis in greenhouse horticulture: The state of the art and the opportunities of modern LED systems. *Journal of Plant Growth Regulation*, 41(2), 742-780.
14. Monostori, I., Heilmann, M., Kocsy, G., Rakszegi, M., Ahres, M., Altenbach, S. B., ... & Darko, É. (2018). LED lighting–modification of growth, metabolism, yield and flour composition in wheat by spectral quality and intensity. *Frontiers in Plant Science*, 9, 605.
15. Butler WL, Norris KH, Seigelman HW, Hendricks SB (1959). Detection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 45:1703–8
16. Rockwell, N. C., Su, Y. S., & Lagarias, J. C. (2006). Phytochrome structure and signaling mechanisms. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 57, 837-858.
17. Rockwell, N. C., & Lagarias, J. C. (2010). A brief history of phytochromes. *ChemPhysChem*, 11(6), 1172-1180.
18. Vierstra, R. D. (1993). Illuminating Phytochrome Functions (There Is Light at the End of the Tunnel). *Plant Physiology*, 103(3), 679.
19. Nagatani, A. (2010). Phytochrome: structural basis for its functions. *Current opinion in plant biology*, 13(5), 565-570.
20. Chen M, Tao Y, Lim J, Shaw A, Chory J. (2005). Regulation of phytochrome B nuclear localization through light-dependent unmasking of nuclear-localization signals. *Curr. Biol.* 15:637–42
21. Li, J., Li, G., Wang, H., & Deng, X. W. (2011). Phytochrome signaling mechanisms. *The Arabidopsis Book/American Society of Plant Biologists*, 9.
22. Ulijasz, A. T., & Vierstra, R. D. (2011). Phytochrome structure and photochemistry: recent advances toward a complete molecular picture. *Current opinion in plant biology*, 14(5), 498-506.

23. Quail, P. H. (1997). An emerging molecular map of the phytochromes. *Plant, Cell & Environment*, 20(6), 657-665.
24. Tepperman, J. M., Hwang, Y. S., & Quail, P. H. (2006). phyA dominates in transduction of red-light signals to rapidly responding genes at the initiation of *Arabidopsis* seedling de-etiolation. *The Plant Journal*, 48(5), 728-742.
25. Kami, C., Lorrain, S., Hornitschek, P., & Fankhauser, C. (2010). Light-regulated plant growth and development. *Current topics in developmental biology*, 91, 29-66.
26. Hisada, A., Hanzawa, H., Weller, J. L., Nagatani, A., Reid, J. B., & Furuya, M. (2000). Light-induced nuclear translocation of endogenous pea phytochrome A visualized by immunocytochemical procedures. *The Plant Cell*, 12(7), 1063-1078.
27. Kim, L., Kircher, S., Toth, R., Adam, E., Schäfer, E., & Nagy, F. (2000). Light-induced nuclear import of phytochrome-A: GFP fusion proteins is differentially regulated in transgenic tobacco and *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 22(2), 125-133.
28. Lin, R., Ding, L., Casola, C., Ripoll, D. R., Feschotte, C., & Wang, H. (2007). Transposase-derived transcription factors regulate light signaling in *Arabidopsis*. *Science*, 318(5854), 1302-1305.
29. Saijo, Y., Sullivan, J. A., Wang, H., Yang, J., Shen, Y., Rubio, V., ... & Deng, X. W. (2003). The COP1-SPA1 interaction defines a critical step in phytochrome A-mediated regulation of HY5 activity. *Genes & Development*, 17(21), 2642-2647.
30. Kircher, S., Kozma-Bognár, L., Kim, L., Adam, E., Harter, K., Schäfer, E., & Nagy, F. (1999). Light quality-dependent nuclear import of the plant photoreceptors phytochrome A and B. *The Plant Cell*, 11(8), 1445-1456.
31. Kircher, S., Gil, P., Kozma-Bognár, L., Fejes, E., Speth, V., Husselstein-Muller, T., ... & Nagy, F. (2002). Nucleocytoplasmic partitioning of the plant photoreceptors phytochrome A, B, C, D, and E is regulated differentially by light and exhibits a diurnal rhythm. *The Plant Cell*, 14(7), 1541-1555.

32. Zheng, X., Wu, S., Zhai, H., Zhou, P., Song, M., Su, L., ... & Yang, J. (2013). Arabidopsis phytochrome B promotes SPA1 nuclear accumulation to repress photomorphogenesis under far-red light. *The Plant Cell*, 25(1), 115-133.
33. Mazzella, M. A., Arana, M. V., Staneloni, R. J., Perelman, S., Rodriguez Batiller, M. J., Muschietti, J., ... & Casal, J. J. (2005). Phytochrome control of the Arabidopsis transcriptome anticipates seedling exposure to light. *The Plant Cell*, 17(9), 2507-2516.
34. Osterlund, M. T., Wei, N., & Deng, X. W. (2000). The roles of photoreceptor systems and the COP1-targeted destabilization of HY5 in light control of Arabidopsis seedling development. *Plant Physiology*, 124(4), 1520-1524.
35. Holm, M., Ma, L. G., Qu, L. J., & Deng, X. W. (2002). Two interacting bZIP proteins are direct targets of COP1-mediated control of light-dependent gene expression in Arabidopsis. *Genes & development*, 16(10), 1247-1259.
36. Laubinger, S., Fittinghoff, K., & Hoecker, U. (2004). The SPA quartet: a family of WD-repeat proteins with a central role in suppression of photomorphogenesis in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 16(9), 2293-2306.
37. Benhamed, M., Bertrand, C., Servet, C., & Zhou, D. X. (2006). Arabidopsis GCN5, HD1, and TAF1/HAF2 interact to regulate histone acetylation required for light-responsive gene expression. *The Plant Cell*, 18(11), 2893-2903.
38. van Zanten, M., Tessadori, F., McLoughlin, F., Smith, R., Millenaar, F. F., van Driel, R., ... & Fransz, P. (2010). Photoreceptors CRYTOCHROME2 and phytochrome B control chromatin compaction in Arabidopsis. *Plant physiology*, 154(4), 1686-1696.
39. van Zanten, M., Tessadori, F., Peeters, A. J., & Fransz, P. (2012). Shedding light on large-scale chromatin reorganization in Arabidopsis thaliana. *Molecular plant*, 5(3), 583-590.
40. Jang, I. C., Chung, P. J., Hemmes, H., Jung, C., & Chua, N. H. (2011). Rapid and reversible light-mediated chromatin modifications of Arabidopsis phytochrome A locus. *The Plant Cell*, 23(2), 459-470.

41. Tessadori, F., van Zanten, M., Pavlova, P., Clifton, R., Pontvianne, F., Snoek, L. B., ... & Peeters, A. J. (2009). Phytochrome B and histone deacetylase 6 control light-induced chromatin compaction in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Genetics*, 5(9), e1000638.
42. Cantón, F. R., & Quail, P. H. (1999). Both phyA and phyB mediate light-imposed repression of PHYA gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 121(4), 1207-1215.
43. Jang, I. C., Chung, P. J., Hemmes, H., Jung, C., & Chua, N. H. (2011). Rapid and reversible light-mediated chromatin modifications of *Arabidopsis* phytochrome A locus. *The Plant Cell*, 23(2), 459-470.
44. Sharrock, R. A., & Quail, P. H. (1989). Novel phytochrome sequences in *Arabidopsis thaliana*: structure, evolution, and differential expression of a plant regulatory photoreceptor family. *Genes & development*, 3(11), 1745-1757.
45. Akiko Baba-Kasai, Hara, N., & Takano, M. (2014). Tissue-specific and light-dependent regulation of phytochrome gene expression in rice. *Plant, Cell & Environment*, 37(12), 2654-2666.
46. Feng, C. M., Qiu, Y., Van Buskirk, E. K., Yang, E. J., & Chen, M. (2014). Light-regulated gene repositioning in *Arabidopsis*. *Nature communications*, 5(1), 3027.
47. Borthwick, H. A., Hendricks, S. B., Parker, M. W., Toole, E. H., & Toole, V. K. (1952). A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 38(8), 662-666.
48. Milberg, P., Andersson, L., & Thompson, K. (2000). Large-seeded spices are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed science research*, 10(1), 99-104.
49. Sharrock, R. A., & Clack, T. (2002). Patterns of expression and normalized levels of the five *Arabidopsis* phytochromes. *Plant physiology*, 130(1), 442-456.
50. Parks, B. M. (2003). The red side of photomorphogenesis. *Plant physiology*, 133(4), 1437-1444.

51. Eskins, K. (1992). Light-quality effects on *Arabidopsis* development. Red, blue and far-red regulation of flowering and morphology. *Physiologia Plantarum*, 86(3), 439-444.
52. Franklin, K. A., & Whitelam, G. C. (2005). Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. *Annals of botany*, 96(2), 169-175.
53. Spaninks, K., Van Lieshout, J., Van Ieperen, W., & Offringa, R. (2020). Regulation of early plant development by red and blue light: A comparative analysis between *Arabidopsis thaliana* and *Solanum lycopersicum*. *Frontiers in Plant Science*, 11, 599982.
54. Barker-Bridgers, M., Ribnicky, D. M., Cohen, J. D., & Jones, A. M. (1998). Red-light-regulated growth: Changes in the abundance of indoleacetic acid in the maize (*Zea mays* L.) mesocotyl. *Planta*, 204, 207-211.
55. Hogewoning, S. W., Trouwborst, G., Maljaars, H., Poorter, H., van Ieperen, W., & Harbinson, J. (2010). Blue light dose-responses of leaf photosynthesis, morphology, and chemical composition of *Cucumis sativus* grown under different combinations of red and blue light. *Journal of experimental botany*, 61(11), 3107-3117.
56. Banerjee, R., Schleicher, E., Meier, S., Viana, R. M., Pokorny, R., Ahmad, M., ... & Batschauer, A. (2007). The signaling state of *Arabidopsis* cryptochrome 2 contains flavin semiquinone. *Journal of biological chemistry*, 282(20), 14916-14922.
57. Frechilla, S., Talbott, L. D., Bogomolni, R. A., & Zeiger, E. (2000). Reversal of blue light-stimulated stomatal opening by green light. *Plant and Cell Physiology*, 41(2), 171-176.
58. Folta, K. M., & Maruhnich, S. A. (2007). Green light: a signal to slow down or stop. *Journal of experimental botany*, 58(12), 3099-3111.
59. Frechilla, S., Zhu, J., Talbott, L. D., & Zeiger, E. (1999). Stomata from *npq1*, a zeaxanthin-less *Arabidopsis* mutant, lack a specific response to blue light. *Plant and Cell Physiology*, 40(9), 949-954.

60. Pédrón, J., Thiery, L., Agnes, C., Simond-Côte, E., Costa, C., Lobstein, E., & Kraepiel, Y. (2004). Polar auxin transport is required for the inhibition by blue light of the elongation-related LeEXT tomato gene. *Plant growth regulation*, 42, 113-123.
61. Steinitz, B., Ren, Z., & Poff, K. L. (1985). Blue and green light-induced phototropism in *Arabidopsis thaliana* and *Lactuca sativa* L. seedlings. *Plant Physiology*, 77(1), 248-251.
62. Goggin, D. E., Steadman, K. J., & Powles, S. B. (2008). Green and blue light photoreceptors are involved in maintenance of dormancy in imbibed annual ryegrass (*Lolium rigidum*) seeds. *New Phytologist*, 180(1), 81-89.
63. Johkan, M., Shoji, K., Goto, F., Hahida, S. N., & Yoshihara, T. (2012). Effect of green light wavelength and intensity on photomorphogenesis and photosynthesis in *Lactuca sativa*. *Environmental and Experimental Botany*, 75, 128-133.
64. Klein, R. M. (1979). Reversible effects of green and orange-red radiation on plant cell elongation. *Plant Physiology*, 63(1), 114-116.
65. Muneer, S., Kim, E. J., Park, J. S., & Lee, J. H. (2014). Influence of green, red and blue light emitting diodes on multiprotein complex proteins and photosynthetic activity under different light intensities in lettuce leaves (*Lactuca sativa* L.). *International journal of molecular sciences*, 15(3), 4657-4670.
66. Pardo, G. P., Aguilar, C. H., Martínez, F. R., Pacheco, A. D., González, C. M., & Canseco, M. M. (2014). Effects of light emitting diode high intensity on growth of lettuce (*Lactuca sativa* L.) and broccoli (*Brassica oleracea* L.) seedlings. *Annual Research & Review in Biology*, 2983-2994.
67. Lin, C. (2000). Plant blue-light receptors. *Trends in plant science*, 5(8), 337-342.
68. Yu, X., Liu, H., Klejnot, J., & Lin, C. (2010). The cryptochrome blue light receptors. *The Arabidopsis Book/American Society of Plant Biologists*, 8.
69. Christie, J. M. (2007). Phototropin blue-light receptors. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 58, 21-45.
70. Schultz, T. F. (2005). The ZEITLUPE family of putative photoreceptors. *Handbook of Photosensory Receptors*, 337-347.

71. Hernández, R., & Kubota, C. (2016). Physiological responses of cucumber seedlings under different blue and red photon flux ratios using LEDs. *Environmental and experimental botany*, 121, 66-74.
72. Dougher, T. A., & Bugbee, B. (2004). Long-term blue light effects on the histology of lettuce and soybean leaves and stems. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 129(4), 467-472.
73. Colquhoun, T. A., Schwieterman, M. L., Gilbert, J. L., Jaworski, E. A., Langer, K. M., Jones, C. R., ... & Folta, K. M. (2013). Light modulation of volatile organic compounds from petunia flowers and select fruits. *Postharvest Biology and Technology*, 86, 37-44.
74. Olle, M., & Viršile, A. (2013). The effects of light-emitting diode lighting on greenhouse plant growth and quality. *Agricultural and food science*, 22(2), 223-234.
75. Zhang, S., Zhang, L., Zou, H., Qiu, L., Zheng, Y., Yang, D., & Wang, Y. (2021). Effects of light on secondary metabolite biosynthesis in medicinal plants. *Frontiers in plant science*, 12, 781236.
76. Mustilli, A. C., Fenzi, F., Ciliento, R., Alfano, F., & Bowler, C. (1999). Phenotype of the tomato high pigment-2 mutant is caused by a mutation in the tomato homolog of DEETIOLATED1. *The Plant Cell*, 11(2), 145-157.
77. Samuolienė, G., Brazaitytė, A., Sirtautas, R., Novičkovas, A., & Duchovskis, P. (2011). Supplementary red-LED lighting affects phytochemicals and nitrate of baby leaf lettuce. *Journal of Food, Agriculture and Environment*, 9(3-4), 271-274.
78. Samuolienė, G., Sirtautas, R., Brazaitytė, A., Viršilė, A., & Duchovskis, P. (2012). Supplementary red-LED lighting and the changes in phytochemical content of two baby leaf lettuce varieties during three seasons. *J Food Agric Environ*, 10(3-4), 701-706.
79. Xu, F., Guo, W., Xu, W., Wei, Y., & Wang, R. (2009). Leaf morphology correlates with water and light availability: what consequences for simple and compound leaves?. *Progress in Natural Science*, 19(12), 1789-1798.

80. Pham, M. D., Hwang, H., Park, S. W., Cui, M., Lee, H., & Chun, C. (2019). Leaf chlorosis, epinasty, carbohydrate contents and growth of tomato show different responses to the red/blue wavelength ratio under continuous light. *Plant Physiology and Biochemistry*, 141, 477-486.
81. Zahedi, S. M., & Sarikhani, H. (2017). The effect of end of day far-red light on regulating flowering of short-day strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duch. cv. Paros) in a long-day situation. *Russian Journal of Plant Physiology*, 64, 83-90.
82. Zhong, Y., Wang, L., Ma, Z., & Du, X. (2022). Physiological responses and transcriptome analysis of *Spirodela polyrhiza* under red, blue, and white light. *Planta*, 255, 1-15.
83. Shi, L., Cao, S., Shao, J., Chen, W., Yang, Z., & Zheng, Y. (2016). Chinese bayberry fruit treated with blue light after harvest exhibit enhanced sugar production and expression of cryptochrome genes. *Postharvest Biology and Technology*, 111, 197-204.
84. González, C. V., Fanzone, M. L., Cortés, L. E., Bottini, R., Lijavetzky, D. C., Ballaré, C. L., & Boccalandro, H. E. (2015). Fruit-localized photoreceptors increase phenolic compounds in berry skins of field-grown *Vitis vinifera* L. cv. Malbec. *Phytochemistry*, 110, 46-57.
85. Li, Q., & Kubota, C. (2009). Effects of supplemental light quality on growth and phytochemicals of baby leaf lettuce. *Environmental and Experimental Botany*, 67(1), 59-64.
86. Kim, K., Kook, H., Jang, Y., Lee, W., Kamala-Kannan, S., Chae, J., & Lee, K. (2013). The effect of blue-light-emitting diodes on antioxidant properties and resistance to *Botrytis cinerea* in tomato. *Journal of Plant Pathology and Microbiology*, 4(9).
87. Maffei, M., & Scannerini, S. (1999). Photomorphogenic and chemical responses to blue light in *Mentha piperita*. *Journal of Essential Oil Research*, 11(6), 730-738.
88. Blair, M. F., Kokabian, B., & Gude, V. G. (2014). Light and growth medium effect on *Chlorella vulgaris* biomass production. *Journal of environmental chemical engineering*, 2(1), 665-674.

89. Bantis, F., Smirnakou, S., Ouzounis, T., Koukounaras, A., Ntagkas, N., & Radoglou, K. (2018). Current status and recent achievements in the field of horticulture with the use of light-emitting diodes (LEDs). *Scientia Horticulturae*, 235, 437-451.
90. Bian, Z., Cheng, R., Wang, Y., Yang, Q., & Lu, C. (2018). Effect of green light on nitrate reduction and edible quality of hydroponically grown lettuce (*Lactuca sativa* L.) under short-term continuous light from red and blue light-emitting diodes. *Environmental and Experimental Botany*, 153, 63-71.
91. Samuolienė, G., Sirtautas, R., Brazaitytė, A., & Duchovskis, P. (2012). LED lighting and seasonality effects antioxidant properties of baby leaf lettuce. *Food chemistry*, 134(3), 1494-1499.
92. Carvalho, S. D., Schwieterman, M. L., Abrahan, C. E., Colquhoun, T. A., & Folta, K. M. (2016). Light quality dependent changes in morphology, antioxidant capacity, and volatile production in sweet basil (*Ocimum basilicum*). *Frontiers in plant science*, 7, 1328.
93. Zhang, T., Shi, Y., Piao, F., & Sun, Z. (2018). Effects of different LED sources on the growth and nitrogen metabolism of lettuce. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 134, 231-240.
94. Viršilė, A., Brazaitytė, A., Vaštakaitė-Kairienė, V., Miliauskienė, J., Jankauskienė, J., Novičkovas, A., ... & Samuolienė, G. (2020). The distinct impact of multi-color LED light on nitrate, amino acid, soluble sugar and organic acid contents in red and green leaf lettuce cultivated in controlled environment. *Food chemistry*, 310, 125799.
95. Van Buskirk, E. K., Decker, P. V., & Chen, M. (2012). Photobodies in light signaling. *Plant physiology*, 158(1), 52-60.
96. Wang, P., Abid, M. A., Qanmber, G., Askari, M., Zhou, L., Song, Y., ... & Zhang, R. (2022). Photomorphogenesis in plants: The central role of phytochrome interacting factors (PIFs). *Environmental and Experimental Botany*, 194, 104704.
97. Leivar, P., & Quail, P. H. (2011). PIFs: pivotal components in a cellular signaling hub. *Trends in plant science*, 16(1), 19-28.

98. Lau, O. S., & Deng, X. W. (2012). The photomorphogenic repressors COP1 and DET1: 20 years later. *Trends in plant science*, 17(10), 584-593.
99. Pham, V. N., Kathare, P. K., & Huq, E. (2018). Phytochromes and phytochrome interacting factors. *Plant physiology*, 176(2), 1025-1038.
100. Lee, N., & Choi, G. (2017). Phytochrome-interacting factor from Arabidopsis to liverwort. *Current Opinion in Plant Biology*, 35, 54-60.
101. Khanna, R., Huq, E., Kikis, E. A., Al-Sady, B., Lanzatella, C., & Quail, P. H. (2004). A novel molecular recognition motif necessary for targeting photoactivated phytochrome signaling to specific basic helix-loop-helix transcription factors. *The Plant Cell*, 16(11), 3033-3044.
102. Jeong, J., & Choi, G. (2013). Phytochrome-interacting factors have both shared and distinct biological roles. *Molecules and cells*, 35, 371-380.
103. Oh, E., Kim, J., Park, E., Kim, J. I., Kang, C., & Choi, G. (2004). PIL5, a phytochrome-interacting basic helix-loop-helix protein, is a key negative regulator of seed germination in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Cell*, 16(11), 3045-3058.
104. Kumar, S. V., Lucyshyn, D., Jaeger, K. E., Alós, E., Alvey, E., Harberd, N. P., & Wigge, P. A. (2012). Transcription factor PIF4 controls the thermosensory activation of flowering. *Nature*, 484(7393), 242-245.
105. Galvão, V. C., Fiorucci, A. S., Trevisan, M., Franco-Zorilla, J. M., Goyal, A., Schmid-Siebert, E., ... & Fankhauser, C. (2019). PIF transcription factors link a neighbor threat cue to accelerated reproduction in *Arabidopsis*. *Nature Communications*, 10(1), 4005.
106. Todaka, D., Nakashima, K., Maruyama, K., Kidokoro, S., Osakabe, Y., Ito, Y., ... & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2012). Rice phytochrome-interacting factor-like protein OsPIL1 functions as a key regulator of internode elongation and induces a morphological response to drought stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(39), 15947-15952.
107. Leivar, P., Monte, E., Al-Sady, B., Carle, C., Storer, A., Alonso, J. M., ... & Quail, P. H. (2008). The *Arabidopsis* phytochrome-interacting factor PIF7, together with

- PIF3 and PIF4, regulates responses to prolonged red light by modulating phyB levels. *The Plant Cell*, 20(2), 337-352.
108. Casal, J. J. (2013). Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade. *Annual review of plant biology*, 64, 403-427.
109. Boccalandro, H. E., Rossi, M. C., Saijo, Y., Deng, X. W., & Casal, J. J. (2004). Promotion of photomorphogenesis by COP1. *Plant molecular biology*, 56, 905-915.
110. Ma, L., Gao, Y., Qu, L., Chen, Z., Li, J., Zhao, H., & Deng, X. W. (2002). Genomic evidence for COP1 as a repressor of light-regulated gene expression and development in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 14(10), 2383-2398.
111. Dornan, D., Wertz, I., Shimizu, H., Arnott, D., Frantz, G. D., Dowd, P., ... & Dixit, V. M. (2004). The ubiquitin ligase COP1 is a critical negative regulator of p53. *Nature*, 429(6987), 86-92.
112. Holtan, H. E., Bandong, S., Marion, C. M., Adam, L., Tiwari, S., Shen, Y., ... & Khanna, R. (2011). BBX32, an *Arabidopsis* B-Box protein, functions in light signaling by suppressing HY5-regulated gene expression and interacting with STH2/BBX21. *Plant physiology*, 156(4), 2109-2123.
113. Kathare, P. K., Xu, X., Nguyen, A., & Huq, E. (2020). A COP1-PIF-HEC regulatory module fine-tunes photomorphogenesis in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 104(1), 113-123.
114. Jang, I. C., Henriques, R., Seo, H. S., Nagatani, A., & Chua, N. H. (2010). *Arabidopsis* PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR proteins promote phytochrome B polyubiquitination by COP1 E3 ligase in the nucleus. *The Plant Cell*, 22(7), 2370-2383.
115. Jakoby, M., Weisshaar, B., Dröge-Laser, W., Vicente-Carbajosa, J., Tiedemann, J., Kroj, T., & Parcy, F. (2002). bZIP transcription factors in *Arabidopsis*. *Trends in plant science*, 7(3), 106-111.
116. Gangappa, S. N., Crocco, C. D., Johansson, H., Datta, S., Hettiarachchi, C., Holm, M., & Botto, J. F. (2013). The *Arabidopsis* B-BOX protein BBX25 interacts with

- HY5, negatively regulating BBX22 expression to suppress seedling photomorphogenesis. *The Plant Cell*, 25(4), 1243-1257.
117. Liu, Y., Li, X., Li, K., Liu, H., & Lin, C. (2013). Multiple bHLH proteins form heterodimers to mediate CRY2-dependent regulation of flowering-time in *Arabidopsis*. *PLoS genetics*, 9(10), e1003861.
118. Meng, Y., Li, H., Wang, Q., Liu, B., & Lin, C. (2013). Blue light-dependent interaction between cryptochrome2 and CIB1 regulates transcription and leaf senescence in soybean. *The Plant Cell*, 25(11), 4405-4420.
119. Lee, J., He, K., Stolc, V., Lee, H., Figueroa, P., Gao, Y., ... & Deng, X. W. (2007). Analysis of transcription factor HY5 genomic binding sites revealed its hierarchical role in light regulation of development. *The Plant Cell*, 19(3), 731-749.
120. Toledo-Ortiz, G., Johansson, H., Lee, K. P., Bou-Torrent, J., Stewart, K., Steel, G., ... & Halliday, K. J. (2014). The HY5-PIF regulatory module coordinates light and temperature control of photosynthetic gene transcription. *PLoS genetics*, 10(6), e1004416.
121. Feng, S., Martinez, C., Gusmaroli, G., Wang, Y., Zhou, J., Wang, F., ... & Deng, X. W. (2008). Coordinated regulation of *Arabidopsis thaliana* development by light and gibberellins. *Nature*, 451(7177), 475-479.
122. Chen, H., Zhang, J., Neff, M. M., Hong, S. W., Zhang, H., Deng, X. W., & Xiong, L. (2008). Integration of light and abscisic acid signaling during seed germination and early seedling development. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(11), 4495-4500.
123. Cluis, C. P., Mouchel, C. F., & Hardtke, C. S. (2004). The *Arabidopsis* transcription factor HY5 integrates light and hormone signaling pathways. *The Plant Journal*, 38(2), 332-347.
124. Sibout, R., Sukumar, P., Hettiarachchi, C., Holm, M., Muday, G. K., & Hardtke, C. S. (2006). Opposite root growth phenotypes of *hy5* versus *hy5 hyh* mutants correlate with increased constitutive auxin signaling. *PLoS Genetics*, 2(11), e202.

125. Achard, P., Liao, L., Jiang, C., Desnos, T., Bartlett, J., Fu, X., & Harberd, N. P. (2007). DELLAs contribute to plant photomorphogenesis. *Plant physiology*, 143(3), 1163-1172.
126. Alabadí, D., & Blázquez, M. A. (2009). Molecular interactions between light and hormone signaling to control plant growth. *Plant molecular biology*, 69, 409-417.
127. Li, Z., Zhang, L., Yu, Y., Quan, R., Zhang, Z., Zhang, H., & Huang, R. (2011). The ethylene response factor AtERF11 that is transcriptionally modulated by the bZIP transcription factor HY5 is a crucial repressor for ethylene biosynthesis in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 68(1), 88-99.
128. Yu, Y., Wang, J., Zhang, Z., Quan, R., Zhang, H., Deng, X. W., ... & Huang, R. (2013). Ethylene promotes hypocotyl growth and HY5 degradation by enhancing the movement of COP1 to the nucleus in the light. *PLoS genetics*, 9(12), e1004025.
129. Jia, K. P., Luo, Q., He, S. B., Lu, X. D., & Yang, H. Q. (2014). Strigolactone-regulated hypocotyl elongation is dependent on cryptochrome and phytochrome signaling pathways in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, 7(3), 528-540.
130. Yanagisawa, S. (2014). Transcription factors involved in controlling the expression of nitrate reductase genes in higher plants. *Plant Science*, 229, 167-171.
131. Huang, L., Zhang, H., Zhang, H., Deng, X. W., & Wei, N. (2015). HY5 regulates nitrite reductase 1 (NIR1) and ammonium transporter1; 2 (AMT1; 2) in *Arabidopsis* seedlings. *Plant Science*, 238, 330-339.
132. Jonassen, E. M., Sandsmark, B. A., & Lillo, C. (2009). Unique status of NIA2 in nitrate assimilation: NIA2 expression is promoted by HY5/HYH and inhibited by PIF4. *Plant signaling & behavior*, 4(11), 1084-1086.
133. Jonassen, E. M., Sévin, D. C., & Lillo, C. (2009). The bZIP transcription factors HY5 and HYH are positive regulators of the main nitrate reductase gene in *Arabidopsis* leaves, NIA2, but negative regulators of the nitrate uptake gene NRT1. 1. *Journal of plant physiology*, 166(18), 2071-2076.

134. Chen, X., Yao, Q., Gao, X., Jiang, C., Harberd, N. P., & Fu, X. (2016). Shoot-to-root mobile transcription factor HY5 coordinates plant carbon and nitrogen acquisition. *Current biology*, 26(5), 640-646.
135. Koch, K. E., Wu, Y., & Xu, J. (1996). Sugar and metabolic regulation of genes for sucrose metabolism: potential influence of maize sucrose synthase and soluble invertase responses on carbon partitioning and sugar sensing. *Journal of experimental botany*, 47(Special_Issue), 1179-1185.
136. Martínez-Noël, G. M., & Tognetti, J. A. (2018). Sugar signaling under abiotic stress in plants. In *Plant metabolites and regulation under environmental stress* (pp. 397-406). Academic Press.
137. Tognetti, J. A., Pontis, H. G., & Martínez-Noël, G. M. A. (2013). Sucrose signaling in plants: a world yet to be explored. *Plant Signal. Behav.* 8, e23316.
138. Van den Ende, W., & Valluru, R. (2009). Sucrose, sucrosyl oligosaccharides, and oxidative stress: scavenging and salvaging?. *Journal of experimental botany*, 60(1), 9-18.
139. Matsoukas, I. G. (2014). Interplay between sugar and hormone signaling pathways modulate floral signal transduction. *Frontiers in genetics*, 5, 218.
140. Moghaddam, M. R. B., & Ende, W. V. D. (2013). Sugars, the clock and transition to flowering. *Frontiers in Plant Science*, 4, 22.
141. Granot, D., David-Schwartz, R., & Kelly, G. (2013). Hexose kinases and their role in sugar-sensing and plant development. *Frontiers in Plant Science*, 4, 44.
142. Jang, J. C., León, P., Zhou, L., & Sheen, J. (1997). Hexokinase as a sugar sensor in higher plants. *The Plant Cell*, 9(1), 5-19.
143. Kelly, G., Brandsma, D., Egbaria, A., Stein, O., Doron-Faigenboim, A., Lugassi, N., ... & Granot, D. (2021). Guard cells control hypocotyl elongation through HXK1, HY5, and PIF4. *Communications Biology*, 4(1), 765.
144. Liu, Z., Zhang, Y., Liu, R., Hao, H., Wang, Z., & Bi, Y. (2011). Phytochrome interacting factors (PIFs) are essential regulators for sucrose-induced hypocotyl elongation in *Arabidopsis*. *Journal of plant physiology*, 168(15), 1771-1779.

145. Huang, Y. W., Nie, Y. X., Wan, Y. Y., Chen, S. Y., Sun, Y., Wang, X. J., & Bai, J. G. (2013). Exogenous glucose regulates activities of antioxidant enzyme, soluble acid invertase and neutral invertase and alleviates dehydration stress of cucumber seedlings. *Scientia Horticulturae*, 162, 20-30.
146. Apel, K., & Hirt, H. (2004). Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 55, 373-399.
147. Miller, G., Shulaev, V., & Mittler, R. (2008). Reactive oxygen signaling and abiotic stress. *Physiologia plantarum*, 133(3), 481-489.
148. Chen, D., Xu, G., Tang, W., Jing, Y., Ji, Q., Fei, Z., & Lin, R. (2013). Antagonistic basic helix-loop-helix/bZIP transcription factors form transcriptional modules that integrate light and reactive oxygen species signaling in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 25(5), 1657-1673.
149. Davies, P. J. (Ed.). (2004). *Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action!*. Springer Science & Business Media.
150. Brewer, P. B., Koltai, H., & Beveridge, C. A. (2013). Diverse roles of strigolactones in plant development. *Molecular plant*, 6(1), 18-28.
151. Browse, J. (2005). Jasmonate: an oxylipin signal with many roles in plants. *Vitamins & Hormones*, 72, 431-456.
152. Loake, G., & Grant, M. (2007). Salicylic acid in plant defence—the players and protagonists. *Current opinion in plant biology*, 10(5), 466-472.
153. Wang, Q., Zhu, Z., Ozkardesh, K., & Lin, C. (2013). Phytochromes and phytohormones: the shrinking degree of separation. *Molecular plant*, 6(1), 5-7.
154. Lau, O. S., & Deng, X. W. (2010). Plant hormone signaling lightens up: integrators of light and hormones. *Current opinion in plant biology*, 13(5), 571-577.
155. Seo, M., Nambara, E., Choi, G., & Yamaguchi, S. (2009). Interaction of light and hormone signals in germinating seeds. *Plant molecular biology*, 69, 463-472.
156. De Wit, M., Galvao, V. C., & Fankhauser, C. (2016). Light-mediated hormonal regulation of plant growth and development. *Annual review of plant biology*, 67, 513-537.

157. Lymperopoulos, P., Msanne, J., & Rabara, R. (2018). Phytochrome and phytohormones: working in tandem for plant growth and development. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1037.
158. Alabadí, D., Gallego-Bartolomé, J., Orlando, L., García-Cárcel, L., Rubio, V., Martínez, C., ... & Blázquez, M. A. (2008). Gibberellins modulate light signaling pathways to prevent Arabidopsis seedling de-etiolation in darkness. *The Plant Journal*, 53(2), 324-335.
159. Koornneef, M., & Van der Veen, J. H. (1980). Induction and analysis of gibberellin sensitive mutants in *Arabidopsis thaliana* (L.) heyneh. *Theoretical and Applied genetics*, 58, 257-263.
160. Foo, E., Platten, J. D., Weller, J. L., & Reid, J. B. (2006). PhyA and cry1 act redundantly to regulate gibberellin levels during de-etiolation in blue light. *Physiologia Plantarum*, 127(1), 149-156.
161. Oh, E., Yamaguchi, S., Hu, J., Yusuke, J., Jung, B., Paik, I., ... & Choi, G. (2007). PIL5, a phytochrome-interacting bHLH protein, regulates gibberellin responsiveness by binding directly to the GAI and RGA promoters in Arabidopsis seeds. *The Plant Cell*, 19(4), 1192-1208.
162. Osuna, D., Prieto, P., & Aguilar, M. (2015). Control of seed germination and plant development by carbon and nitrogen availability. *Frontiers in Plant Science*, 6, 1023.
163. Harberd, N. P. (2003). Relieving DELLA restraint. *Science*, 299(5614), 1853-1854.
164. Murase, K., Hirano, Y., Sun, T. P., & Hakoshima, T. (2008). Gibberellin-induced DELLA recognition by the gibberellin receptor GID1. *Nature*, 456(7221), 459-463.
165. Conti, L. (2017). Hormonal control of the floral transition: can one catch them all?. *Developmental Biology*, 430(2), 288-301.
166. Li, Q. F., & He, J. X. (2016). BZR1 interacts with HY5 to mediate brassinosteroid-and light-regulated cotyledon opening in Arabidopsis in darkness. *Molecular plant*, 9(1), 113-125.

167. Hornitschek, P., Kohnen, M. V., Lorrain, S., Rougemont, J., Ljung, K., López-Vidriero, I., ... & Fankhauser, C. (2012). Phytochrome interacting factors 4 and 5 control seedling growth in changing light conditions by directly controlling auxin signaling. *The Plant Journal*, 71(5), 699-711.
168. de Lucas, M., & Prat, S. (2014). PIFs get BR right: PHYTOCHROME INTERACTING FACTORS as integrators of light and hormonal signals. *New Phytologist*, 202(4), 1126-1141.
169. Su, Y. H., Liu, Y. B., & Zhang, X. S. (2011). Auxin–cytokinin interaction regulates meristem development. *Molecular plant*, 4(4), 616-625.
170. Sweere, U., Eichenberg, K., Lohrmann, J., Mira-Rodado, V., Baurle, I., Kudla, J., ... & Harter, K. (2001). Interaction of the response regulator ARR4 with phytochrome B in modulating red light signaling. *Science*, 294(5544), 1108-1111.
171. Zheng, B., Deng, Y., Mu, J., Ji, Z., Xiang, T., Niu, Q. W., ... & Zuo, J. (2006). Cytokinin affects circadian-clock oscillation in a phytochrome B-and Arabidopsis response regulator 4-dependent manner. *Physiologia plantarum*, 127(2), 277-292.
172. Oh, E., Kang, H., Yamaguchi, S., Park, J., Lee, D., Kamiya, Y., & Choi, G. (2009). Genome-wide analysis of genes targeted by PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR 3-LIKE5 during seed germination in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 21(2), 403-419.
173. Ecker, J. R. (1995). The ethylene signal transduction pathway in plants. *Science*, 268(5211), 667-675.
174. Smalle, J., Haegman, M., Kurepa, J., Van Montagu, M., & Straeten, D. V. D. (1997). Ethylene can stimulate Arabidopsis hypocotyl elongation in the light. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(6), 2756-2761.
175. Zhong, S., Shi, H., Xue, C., Wang, L., Xi, Y., Li, J., ... & Guo, H. (2012). A molecular framework of light-controlled phytohormone action in Arabidopsis. *Current biology*, 22(16), 1530-1535.
176. Shi, H., Shen, X., Liu, R., Xue, C., Wei, N., Deng, X. W., & Zhong, S. (2016). The red light receptor phytochrome B directly enhances substrate-E3 ligase interactions to attenuate ethylene responses. *Developmental Cell*, 39(5), 597-610.

177. Shi, H., Liu, R., Xue, C., Shen, X., Wei, N., Deng, X. W., & Zhong, S. (2016). Seedlings transduce the depth and mechanical pressure of covering soil using COP1 and ethylene to regulate EBF1/EBF2 for soil emergence. *Current Biology*, 26(2), 139-149.
178. Zhong, S., Shi, H., Xue, C., Wei, N., Guo, H., & Deng, X. W. (2014). Ethylene-orchestrated circuitry coordinates a seedling's response to soil cover and etiolated growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(11), 3913-3920.
179. Bishop, G. J., & Koncz, C. (2002). Brassinosteroids and plant steroid hormone signaling. *The Plant Cell*, 14(suppl_1), S97-S110.
180. Lin, F., Cao, J., Yuan, J., Liang, Y., & Li, J. (2021). Integration of light and brassinosteroid signaling during seedling establishment. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(23), 12971.
181. Wei, Z., Yuan, T., Tarkowská, D. E., Kim, J., Nam, H. G., Novák, O., ... & Li, J. (2017). Brassinosteroid biosynthesis is modulated via a transcription factor cascade of COG1, PIF4, and PIF5. *Plant Physiology*, 174(2), 1260-1273.
182. Xu, P., Lian, H., Xu, F., Zhang, T., Wang, S., Wang, W., ... & Yang, H. Q. (2019). Phytochrome B and AGB1 coordinately regulate photomorphogenesis by antagonistically modulating PIF3 stability in *Arabidopsis*. *Molecular plant*, 12(2), 229-247.
183. Fornara, F., de Montaigu, A., & Coupland, G. (2010). SnapShot: control of flowering in *Arabidopsis*. *Cell*, 141(3), 550-550.
184. Simpson, G. G., Gendall, A. R., & Dean, C. (1999). When to switch to flowering. *Annual review of cell and developmental biology*, 15(1), 519-550.
185. Jackson, S. D. (2009). Plant responses to photoperiod. *New Phytologist*, 181(3), 517-531.
186. Gardner, M. J., Hubbard, K. E., Hotta, C. T., Dodd, A. N., & Webb, A. A. (2006). How plants tell the time. *Biochemical Journal*, 397(1), 15-24.
187. Song, Y. H., Shim, J. S., Kinmonth-Schultz, H. A., & Imaizumi, T. (2015). Photoperiodic flowering: time measurement mechanisms in leaves. *Annual review of plant biology*, 66, 441-464.

188. Zuo, Z., Liu, H., Liu, B., Liu, X., & Lin, C. (2011). Blue light-dependent interaction of CRY2 with SPA1 regulates COP1 activity and floral initiation in *Arabidopsis*. *Current biology*, 21(10), 841-847.
189. Abe, M., Kobayashi, Y., Yamamoto, S., Daimon, Y., Yamaguchi, A., Ikeda, Y., ... & Araki, T. (2005). FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator FT at the shoot apex. *Science*, 309(5737), 1052-1056.
190. Thomas, B. (2006). Light signals and flowering. *Journal of experimental botany*, 57(13), 3387-3393.
191. Valverde, F., Mouradov, A., Soppe, W., Ravenscroft, D., Samach, A., & Coupland, G. (2004). Photoreceptor regulation of CONSTANS protein in photoperiodic flowering. *Science*, 303(5660), 1003-1006.
192. Liu, L. J., Zhang, Y. C., Li, Q. H., Sang, Y., Mao, J., Lian, H. L., ... & Yang, H. Q. (2008). COP1-mediated ubiquitination of CONSTANS is implicated in cryptochrome regulation of flowering in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 20(2), 292-306.
193. Srikanth, A., & Schmid, M. (2011). Regulation of flowering time: all roads lead to Rome. *Cellular and molecular life sciences*, 68, 2013-2037.
194. Imaizumi, T., Schultz, T. F., Harmon, F. G., Ho, L. A., & Kay, S. A. (2005). FKF1 F-box protein mediates cyclic degradation of a repressor of CONSTANS in *Arabidopsis*. *Science*, 309(5732), 293-297.
195. Weller, J. L., & Ortega, R. (2015). Genetic control of flowering time in legumes. *Frontiers in plant science*, 6, 207.
196. Weller, J. L., Hecht, V., Liew, L. C., Sussmilch, F. C., Wenden, B., Knowles, C. L., & Vander Schoor, J. K. (2009). Update on the genetic control of flowering in garden pea. *Journal of experimental botany*, 60(9), 2493-2499.
197. Weller, J. L., Liew, L. C., Hecht, V. F., Rajandran, V., Laurie, R. E., Ridge, S., ... & Lejeune-Hénaut, I. (2012). A conserved molecular basis for photoperiod adaptation in two temperate legumes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(51), 21158-21163.

198. Liew, L. C., Hecht, V., Susmilch, F. C., & Weller, J. L. (2014). The pea photoperiod response gene *STERILE NODES* is an ortholog of *LUX ARRHYTHMO*. *Plant physiology*, 165(2), 648-657.
199. King, W. M., & Murfet, I. C. (1985). Flowering in *Pisum*: a sixth locus, *Dne*. *Annals of Botany*, 56(6), 835-846.
200. Arumingtyas, E. L., & Murfet, I. C. (1994). Flowering in *Pisum*: a further gene controlling response to photoperiod. *Journal of Heredity*, 85(1), 12-17.
201. Liew, L. C., Hecht, V., Laurie, R. E., Knowles, C. L., Vander Schoor, J. K., Macknight, R. C., & Weller, J. L. (2009). *DIE NEUTRALIS* and *LATE BLOOMER 1* contribute to regulation of the pea circadian clock. *The Plant Cell*, 21(10), 3198-3211.
202. Foucher, F., Morin, J., Courtiade, J., Cadioux, S., Ellis, N., Banfield, M. J., & Rameau, C. (2003). *DETERMINATE* and *LATE FLOWERING* are two *TERMINAL FLOWER1/CENTRORADIALIS* homologs that control two distinct phases of flowering initiation and development in pea. *The Plant Cell*, 15(11), 2742-2754.
203. Hecht, V., Knowles, C. L., Vander Schoor, J. K., Liew, L. C., Jones, S. E., Lambert, M. J., & Weller, J. L. (2007). Pea *LATE BLOOMER1* is a *GIGANTEA* ortholog with roles in photoperiodic flowering, deetiolation, and transcriptional regulation of circadian clock gene homologs. *Plant physiology*, 144(2), 648-661.
204. Susmilch, F. C., Berbel, A., Hecht, V., Vander Schoor, J. K., Ferrándiz, C., Madueño, F., & Weller, J. L. (2015). Pea *VEGETATIVE2* is an *FD* homolog that is essential for flowering and compound inflorescence development. *The Plant Cell*, 27(4), 1046-1060.
205. Hecht, V., Laurie, R. E., Vander Schoor, J. K., Ridge, S., Knowles, C. L., Liew, L. C., ... & Weller, J. L. (2011). The pea *GIGAS* gene is a *FLOWERING LOCUS T* homolog necessary for graft-transmissible specification of flowering but not for responsiveness to photoperiod. *The Plant Cell*, 23(1), 147-161.
206. Beveridge, C. A., & Murfet, I. C. (1996). The *gigas* mutant in pea is deficient in the floral stimulus. *Physiologia Plantarum*, 96(4), 637-645.

207. Жмурко, В. В. (2009). Фотоперіодизм рослин: фізіолого-біохімічні та генетичні аспекти. *Логос*, 537-564.
208. Жмурко, В., Авксентьева, О., Петренко, В., & Попова, І. (2011). Ефекти генів фотоперіодичної чутливості (PPD і EE) та потреби в яровізації (VRN) на фізіолого-біохімічні процеси у рослин. *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele vieții*, 315(3), 72-79.
209. Wong, A. C., Hecht, V. F., Picard, K., Diwadkar, P., Laurie, R. E., Wen, J., ... & Weller, J. L. (2014). Isolation and functional analysis of CONSTANS-LIKE genes suggests that a central role for CONSTANS in flowering time control is not evolutionarily conserved in *Medicago truncatula*. *Frontiers in Plant Science*, 5, 486.
210. Wu, F., Price, B. W., Haider, W., Seufferheld, G., Nelson, R., & Hanzawa, Y. (2014). Functional and evolutionary characterization of the CONSTANS gene family in short-day photoperiodic flowering in soybean. *PLoS One*, 9(1), e85754.
211. Kumudini, S. V., Pallikonda, P. K., & Steele, C. (2007). Photoperiod and E-genes influence the duration of the reproductive phase in soybean. *Crop Science*, 47(4), 1510-1517.
212. Lu, S., Zhao, X., Hu, Y., Liu, S., Nan, H., Li, X., ... & Kong, F. (2017). Natural variation at the soybean J locus improves adaptation to the tropics and enhances yield. *Nature genetics*, 49(5), 773-779.
213. Kong, F., Liu, B., Xia, Z., Sato, S., Kim, B. M., Watanabe, S., ... & Abe, J. (2010). Two coordinately regulated homologs of FLOWERING LOCUS T are involved in the control of photoperiodic flowering in soybean. *Plant physiology*, 154(3), 1220-1231.
214. Xia, Z., Watanabe, S., Yamada, T., Tsubokura, Y., Nakashima, H., Zhai, H., ... & Harada, K. (2012). Positional cloning and characterization reveal the molecular basis for soybean maturity locus E1 that regulates photoperiodic flowering. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(32), E2155-E2164.

215. Thakare, D., Kumudini, S., & Dinkins, R. D. (2011). The alleles at the E1 locus impact the expression pattern of two soybean FT-like genes shown to induce flowering in Arabidopsis. *Planta*, 234, 933-943.
216. Zhai, H., Lü, S., Liang, S., Wu, H., Zhang, X., Liu, B., ... & Xia, Z. (2014). GmFT4, a homolog of FLOWERING LOCUS T, is positively regulated by E1 and functions as a flowering repressor in soybean. *PLoS One*, 9(2), e89030.
217. Watanabe, S., Xia, Z., Hideshima, R., Tsubokura, Y., Sato, S., Yamanaka, N., ... & Harada, K. (2011). A map-based cloning strategy employing a residual heterozygous line reveals that the GIGANTEA gene is involved in soybean maturity and flowering. *Genetics*, 188(2), 395-407.
218. Tsubokura, Y., Watanabe, S., Xia, Z., Kanamori, H., Yamagata, H., Kaga, A., ... & Harada, K. (2014). Natural variation in the genes responsible for maturity loci E1, E2, E3 and E4 in soybean. *Annals of Botany*, 113(3), 429-441.
219. Nan, H., Cao, D., Zhang, D., Li, Y., Lu, S., Tang, L., ... & Kong, F. (2014). GmFT2a and GmFT5a redundantly and differentially regulate flowering through interaction with and upregulation of the bZIP transcription factor GmFDL19 in soybean. *PloS one*, 9(5), e97669.
220. Сайт: Головна - Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН.
<https://yuriev.com.ua/ua/>
221. Сайт: Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннезнавства та сортовивчення. <http://www.sgi.in.ua>
222. Yabuta, Y., Mieda, T., Rapolu, M., Nakamura, A., Motoki, T., Maruta, T., ... & Shigeoka, S. (2007). Light regulation of ascorbate biosynthesis is dependent on the photosynthetic electron transport chain but independent of sugars in Arabidopsis. *Journal of Experimental Botany*, 58(10), 2661-2671.
223. Авксентьєва, О. О., Жмурко, В. В., Щоголев, А. С., & Юхно, Ю. Ю. (2018). Фізіологія та біохімія рослин - малий практикум: навчально-методичний посібник. ХНУ імені В. Н. Каразіна. [Avksentieva, O. O., Zhmurko, V. V., Shchogolev, A. S., & Yukhno, Yu. Yu. (2013) Physiology and biochemistry of

plants - small practicum: educational and methodological manual. V. N. Karazin Kharkiv National University]

224. Bradford, M.M.A.. (1976). A Rapid and Sensitive Method for Quantitation of Microgram Quantities of Protein Utilizing the Principle of Protein-Dye Binding. *Eur. J. Anaesthesiol.* 25. 248-256. 10.1006/abio.1976.9999.
225. Hadwan, M. H., & Abed, H. N. (2016). Data supporting the spectrophotometric method for the estimation of catalase activity. *Data in Brief*, 6, 194–199. doi:10.1016/j.dib.2015.12.012
226. Bellincampi, D., Dipierro, N., Salvi, G., Cervone, F., & De Lorenzo, G. (2000). Extracellular H₂O₂ induced by oligogalacturonides is not involved in the inhibition of the auxin-regulated rolB gene expression in tobacco leaf explants. *Plant physiology*, 122(4), 1379-1386.
227. Атраментова, Л. О., & Утевська, О. М. (2007). Статистичні методи в біології: підруч. для студентів біолог. спец. вищих навч. закладів. Х.: [б. в.].
228. Möglich, A., Yang, X., Ayers, R. A., & Moffat, K. (2010). Structure and function of plant photoreceptors. *Annual review of plant biology*, 61, 21-47.
229. Wang, Y., Wu, C., Zhang, X., Wang, Y., & Han, T. F. (2008). Effects of soybean major maturity genes under different photoperiods. *Acta Agron Sin*, 34, 1160-1168.
230. Авксентьєва О.О., Батуєва Є.Д. (2020). Вплив червоного світла (660 нм) на проліферативну активність та ростові реакції у проростків рослин з контрастною фотоперіодичною реакцією. *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія»*. № 34 (34). С. 151-162. DOI: 10.26565/2075-5457-2020-34-16 9
231. Авксентьєва О.О., Батуєва Є.Д. (2021) Вплив селективного світла на ростову реакцію та антиоксидантну систему проростків *Pisum sativum* L. *Фактори експериментальної еволюції організмів: Зб. наук.пр. К.: Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавілова*, Т 29. С. 179-184. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v29.1428>

232. Жмурко В.В., Авксентьева О.О., Батуєва Є.Д. (2022). Фотоморфогенез та вміст вуглеводів у осьових органах проростків гороху посівного за дії селективного світла. Біофізичний вісник. *Biophysical Bulletin*. Т.47. С.27–39. <https://doi.org/10.26565/2075-3810-2022-47-03>
233. Батуєва Є.Д., Авксентьева О. О. Вплив червоного світла на морфогенетичні процеси етиольованих проростків довгоденної рослини *Pisum sativum* L. «Сучасна біологія рослин: теоретичні та прикладні аспекти»: тези доповідей V Міжнародної наукової конференції (12-13 лютого, 2020 р). Харків: ХНУ ім. В.Н. Каразіна, 2020. С. 14
234. Yang, D., Seaton, D. D., Krahmer, J., & Halliday, K. J. (2016). Photoreceptor effects on plant biomass, resource allocation, and metabolic state. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(27), 7667-7672.
235. Bai, M. Y., Fan, M., Oh, E., & Wang, Z. Y. (2012). A triple helix-loop-helix/basic helix-loop-helix cascade controls cell elongation downstream of multiple hormonal and environmental signaling pathways in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 24(12), 4917-4929.
236. Perilli, S., Di Mambro, R., & Sabatini, S. (2012). Growth and development of the root apical meristem. *Current opinion in plant biology*, 15(1), 17-23.
237. Manzano, A., Pereda-Loth, V., De Bures, A., Sáez-Vásquez, J., Herranz, R., & Medina, F. J. (2021). Light signals counteract alterations caused by simulated microgravity in proliferating plant cells. *American Journal of Botany*, 108(9), 1775-1792.
238. Батуєва Є.Д., Авксентьева О.О. (2022). Регуляція селективним світлом мітотичної активності корневих меристем та ростових процесів проростків сої культурної з контрастною фотоперіодичною реакцією. Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія». № 38 (38). С.53-61. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2022-38-6>.
239. Батуєва Є.Д. Вплив червоного світла на ростові реакції та проліферативну активність у рослин контрастних за фотоперіодичною реакцією «Молодь і

- поступ біології»: збірник тез доповідей XVI Міжнародної наукової конференції студентів і аспірантів (27–29 квітня 2020 р.). Львів, 2020. С. 205.
240. Sun, L. R., Wang, Y. B., He, S. B., & Hao, F. S. (2018). Mechanisms for abscisic acid inhibition of primary root growth. *Plant signaling & behavior*, 13(9), e1500069.
241. Yu, Y., & Huang, R. (2017). Integration of ethylene and light signaling affects hypocotyl growth in Arabidopsis. *Frontiers in plant science*, 8, 57.
242. Khan, S., Anwar, S., Kuai, J., Ullah, S., Fahad, S., & Zhou, G. (2017). Optimization of nitrogen rate and planting density for improving yield, nitrogen use efficiency, and lodging resistance in oilseed rape. *Frontiers in Plant Science*, 8, 532.
243. Salisbury, F. J., Hall, A., Grierson, C. S., & Halliday, K. J. (2007). Phytochrome coordinates Arabidopsis shoot and root development. *The Plant Journal*, 50(3), 429-438.
244. Krahmer, J., Abbas, A., Mengin, V., Ishihara, H., Romanowski, A., Furniss, J. J., ... & Halliday, K. J. (2021). Phytochromes control metabolic flux, and their action at the seedling stage determines adult plant biomass. *Journal of Experimental Botany*, 72(8), 3263-3278.
245. Батуєва Є.Д., Авксентьєва О.О. Вміст розчинних вуглеводів та білків в проростках сортів сої з контрастною фотоперіодичною реакцією за впливу селективного світла. Фактори експериментальної еволюції організмів: Зб. наук.пр. К.: Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова, 2023. Т 33. С. 158-163. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v33.1585>
246. Batiueva Y. D., Avksentieva O. O. The content of soluble carbohydrates in axial organs of etiolated soybean seedlings under the activation of photoreceptor systems by selective light. *Біологічні дослідження – 2022: збірник наукових праць*. Житомир : ПП «Євро-Волинь», 2022. С. 45-48.9.
247. Petrášek, J., & Friml, J. (2009). Auxin transport routes in plant development. Some physiological responses to d,1 abscisic acid (dormin). *Planta*. 1967. V. 73. P. 74-90.

248. Batuieva Y.D., Avksentieva O.O., Udod Yu.O. Activity of phytohormones-antagonists in axial organs of seedlings under irradiation of selective light. 14th International conference on engineering & natural sciences. July 18-19, 2022 / Sivas, Turkey Sivas Science and Technology University (The proceedings book) Editor Assoc. Prof. Dr. Emre BİÇER. P.169.
249. Batuieva E.D., Avksentieva O. O., Udod Yu. O. Activity of phytohormones in axial organs of *Pisum sativum* L. seedlings due to activation of photoreceptor systems. International scientific conference “Natural resource potential, ecology, and sustainable development of administrative units of the Republic of Latvia and Ukraine amidst EU legislative requirements”: conference proceedings (August 30–31, 2022. Riga, the Republic of Latvia). Riga, Latvia : “Baltija Publishing”, 2022. P. 13-17. <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-235-7-3>.
250. Davies, P. J. (Ed.). (2004). Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action!. Springer Science & Business Media. URL: <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2686-7>
251. Колупаєв, Ю. Є. (2016). Антиоксиданти рослинної клітини, їхня роль в АФК-сигналінгу та стійкості рослин. Успіхи сучасної біології, 136 (2), 181-198.
252. Khan, M. I. R., & Khan, N. A. (Eds.). (2017). Reactive oxygen species and antioxidant systems in plants: role and regulation under abiotic stress. Singapore: Springer Singapore.
253. Smirnoff, N., & Arnaud, D. (2019). Hydrogen peroxide metabolism and functions in plants. *New phytologist*, 221(3), 1197-1214.
254. Колупаєв, Ю. Є. (2007). Кальцій та стресові реакції рослин. Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія: Біологія, (1), 24-41
- Wang, L., Wu, X., Yu, B., Han, Y., Zhang, Y., Xu, D., & Qi, H. (2023). Red light activates H₂O₂ signal involved in powdery mildew resistance in oriental melon seedlings. *Environmental and Experimental Botany*, 105508.
255. Jebara, S., Jebara, M., Limam, F., & Aouani, M. E. (2005). Changes in ascorbate peroxidase, catalase, guaiacol peroxidase and superoxide dismutase activities in

- common bean (*Phaseolus vulgaris*) nodules under salt stress. *Journal of plant physiology*, 162(8), 929-936.
256. Olle, M., & Viršile, A. (2013). The effects of light-emitting diode lighting on greenhouse plant growth and quality. *Agricultural and food science*, 22(2), 223-234
257. Samuolienė, G., Brazaitytė, A., Jankauskienė, J., Viršilė, A., Sirtautas, R., Novičkovas, A., ... & Duchovskis, P. (2013). LED irradiance level affects growth and nutritional quality of Brassica microgreens. *Central European Journal of Biology*, 8, 1241-1249.
258. Singh, D., Basu, C., Meinhardt-Wollweber, M., & Roth, B. (2015). LEDs for energy efficient greenhouse lighting. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 49, 139-147.
259. Батуєва Є.Д., Авксентьєва О. О. Вплив світлодіодного опромінення різного спектру на ростову реакцію проростків *Glycine Max* (L.) Merr з контрастною фотоперіодичною реакцією в умовах світлокультури, International scientific conference “Natural sciences: history, the present time, the future, EU experience”: conference proceedings (September 6–7, 2023, Wloclawek, the Republic of Poland). Riga, Latvia: «Baltija Publishing», 2023, P. 12-17. <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-344-6-3>
260. Cardona, T., Shao, S., & Nixon, P. J. (2018). Enhancing photosynthesis in plants: the light reactions. *Essays in biochemistry*, 62(1), 85-94.
261. Велит, І. А., Ляшенко, С. В., & Калініченко, А. В. (2017). Енергоефективні джерела світла для вирощування томатів в умовах закритого ґрунту.
262. M.A.J. Perry, P.J.Andralojc, J.C. Scales et al. Rubisko activity and regulation as targets for crop improvement // *J.Exp.Bot.* – 2013. – Vol. 64, N 3. – P. 717-730.
263. Barceló, A. R., Pomar, F., López-Serrano, M., & Pedreno, M. A. (2003). Peroxidase: a multifunctional enzyme in grapevines. *Functional Plant Biology*, 30(6), 577-591.
264. Mohanta, T. K., Bashir, T., Hashem, A., Abd_Allah, E. F., Khan, A. L., & Al-Harrasi, A. S. (2018). Early events in plant abiotic stress signaling: interplay

between calcium, reactive oxygen species and phytohormones. *Journal of Plant Growth Regulation*, 37, 1033-1049.

265. Černý, M., Habánová, H., Berka, M., Luklová, M., & Brzobohatý, B. (2018). Hydrogen peroxide: its role in plant biology and crosstalk with signalling networks. *International journal of molecular sciences*, 19(9), 2812.

ДОДАТКИ
ДОДАТОК А

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Публікації у наукових фахових періодичних виданнях України:

1. Авксентьєва О.О., Батуєва Є.Д. Вплив червоного світла (660 нм) на проліферативну активність та ростові реакції у проростків рослин з контрастною фотоперіодичною реакцією. Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія». 2020. № 34 (34). С. 151-162. DOI: 10.26565/2075-5457-2020-34-16 9 (*Особистий внесок здобувача: аналіз літературних джерел, проведення експериментів з дослідження МІ за фотовпливу ЧС (660 нм), статистичний аналіз та обговорення отриманих результатів, участь у написанні окремих розділів статті*)

2. Авксентьєва О.О., Батуєва Є.Д. Вплив селективного світла на ростову реакцію та антиоксидантну систему проростків *Pisum sativum* L. Фактори експериментальної еволюції організмів: Зб. наук.пр. Київ: Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавілова. 2021. Т 29. С. 179-184. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v29.1428> (*Особистий внесок здобувача: аналіз літературних джерел, участь в експериментальній частині роботи з визначення ростових параметрів та стану антиоксидантної системи за фотовпливу, аналіз та обговорення результатів досліджень, участь у написанні окремих розділів статті*)

3. Батуєва Є.Д., Авксентьєва О.О. Регуляція селективним світлом мітотичної активності корневих меристем та ростових процесів проростків сої культурної з контрастною фотоперіодичною реакцією. Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія». 2022. № 38 (38). С.53-61. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2022-38-6>. (*Особистий внесок здобувача: аналіз літературних джерел, проведення досліджень проліферативної активності корневих меристематичних клітин та ростової реакції за дії селективного світла, статистичний аналіз*)

та обговорення результатів досліджень, участь у написанні окремих розділів статті)

4. Батуєва Є.Д., Авксентьєва О.О. Вміст розчинних вуглеводів та білків в проростках сортів сої з контрастною фотоперіодичною реакцією за впливу селективного світла. Фактори експериментальної еволюції організмів: Зб. наук.пр. Київ: Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавілова. 2023. Т 33. С. 158-163. DOI: <https://doi.org/10.7124/FEEO.v33.1585> *(Особистий внесок здобувача: аналіз літературних даних за темою, проведення досліджень впливу опромінення на вміст розчинних вуглеводів та білків, статистичний аналіз та обговорення результатів досліджень, участь у написанні окремих розділів статті)*

Публікації у наукових фахових виданнях України, які входять до міжнародних наукометричних баз Scopus або Web of Science:

5. Жмурко В.В., Авксентьєва О.О., Батуєва Є.Д. Фотоморфогенез та вміст вуглеводів у осьових органах проростків гороху посівного за дії селективного світла. Біофізичний вісник. Biophysical Bulletin. 2022. Т.47. С.27–39. <https://doi.org/10.26565/2075-3810-2022-47-03> (Scopus) *(Особистий внесок здобувача: аналіз літературних джерел за темою, проведення експериментів з визначення ростових і морфогенетичних характеристик та вмісту розчинних вуглеводів за фотовпливу, статистичний аналіз та обговорення результатів досліджень, участь у написанні окремих розділів статті)*

Наукові публікації, що додатково відображають результати дослідження:

6. Avksentieva O.O., Batuyeva Y.D. Influence of selective light on rhyso genesis in seedling of plants contrasted by photoperiodic reaction. Actual problems of natural sciences: modern scientific discussions: Collective monograph. Baltija Publishing. 2020. P. 1-17. *(Глава у колективній монографії) (Особистий внесок здобувача: аналіз літературних джерел, участь в експериментальній частині роботи з вивчення параметрів ризогенезу за*

опромінення селективним світлом, аналіз та обговорення результатів досліджень, участь у написанні окремих розділів статті)

Список публікацій, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації:

1. Батуєва Є.Д. Вплив активації фітохромів на ензиматичні процеси у рослин сої з різною фотоперіодичною реакцією. Сьогодення біологічної науки: матеріали II Міжнародної наукової конференції. Суми: ФОП Цьома С. П.. 2018. С. 117. *(Здобувач брала участь в проведенні експериментів, аналізі та обговоренні результатів, написанні тексту рукопису)*

2. Батуєва Є.Д. Ефект активації фітохромів на ріст та розвиток рослин з різною фотоперіодичною реакцією. Актуальні проблеми ботаніки та екології. Матеріали міжнародної конференції молодих учених. Київ. 2019. С. 52. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень, написанні тексту рукопису)*

3. Батуєва Є.Д., Авксентьєва О. О. Вплив червоного світла на морфогенетичні процеси етиольованих проростків довгоденної рослини *Pisum sativum* L. «Сучасна біологія рослин: теоретичні та прикладні аспекти»: тези доповідей V Міжнародної наукової конференції. Харків: ХНУ ім. В.Н. Каразіна. 2020. С. 14 *(Здобувач брала участь в проведенні експериментів, статистичному аналізі та обговоренні отриманих результатів дослідження, написанні тексту рукопису)*

4. Батуєва Є.Д. Вплив червоного світла на ростові реакції та проліферативну активність у рослин контрастних за фотоперіодичною реакцією «Молодь і поступ біології»: збірник тез доповідей XVI Міжнародної наукової конференції студентів і аспірантів. Львів. 2020. С. 205. *(Здобувач брала участь в проведенні експериментів, аналізі та обговоренні результатів досліджень, написанні роботи)*

5. Vasily Zhmurko, Olha Avksentieva, Yevheniia Batuieva Effect of phytochromes activation on physiological and biochemical processes in plants with different types of development. Al-Farabi International Congress on Applied

Sciences. "Nakhchivan" University, Azerbaijan. 2021. Abstract book. P.99. *(Здобувач приймала участь у проведенні експериментів за темою, статистичному аналізі та обговоренні результатів досліджень, написанні тексту рукопису)*

6. Batuieva Y.D., Avksentieva O.O., Udod Yu.O. Activity of phytohormones-antagonists in axial organs of seedlings under irradiation of selective light. 14th International conference on engineering & natural sciences. Sivas. Turkey: Sivas Science and Technology University. 2022. P.169. *(Здобувач брала участь в проведенні експериментів за темою, аналізі та обговоренні результатів, написанні тексту рукопису)*

7. Batuieva E.D., Avksentieva O. O., Udod Yu. O. Activity of phytohormones in axial organs of *Pisum sativum* L. seedlings due to activation of photoreceptor systems. International scientific conference "Natural resource potential, ecology, and sustainable development of administrative units of the Republic of Latvia and Ukraine amidst EU legislative requirements": conference proceedings. Riga, Latvia : "Baltija Publishing". 2022. P. 13-17. <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-235-7-3>. *(Здобувач брала участь у проведенні експериментів, статистичному аналізі та обговоренні отриманих результатів дослідження, написанні тексту рукопису)*

8. Batuieva Y. D., Avksentieva O. O. The content of soluble carbohydrates in axial organs of etiolated soybean seedlings under the activation of photoreceptor systems by selective light. Біологічні дослідження 2022: збірник наукових праць. Житомир: ПП «Євро-Волинь». 2022. С. 45-48.9. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень, написанні тексту рукопису)*

9. Batuieva Y.D., Avksentieva O.O. Callusogenesis and in vitro morphogenesis of bean plants with contrast photoperiodic reaction by red light exposure. International scientific and practical conference «Ideas and innovations in natural sciences.": conference proceedings. Lublin: Publishing House "Baltija Publishing". 2021. P. 25-29. <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-047-6-5> *(Здобувач*

приймала участь у проведенні експериментів за темою, статистичному аналізі та обговоренні результатів досліджень, написанні тексту рукопису)

10. Батуєва Є. Д., Городнічева А. О., Авксентьєва О. О. Морфогенетична та протекторна дія червоного світла на проростки гороху посівного за дії біотичного стресу. Генетика і селекція в сучасному агрокомплексі. Матеріали VII всеукраїнської науково-практичної конференції. Умань. 2022. С. 9-12. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень, написанні тексту рукопису)*

11. Батуєва Є.Д., Авксентьєва О. О. Вплив світлодіодного опромінення різного спектру на ростову реакцію проростків *Glycine Max (L.) Merr* з контрастною фотоперіодичною реакцією в умовах світлокультури. International scientific conference “Natural sciences: history, the present time, the future, EU experience”: conference proceedings. Riga, Latvia: «Baltija Publishing». 2023. P. 12-17. <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-344-6-3> *(Здобувач приймала участь у проведенні експериментів за темою, статистичному аналізі та обговоренні результатів досліджень, написанні тексту рукопису)*

ДОДАТОК Б

Таблиця 1

Характеристика генів, відповідальних за фоторецептори гороху посівного
(*Pisum sativum* L.) та сої культурної (*Glycine max* L. Merr) за базою даних

NCBI

Назва гену/Коротка назва	Назва рослини	Опис	Локалізація	Ф-я гену
LOC12709732 7/ PHYA, phy	<i>Pisum sativum</i> L.	phytochrome A	Chromosome 6, NC_066584.1	Кодування білку
LOC12707419 6/ PHYB	<i>Pisum sativum</i> L.	phytochrome B-2	Chromosome 1, NC_066579.1	Кодування білку
LOC12709640 8	<i>Pisum sativum</i> L.	transcription factor PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR-LIKE 15-like	Chromosome 6, NC_066584.1	Транскрипційний фактор
PHYA/ PhyA1	<i>Glycine max</i> L. Merr	phytochrome A	Chromosome 10, NC_038246.2	Кодування білку
E4/ PHYA2, phyA	<i>Glycine max</i> L. Merr	phytochrome A	Chromosome 20, NC_038256.2	Кодування білку
PHYA3/ E3, GmPhyA3	<i>Glycine max</i> L. Merr	phytochrome A-2- like	Chromosome 19, NC_038255.2	Кодування білку
PHYA2/ GmphyA2	<i>Glycine max</i> L. Merr	phytochrome A2	-	Кодування білку
LOC10080679 3	<i>Glycine max</i> L. Merr	phytochrome A-2- like	Chromosome 3, NC_016090.4	Кодування білку
LOC10079486 5/ GLYMA_15G1 40000v4	<i>Glycine max</i> L. Merr	phytochrome B-2- like	Chromosome 15, NC_038251.2	Кодування білку
PHYB/ GLYMA_09G0 35500v4	<i>Glycine max</i> L. Merr	phytochrome B- like	Chromosome 9, NC_038245.2	Кодування білку

PHYE1/ GLYMA_09G0 88500v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	phytochrome E- like	Chromosome 9, NC_038245.2	Кодування білку
PHYE2/ GLYMA_15G1 96500v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	phytochrome E- like	Chromosome 15, NC_038251.2	Кодування білку
LOC10081854 3/GLYMA_10 G138800v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	transcription factor PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR-LIKE 15	Chromosome 10, NC_038246.2	Кодування білку
LOC10078326 9/GLYMA_02 G007000v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	transcription factor PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR-LIKE 15	Chromosome 2, NC_016089.4	Кодування білку
LOC10079212 1/GLYMA_10 G042800v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	transcription factor PIF1	Chromosome 10, NC_038246.2	Транскрипці йний фактор
LOC10080016 6/ GLYMA_08G3 03900v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	transcription factor PIF4	Chromosome 8, NC_038244.2	Транскрипці йний фактор
PIF4A/ GLYMA_02G2 82100v4, GmPIF4a	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	transcription factor PIF4	Chromosome 2, NC_016089.4	Транскрипці йний фактор
LOC10266819 4/ GLYMA_17G2 41000v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	transcription factor ALC	Chromosome 17, NC_038253.2	Транскрипці йний фактор
LOC10266536 6/GLYMA_02 G160200v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	transcription factor PIF1	Chromosome 2, NC_016089.4	Транскрипці йний фактор
LOC10079722 5/ GLYMA_03G1 70300v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	transcription factor PIF1	Chromosome 3, NC_016090.4	Транскрипці йний фактор
LOC10078453 1/ GLYMA_18G1 15700v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	transcription factor PIF4	Chromosome 18, NC_038254.2	Транскрипці йний фактор
PIF4B/ GLYMA_14G0 32200v4, GmPIF4b	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	transcription factor PIF4	Chromosome 14, NC_038250.2	Транскрипці йний фактор

LOC10266756 6/ GLYMA_U031 209v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	transcription factor PIF7	NW_02446466 9.1 (20597..26615, complement)	Транскрипційний фактор
LOC10080466 5/ GLYMA_03G2 25000v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	transcription factor PIF3	Chromosome 3, NC_016090.4	Транскрипційний фактор
LOC10079497 4/ GLYMA_20G0 91200v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	transcription factor PIF3	Chromosome 20, NC_038256.2	Транскрипційний фактор
LOC10078849 1/ GLYMA_13G1 30100v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	transcription factor PIF1	Chromosome 13, NC_038249.2	Транскрипційний фактор
LOC12709245 0/ CRY2B	<i>Pisum sativum</i> L.	cryptochrome-1- like	Chromosome 6, NC_066584.1	Кодування білку
LOC12711877 7/ CRY1	<i>Pisum sativum</i> L.	cryptochrome-1	Chromosome 2, NC_066580.1	Кодування білку
LOC12709746 9/ CRY2A	<i>Pisum sativum</i> L.	cryptochrome-1- like	Chromosome 6, NC_066584.1	Кодування білку
CRY1a	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	cryptochrome 1	Chromosome 4, NC_016091.4	Кодування білку
CRY2B	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	cryptochrome-2b	Chromosome 2, NC_016089.4	Кодування білку
LOC10079783 9/ GmCRY1b1, GmCRY1b2	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	cryptochrome-1- like	Chromosome 6, NC_038242.2	Кодування білку
LOC10081542 8/ GmCRY1d1, GmCRY1d2	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	cryptochrome-1- like	Chromosome 13, NC_038249.2	Кодування білку
LOC10078655 1/ GmCRY1c2	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	cryptochrome-1- like	Chromosome 14, NC_038250.2	Кодування білку
LOC10080862 7/ GmCRY2c	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	cryptochrome-2- like	Chromosome 20, NC_038256.2	Кодування білку
LOC10023323	<i>Glycine</i>	cryptochrome 2	Chromosome	Кодування

4/ GmCRY2a1, GmCRY2a2	<i>max</i> L. <i>Merr</i>		10, NC_038246.2	білку
LOC12708710 4/ PK4	<i>Pisum sativum</i> L.	phototropin-1	Chromosome 5, NC_066583.1	Кодування білку
LOC12710294 6/ PK5	<i>Pisum sativum</i> L.	phototropin-1-like	Chromosome 7, NC_066585.1	Кодування білку
LOC12707487 2/ KIW84_04331 9	<i>Pisum sativum</i> L.	phototropin-2	Chromosome 4, NC_066582.1	Кодування білку
LOC10081756 5/ GLYMA_13G3 30400v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	phototropin-1	Chromosome 13, NC_038249.2	Кодування білку
LOC10080452 4/ GLYMA_12G0 74100v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	phototropin-1	Chromosome 12, NC_038248.2	Кодування білку
LOC10077679 6/ GLYMA_15G0 43600v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	phototropin-1-like	Chromosome 15, NC_038251.2	Кодування білку
LOC10082009 6/ GLYMA_08G2 64900v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	phototropin-2	Chromosome 8, NC_038244.2	Кодування білку
LOC10080478 3/ GLYMA_16G0 96600v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	phototropin-2	Chromosome 16, NC_038252.2	Кодування білку
ZTL2/GLYMA _13G097600v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	clock-associated PAS protein ZEITLUPE 2	Chromosome 13, NC_038249.2	Кодування білку
ZTL1/GLYMA _17G062000v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	PAS protein ZEITLUPE 1	Chromosome 17, NC_038253.2	Кодування білку

Характеристика генів, відповідальних за фотоперіодичну реакцію гороху посівного (*Pisum sativum* L.) та сої культурної (*Glycine max* L. Merr) за базою даних NCBI

Назва гену/Коротка назва	Назва рослини	Опис	Локалізація	Тип гену
LOC127083967/ KIW84_053749, ELF4	<i>Pisum sativum</i> L.	protein EARLY FLOWERING 4	Chromosome 5, NC_066583.1	Кодування білку
LOC127076292/ KIW84_045753	<i>Pisum sativum</i> L.	protein ELF4-LIKE 4-like	Chromosome 4, NC_066582.1	Кодування білку
LOC127135609/ KIW84_013690	<i>Pisum sativum</i> L.	protein ELF4-LIKE 4-like	Chromosome 1, NC_066579.1	Кодування білку
LOC127135137/ KIW84_040623	<i>Pisum sativum</i> L.	protein ELF4-LIKE 4-like	Chromosome 4, NC_066582.1	Кодування білку
LOC127097826/ LATE1, KIW84_065143	<i>Pisum sativum</i> L.	protein GIGANTEA	Chromosome 6, NC_066584.1	Кодування білку
LOC127100326/ KIW84_076635	<i>Pisum sativum</i> L.	protein GIGANTEA-like	Chromosome 7, NC_066585.1	Кодування білку
LOC127100322	<i>Pisum sativum</i> L.	protein GIGANTEA-like	Chromosome 7, NC_066585.1	Кодування білку
LOC127076238/ KIW84_045682	<i>Pisum sativum</i> L.	protein PHYTOCHROME-DEPENDENT LATE-FLOWERING	Chromosome 4, NC_066582.1	Кодування білку
LOC127081106	<i>Pisum sativum</i> L.	protein PHYTOCHROME-DEPENDENT LATE-FLOWERING-like	Chromosome 5, NC_066583.1	Кодування білку
LOC127081104	<i>Pisum sativum</i> L.	protein PHYTOCHROME-DEPENDENT LATE-	Chromosome 5, NC_066583.1	Кодування білку

		FLOWERING-like		
GIGANTEA/ GLYMA_20G170000v4, GII, GIL1, GIL2, GIb, GmGIb	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	protein GIGANTEA	Chromosome 20, NC_038256.2	Кодування білку
LOC100781641/ GLYMA_16G163200v4, GI3, GIc, gigantea	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	protein GIGANTEA	Chromosome 16, NC_038252.2	Кодування білку
LOC121173211	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	protein GIGANTEA-like	Chromosome 2, NC_016089.4	Кодування білку
E1/ GLYMA_06G207800v4, e1-as, e1-fs, e1-re	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	transcription factor E1	Chromosome 6, NC_038242.2	Транскрип- ційний фактор
E2/ GLYMA_10G221500v4, GI2, GIGANTEA, GmGI3, GmGIa	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	protein GIGANTEA	Chromosome 10, NC_038246.2	Кодування білку
E3, / PHYA3, GLYMA_19G224200v4, GmPhyA3	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	phytochrome A-2- like	Chromosome 19, NC_038255.2	Кодування білку
E4/ GLYMA_20G090000v4, GmphyA2, PHYA2, phyA	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	phytochrome A	Chromosome 20, NC_038256.2	Кодування білку
FUSA1/ GLYMA_17G137600v4, cEF-G	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	elongation factor G-1	Chromosome 17, NC_038253.2	Транскрип- ційний фактор
E9 / FT2A, GLYMA_16G150700v4, FT, FT3, FTL3, GmFT2a	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	protein FLOWERING LOCUS T	Chromosome 16, NC_038252.2	Кодування білку
LOC100814582/ GLYMA_16G010400v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	protein PHYTOCHROME- DEPENDENT LATE- FLOWERING	Chromosome 16, NC_038252.2	Кодування білку
LOC100810803/ GLYMA_07G042100v4	<i>Glycine max</i> L. <i>Merr</i>	protein PHYTOCHROME- DEPENDENT LATE- FLOWERING	Chromosome 7, NC_038243.2	Кодування білку

ДОДАТОК В



Рис 1. Етиольовані проростки гороху посівного за опромінення селективним світлом: ЧС (660 ± 10 нм), ЗС (530 ± 10 нм), СС (450 ± 10 нм); інтенсивність освітлення 120 мВт/м², розподіл фотонів $0,45-0,65$ мкмоль·с·м².



Рис 2. Етиольовані проростки гороху посівного за опромінення селективним світлом: контроль – без опромінення, ЧС (660 ± 10 нм), ЗС (530 ± 10 нм), СС (450 ± 10 нм); інтенсивність освітлення 120 мВт/м², розподіл фотонів $0,45-0,65$ мкмоль·с·м².



Рис 3. Етиольовані проростки сої культурної та гороху посівного за опромінення селективним світлом

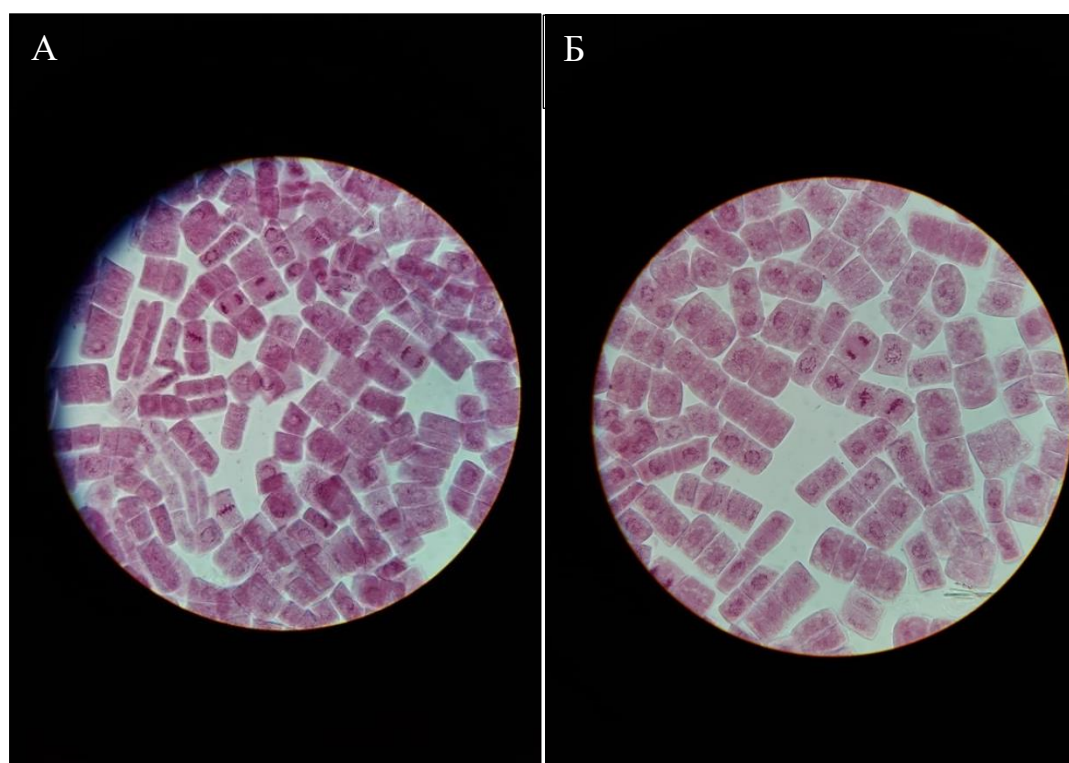


Рис 4. Меристематичні клітини коренів етиольованих проростків гороху посівного (А) та сої культурної (Б)



Рис 5. Проростки досліджуваних рослин за опромінення білим світлом та селективним світлом в умовах світлокультури (температура 20-22°C, фотоперіод 16 годин; інтенсивність освітлення 750 мВт/м², розподіл фотонів 2,81-4,07 мкмоль·с·м²)



Рис 6. Проростки сої культурної (А) та гороху посівного (Б), культивовані в умовах світлокультури (температура 20-22°C, фотоперіод 16 годин; Інтенсивність освітлення 750 мВт/м², розподіл фотонів 2,81-4,07 мкмоль·с·м²)

ДОДАТОК Г

**АКТ ВПРОВАДЖЕННЯ**

результатів дисертаційного дослідження аспірантки кафедри фізіології та біохімії рослин і мікроорганізмів біологічного факультету Батусвої Євгенії Дмитрівни на тему «Роль селективного світла в регуляції морфогенетичних та біосинтетичних процесів рослин різних фотоперіодичних груп на ранніх етапах онтогенезу»

Впроваджено : на кафедрі фізіології та біохімії рослин та мікроорганізмів Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна (протокол від 21 вересня 2023 № 3)

В роботі представлено результати комплексного дослідження фотоопромінення селективним світлом різних спектрів ЧС $\lambda = 660$ нм, ЗС $\lambda = 530$ нм, СС $\lambda = 450$ нм на ростові, морфогенетичні та біосинтетичні процеси в проростках бобових рослин з контрастною фотоперіодичною реакцією. Встановлено, що реакція проростків на фотовплив залежить від їх фотоперіодичної чутливості, що є генетично детермінованою ознакою. Світловий сигналінг у проростках бобових з різною фотоперіодичною реакцією реалізується через інші сигнальні системи вищих рослин – трофічну, фітогормональні та деякі компоненти антиоксидантної системи.

Включено : результати роботи впроваджені у навчальний процес та використовуються при викладанні з нормативного курсу «Фізіологія та біохімія рослин» (лекційні та лабораторні заняття); спеціальних курсів «Внутрішньоклітинні сигнальні системи рослин та механізми адаптивності рослин і мікроорганізмів» та «Системність регуляції онтогенезу рослин», спецпрактикуму «Методи культури *in vitro* вищих рослин» для студентів біологічного факультету першого (бакалаврського) та другого (магістерського) освітньо-кваліфікаційного рівня за освітньо-професійною програмою підготовки спеціальність 091 – «Біологія» та при викладанні спеціального курсу «Фітобіотехнології» (лекційні та практичні заняття) для студентів першого (бакалаврського) освітньо-кваліфікаційного рівня за освітньо-професійною програмою підготовки спеціальність 162 «Біотехнології та біоінженерія».

Базова установа, яка здійснює впровадження : Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна.

Декан біологічного факультету

Юрій ГАМУЛЯ

Онлайн сервіс створення та перевірки кваліфікованого та удосконаленого електронного підпису

ПРОТОКОЛ
створення та перевірки кваліфікованого та удосконаленого електронного підпису

Дата та час: 13:39:11 14.11.2023

Назва файлу з підписом: Диссертация _Батуева.pdf.asics
Розмір файлу з підписом: 6.0 МБ

Перевірені файли:
Назва файлу без підпису: Диссертация _Батуева.pdf
Розмір файлу без підпису: 6.0 МБ

Результат перевірки підпису: Підпис створено та перевірено успішно. Цілісність даних підтверджено

Підписувач: Батуєва Євгенія Дмитрівна
П.І.Б.: Батуєва Євгенія Дмитрівна
Країна: Україна
РНОКПП: 3524306269

Час підпису (підтверджено кваліфікованою позначкою часу для підпису від Надавача): 13:39:06
14.11.2023

Сертифікат виданий: "Дія". Кваліфікований надавач електронних довірчих послуг
Серійний номер: 382367105294AF97040000005668CF00462A9D01
Тип носія особистого ключа: ЗНКІ криптомодуль ІІТ Гряда-301
Алгоритм підпису: ДСТУ-4145
Тип підпису: Кваліфікований
Тип контейнера: Підпис та дані в CMS-файлі (CAAdES)
Формат підпису: З повними даними ЦСК для перевірки (CAAdES-X Long)
Сертифікат: Кваліфікований