
Физиология и клеточная биология

PHYSIOLOGY AND CELL BIOLOGY

УДК 581.14:577.175.1:621.321

ВЛИЯНИЕ ПОЛИХРОМАТИЧЕСКОГО LED-ОСВЕЩЕНИЯ С РАЗЛИЧНЫМ СООТНОШЕНИЕМ КРАСНОГО И СИНЕГО ДИАПАЗОНОВ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ *ARABIDOPSIS THALIANA* ДИКОГО ТИПА И МУТАНТОВ *wei8-1tar1-1* И *ahk2*

Т. Н. КУДЕЛИНА¹⁾, А. С. КРИВОБОК²⁾, Т. Н. БИБИКОВА³⁾, О. В. МОЛЧАН¹⁾

¹⁾Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси,
ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Беларусь

²⁾Институт медико-биологических проблем РАН, Хорошевское шоссе, 76а, 123007, г. Москва, Россия

³⁾Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
Ленинские горы, 1, 119991, г. Москва, Россия

Аннотация. Изучено влияние полихроматического LED-освещения, включающего все области видимой части спектра, с варьируемым (от 1 до 6) соотношением красного и синего диапазонов (К/С) на рост и развитие растений *Arabidopsis thaliana* дикого типа и мутантов *wei8-1tar1-1* и *ahk2*. При полихроматическом LED-освещении с К/С = 4 у растений *A. thaliana* дикого типа отмечено увеличение массы растения, содержания фотосинтетических пигментов, поверхностной плотности листьев, длины главного корня, количества и длины боковых корней. Установлено, что дальнейшее увеличение соотношения К/С до значения К/С = 6 не приводит к большей активации физиолого-биохимических процессов. Показано ключевое значение гистидинкиназы АНК2 и участие белков ТАА и TAR1 в стимуляции роста вегетативных органов и формирования фотосинтетического аппарата у растений *A. thaliana* в ответ на повышение доли красного света и увеличение соотношения К/С в сложных полихроматических композициях.

Ключевые слова: LED-освещение; красный свет; синий свет; триптофанамиотрансфераза; ТАА; TAR1; гистидинкиназа; АНК2; *Arabidopsis thaliana*; мутант *wei8-1tar1-1*; мутант *ahk2*; фотосинтетический аппарат.

Образец цитирования:

Куделина ТН, Кривобок АС, Бибикина ТН, Молчан ОВ. Влияние полихроматического LED-освещения с различным соотношением красного и синего диапазонов на рост и развитие растений *Arabidopsis thaliana* дикого типа и мутантов *wei8-1tar1-1* и *ahk2*. *Экспериментальная биология и биотехнология*. 2025;2:4–15.
EDN: FHRWXY

For citation:

Kudelina TN, Krivobok AS, Bibikova TN, Molchan OV. Effect of polychromatic LED lighting with various red – blue ratio on the growth and development of *Arabidopsis thaliana* wild type plants and *wei8-1tar1-1* and *ahk2* mutants. *Experimental Biology and Biotechnology*. 2025;2:4–15. Russian.
EDN: FHRWXY

Сведения об авторах см. на с. 15.

Information about the authors see p. 15.

Благодарность. Работа выполнена при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (гранты № Б19РМ-065 и Б21М-097) и Российского фонда фундаментальных исследований (грант № Бел_мол_а 19-54-04015), а также в рамках государственной программы «Наукоемкие технологии и техника» (научно-исследовательская работа «Разработать критерии адаптации растений к условиям искусственных миниэкосистем», № гос. регистрации 20240098).

EFFECT OF POLYCHROMATIC LED LIGHTING WITH VARIOUS RED – BLUE RATIO ON THE GROWTH AND DEVELOPMENT OF *ARABIDOPSIS THALIANA* WILD TYPE PLANTS AND *wei8-1tar1-1* AND *ahk2* MUTANTS

T. N. KUDELINA^a, A. S. KRIVOBOK^b, T. N. BIBIKOVA^c, O. V. MOLCHAN^a

^aV. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany, National Academy of Sciences of Belarus,
27 Akademichnaja Street, Minsk 220072, Belarus

^bInstitute of Biomedical Problems, Russian Academy of Sciences,
76a Horoshevskoe Highway, Moscow 123007, Russia

^cLomonosov Moscow State University, 1 Leninskie Gory, Moscow 119991, Russia

Corresponding author: T. N. Kudelina (10tan10@mail.ru)

Abstract. The effect of polychromatic LED lighting, including all regions of the visible spectrum, with a variable (from 1 to 6) red – blue ratio (R/B) on the growth of *Arabidopsis thaliana* wild type plants and *wei8-1tar1-1* and *ahk2* mutants was studied. Under polychromatic LED lighting with a R/B = 4, *A. thaliana* wild type plants showed an increase in plant weight, content of photosynthetic pigments, surface density of leaves, length of the main root, and the number and length of lateral roots. A further increase in the R/B ratio to R/B = 6 did not lead to greater activation of physiological and biochemical processes. The key importance of histidine kinase AHK2 and the participation of TAA and TAR1 proteins in the stimulation of vegetative organ growth and photosynthetic apparatus formation in *A. thaliana* plants in response to an increase in the red level and the R/B ratio in complex polychromatic compositions was shown.

Keywords: LED lighting; red light; blue light; tryptophan aminotransferase; TAA; TAR1; histidine kinase; AHK2; *Arabidopsis thaliana*; *wei8-1tar1-1* mutant; *ahk2* mutant; photosynthetic apparatus.

Acknowledgements. The work was carried out with the financial support of the Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research (grants No. B19RM-065 and B21M-097) and the Russian Foundation for Basic Research (grant No. Bel_mol_a 19-54-04015), as well as within the framework of the state programme «Science-intensive technologies and equipment» (research work «Develop criteria for plant adaptation to the conditions of artificial mini-ecosystems», state registration No. 20240098).

Введение

Светильники на основе светодиодов (*light emission diodes*, LED) обладают многочисленными преимуществами и огромным потенциалом для использования в качестве дополнительных или основных источников освещения растений [1–5]. Они позволяют получать свет с практически любым спектральным составом в области физиологически активной радиации и тем самым создавать спектр для регуляции определенных биологических процессов [6]. Главным достоинством LED-освещения является возможность эффективной оптимизации световых режимов культивирования в течение суточного цикла и онтогенеза в целом [2]. Однако, несмотря на то что исследовать влияние LED-освещения на различные аспекты ростовых и физиолого-биохимических процессов растений начали достаточно давно, многие вопросы остаются нерешенными [1]. В частности, не выявлены оптимальные для разных растений и целей культивирования соотношения длин волн в полихроматических спектрах освещения. Тем не менее установлено, что свет – один из самых важных, эффективных и экологически безопасных факторов регуляции морфогенеза различных культур, поскольку рост, развитие и метаболизм растений значительно изменяются под воздействием освещения разного спектрального состава [1]. Возможно, это происходит в результате влияния света на фитогормональную систему. Например, известно, что многие аспекты метаболизма и регуляции двух важнейших групп гормонов растений, ауксинов и цитокининов, являются светозависимыми [7; 8]. Световые сигналы окружающей среды оказывают влияние на синтез, транспорт и распределение ауксина у растений, а также реакцию на него в отдельных клетках [7]. Цитокинины

могут имитировать эффект освещения и способствовать формированию ряда свойств, характерных для проростков, выращенных на свету, т. е. в некоторых случаях они заменяют освещение, по крайней мере частично [9]. Предполагается, что действие света и цитокининов осуществляется через общие промежуточные звенья сложной цепочки передачи сигналов, которые пока точно не установлены [8]. Так, свет может оказывать значительное влияние на функционирование фитогормональных систем, взаимодействие которых играет ключевую роль в онтогенезе растений. В большей степени пластичность роста и развития растений достигается за счет световой модуляции сигнальных систем ауксинов и цитокининов [7; 9].

Таким образом, механизмы влияния на растительный организм отдельных диапазонов излучения и их соотношения в полихроматических спектрах требуют дальнейшего изучения и представляют значительный фундаментальный и прикладной интерес [1]. Важной задачей видится определение механизмов взаимодействия светового и фитогормонального сигналов.

В качестве модельного объекта для изучения физиологии растений широко используется арабидопсис (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.). Анализ процессов роста и развития мутантов *A. thaliana* с избирательным подавлением функции индивидуальных генов или групп генов является одним из ключевых подходов при исследовании влияния на растительный организм внешних факторов. По этой причине целью данной работы было оценить влияние полихроматического LED-освещения с различным соотношением красного и синего диапазонов (К/С) на морфогенез растений *A. thaliana* дикого типа, а также мутантов *wei8-1tar1-1* с пониженным содержанием ауксинов и мутантов *ahk2* с инактивированным геном рецептора цитокининов – гистидинкиназы АНК2.

Материалы и методы исследования

Объектом исследования являлись растения *A. thaliana* дикого типа (экотип Columbia-0), мутанты *wei8-1tar1-1*, семена которых были предоставлены кафедрой биологии растений и микроорганизмов Университета штата Северная Каролина (США) [10], и мутанты *ahk2*, полученные лабораторией экспрессии генома растений Института физиологии растений имени К. А. Тимирязева РАН из коллекции семян ABRC Университета штата Огайо (США) [11]. Мутанты *wei8-1tar1-1* ввиду отсутствия ключевых ферментов основного ТАА/YUC-пути синтеза ауксина, триптофанаминотрансфераз ТАА и TAR1, были установлены по продуктам ферментативной реакции с помощью метода высокоэффективной жидкостной хроматографии с масс-спектрометрией. Они характеризуются более низким уровнем индолил-3-уксусной кислоты и при этом имеют минимальные фенотипические отличия от растений дикого типа [10]. У инсерционных нокаут-мутантов *ahk2* с инактивированным геном гистидинкиназы АНК2 мутантные аллели были идентифицированы с использованием праймеров методом полимеразной цепной реакции [11]. Растения *A. thaliana* дикого типа рассматривали как пример сбалансированной и отлаженной работы всех участников ауксинового и цитокининового ответа. В работе использовали модифицированный способ культивирования арабидопсиса в стерильных условиях на фитогеле, при котором вся корневая система в процессе вегетации располагается вдоль поверхности водопроницаемой гидратцеллюлозной пленки [12]. Растения выращивали в стерильной питательной среде Мурасиге и Скуга на основе фитогеля в квадратных (120 × 120 мм) чашках Петри на поверхности гидратцеллюлозной пленки. Перед посадкой семена стерилизовали и размещали на поверхности пленки из расчета два растения на чашку. Далее чашки на 4 сут помещали в холодильник (4 °С) для стратификации, после чего переносили в климатическую камеру (24 °С), где закрепляли в вертикальном положении. Растения освещали люминесцентными (LL) светильниками и LED-светильниками при 24-часовом фотопериоде. В спектральном составе регулируемого LED-освещения, содержащем все длины волн от 400 до 800 нм, варьировали соотношение К/С от К/С = 1 до К/С = 6 при суммарной доле красного и синего света ($73,0 \pm 2,6$) % от общей плотности потока фотонов, равной $100 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ (см. таблицу, рис. 1). При LL-освещении плотность потока фотонов также составляла $100 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Спектральные характеристики освещения определяли с использованием спектрорадиометра МС-12 (Институт прикладных физических проблем имени А. Н. Севченко БГУ, Беларусь).

После прорастания семян начиная с 3-х суток чашки фотографировали раз в сутки, затем в серии последовательных изображений с помощью графического редактора *GIMP* определяли длину главного корня, количество и длину боковых корней. На 25-е сутки вегетации оценивали сухую массу корней и розетки листьев, количество, площадь и поверхностную плотность листьев¹, содержание и соотношение фотосинтетических пигментов [13].

В рамках исследования проведено пять повторных экспериментов в пять отдельных периодов времени. В общей сложности для каждого варианта освещения использовано 20 растений.

¹Терминология количественных характеристик при изучении роста, продуктивности и фотосинтеза сельскохозяйственных растений : метод. указания / ВАСХНИЛ, ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова ; сост.: М. И. Зеленский, О. Д. Быков. Л. : ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова, 1982. 45 с.

Характеристика вариантов освещения
Characteristics of lighting options

Характеристика освещения	Диапазон длин волн, нм	Вариант освещения				
		LL	LED1	LED2	LED3	LED4
Доля красного света в общей плотности потока фотонов, %	400–499	24 ± 1	35 ± 3	25 ± 1	$15,0 \pm 0,6$	$11,0 \pm 0,5$
	500–599	21 ± 5	15 ± 2	14 ± 2	14 ± 2	14 ± 1
	600–699	51 ± 1	38 ± 3	50 ± 3	60 ± 2	63 ± 2
	700–800	$4,0 \pm 0,5$	12 ± 1	11 ± 1	11 ± 1	12 ± 1
Соотношение К/С	—	2	1	2	4	6

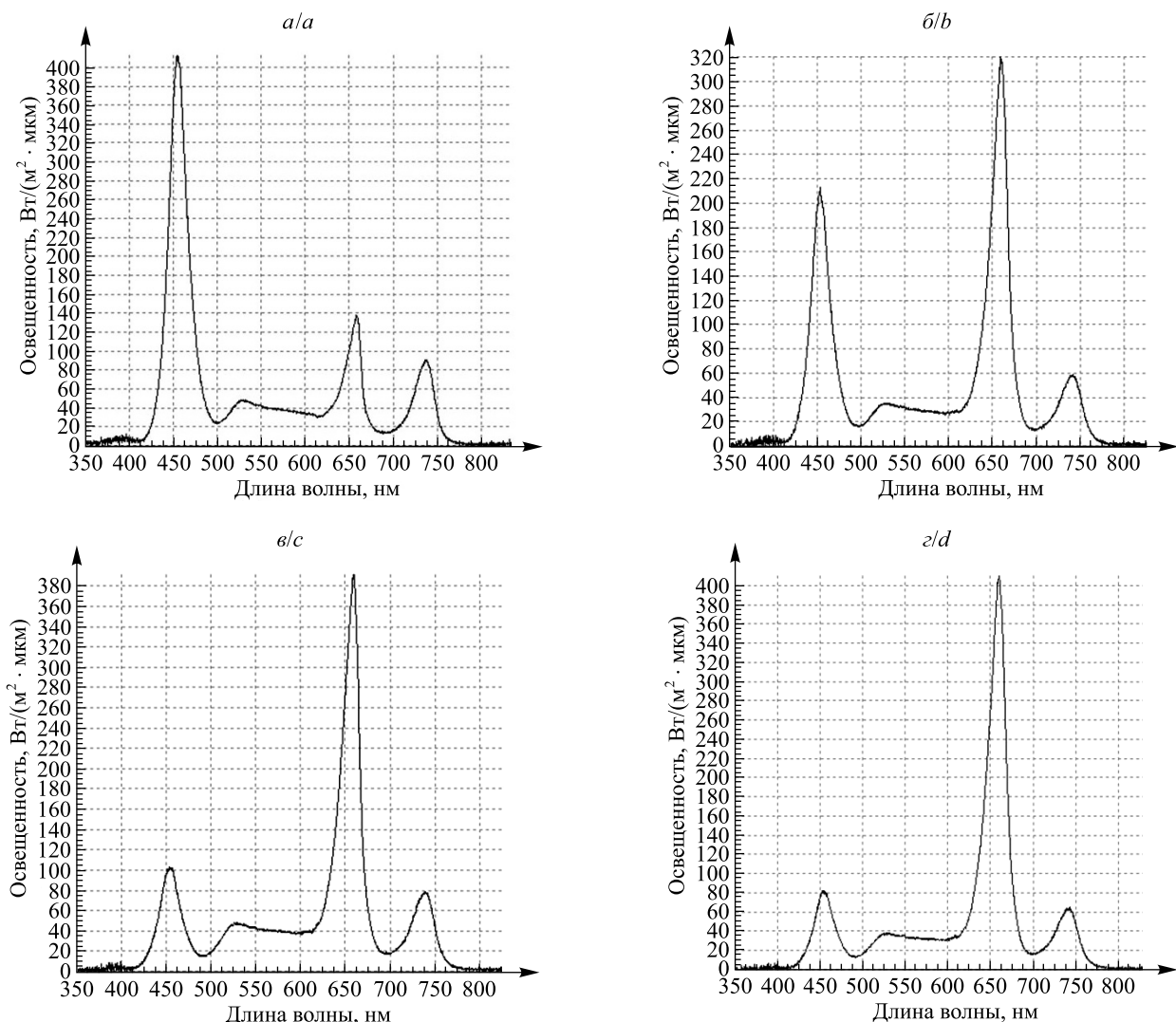


Рис. 1. Спектры LED-освещения: а – LED1; б – LED2; в – LED3; г – LED4

Fig. 1. Spectra of LED lighting: a – LED1; b – LED2; c – LED3; d – LED4

Статистическую обработку экспериментальных данных выполняли в программах *Excel 2019 (Microsoft)* и *Statistica* (версия 8; *StatSoft*). Данные проверяли на нормальность распределения (тест Шапиро – Уилка) и однородность дисперсии (тест Левена). Статистический анализ проводили с использованием метода однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA, $p \leq 0,05$). Средние значения нормально распределенных данных сравнивали с помощью t -критерия Стьюдента².

На графиках приведены средние значения и ошибка средней величины ($X \pm S_x$).

²Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика : учеб. пособие для биол. фак. ун-тов. 3-е изд., испр. Минск : Выш. шк., 1973. 320 с.

Результаты и их обсуждение

Самым большим накоплением сухой массы корней и розетки листьев, максимальными количеством, площадью и поверхностной плотностью листьев характеризовались растения *A. thaliana* дикого типа при LED3- и LED4-освещении (рис. 2). У мутантов *wei8-1tar1-1* при LED3- и LED4-освещении сухая масса и поверхностная плотность листьев были значительно меньше таковых у растений дикого типа, тогда как при LED1- и LED2-освещении различия между диким типом и мутантом практически отсутствовали. Это обстоятельство может указывать на то, что максимальный стимулирующий эффект, оказываемый полихроматическим LED-освещением с преобладанием красного диапазона и высоким соотношением К/С в спектре (варианты LED3 и LED4) на накопление сухой массы, скорее всего, достигается при активации пути синтеза ауксинов с участием белков TAA и TAR1. В то же время мутанты *ahk2* характеризовались наибольшим накоплением сухой массы, максимальными количеством и площадью листьев при LED1-освещении, а при LED2-, LED3- и LED4-освещении практически не различались по данным параметрам, т. е. повышение доли красного света и увеличение соотношения К/С в спектре не стимулировали рост мутантов *ahk2*. Также при LED2-, LED3- и LED4-освещении отмечена значительно меньшая вегетативная масса мутантов *ahk2* по сравнению с таковой растений дикого типа. Наблюдаемые эффекты могут указывать на важную роль гистидинкиназы АНК2, рецептора цитокининов, в стимуляции роста растений при действии света с повышенным соотношением К/С. Предложенная гипотеза согласуется с имеющимися в литературе данными о значимом участии цитокининов в формировании фотосинтетического аппарата (ФСА), фотосинтетических процессах и продуктивности растений [14].

Накопление сухой массы растением может характеризовать активность ФСА. Важным показателем, определяющим его работу, является количество фотосинтетических пигментов – хлорофиллов и каротиноидов. Освещение разного спектрального состава влияет на их синтез и функционирование всего ФСА [15]. В настоящей работе варианты освещения с К/С = 4 и К/С = 6 стимулировали образование каротиноидов и хлорофилла *a* у растений *A. thaliana* дикого типа, содержание хлорофилла *b* не зависело от спектрального состава света (рис. 3). Поскольку при LED3- и LED4-освещении также отмечено большее накопление сухой массы розетки листьев, увеличение содержания фотосинтетических пигментов при данных вариантах освещения, скорее всего, было обусловлено стимуляцией фотосинтетической активности полихроматическим светом с повышенным соотношением К/С. Важным показателем состояния пула фотосинтетических пигментов является соотношение хлорофилла *a* и хлорофилла *b*, которое обычно составляет около 3 отн. ед. [16]. В настоящем исследовании соотношение хлорофилла *a* и хлорофилла *b* в листьях растений *A. thaliana* дикого типа также было выше при LED3- и LED4-освещении по сравнению с таковым при других вариантах освещения. Соотношение хлорофиллов и каротиноидов практически не зависело от спектра освещения. Увеличение содержания хлорофилла *a* и соотношения хлорофилла *a* и хлорофилла *b* при использовании освещения с К/С = 4 и К/С = 6, вероятно, было связано с ростом числа пигмент-белковых комплексов [17; 18], а также с изменением их пигментного состава.

У мутантов *wei8-1tar1-1* LED3- и LED4-освещение также стимулировало образование хлорофилла *a* и хлорофилла *b* по сравнению с эффектами LED1- и LED2-освещения. Соотношение хлорофилла *a* и хлорофилла *b* не изменялось, т. е. увеличение количества пигмент-белковых комплексов не сопровождалось изменением их пигментного состава. У мутантов *ahk2*, наоборот, при LED3- и LED4-освещении содержание хлорофиллов было меньше, чем при LED1- и LED2-освещении, при этом соотношение хлорофилла *a* и хлорофилла *b* не менялось. Таким образом, предполагается, что отсутствие ферментов синтеза ауксина TAA и TAR1 снижало эффективность образования дополнительных пигмент-белковых комплексов и предотвращало изменение их структуры при действии света с повышенным соотношением К/С. Полученные результаты также свидетельствуют о ключевой роли гистидинкиназы АНК2 в регуляции формирования ФСА светом с высокой долей красной области в спектре. Кроме того, стоит отметить, что достоверных различий в эффектах, оказываемых LED3- и LED4-освещением на рост растений и формирование пула фотосинтетических пигментов, ни у растений дикого типа, ни у мутантов не выявлено.

Хорошо известно, что ауксин и цитокинин являются ключевыми гормонами, которые контролируют клеточную архитектуру первичного корня и образование новых боковых корней у растений *A. thaliana*. В настоящей работе длина главного корня у растений дикого типа и мутантных растений до 6-х суток различалась незначительно, но начиная с 7-х суток значение данного параметра у образцов дикого типа становится достоверно больше, чем у мутантов (рис. 4, *a*, *в*, *д*, *ж*, *и*). К 12-м суткам у растений дикого типа и мутантов *wei8-1tar1-1* при LED3- и LED4-освещении главный корень был длиннее, чем при других вариантах освещения. Важно отметить, что мутанты *ahk2* имели максимальные различия с растениями дикого типа, особенно при LED3- и LED4-освещении, в то время как мутанты *wei8-1tar1-1* меньше отличались. У мутантов *ahk2* максимальная длина главного корня отмечена при LED1- и LED2-освещении, что, возможно, обусловлено активацией при освещении с более высокой долей синего света общих для цитокининов и криптохромов промежуточных посредников передачи сигналов, не связанных с активностью гистидинкиназ [8].

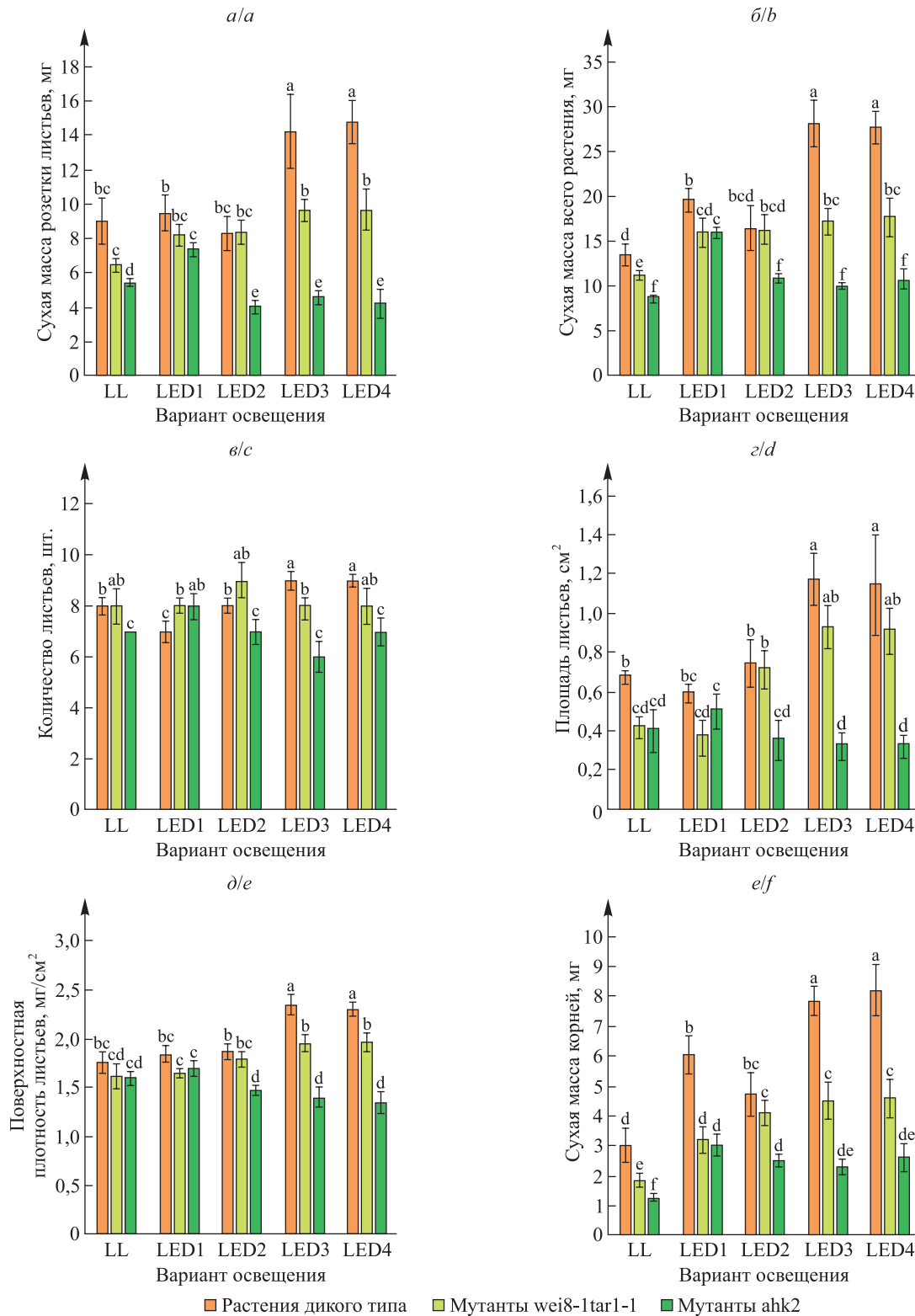


Рис. 2. Влияние полихроматического LED-освещения с различным соотношением К/С на накопление сухой массы розетки листьев (а) и сухой массы всего растения (б), количество (в), площадь (г) и поверхностную плотность (д) листьев, сухую массу корней (е) у 25-дневных растений *A. thaliana* дикого типа и мутантов *wei8-1tar1-1* и *ahk2*. Разными буквами обозначены статистически достоверно различающиеся значения каждого параметра ($p \leq 0,05$)

Fig. 2. Effect of polychromatic LED lighting with different red – blue ratio (R/B) on the accumulation of dry mass of leaf rosettes (a) and dry mass of whole plant (b), the number (c), area (d) and surface density (e) of leaves, dry mass of roots (f) in 25-day-old *A. thaliana* wild type plants and *wei8-1tar1-1* and *ahk2* mutants. Different letters indicate statistically significant differences in the values of each parameter ($p \leq 0.05$)

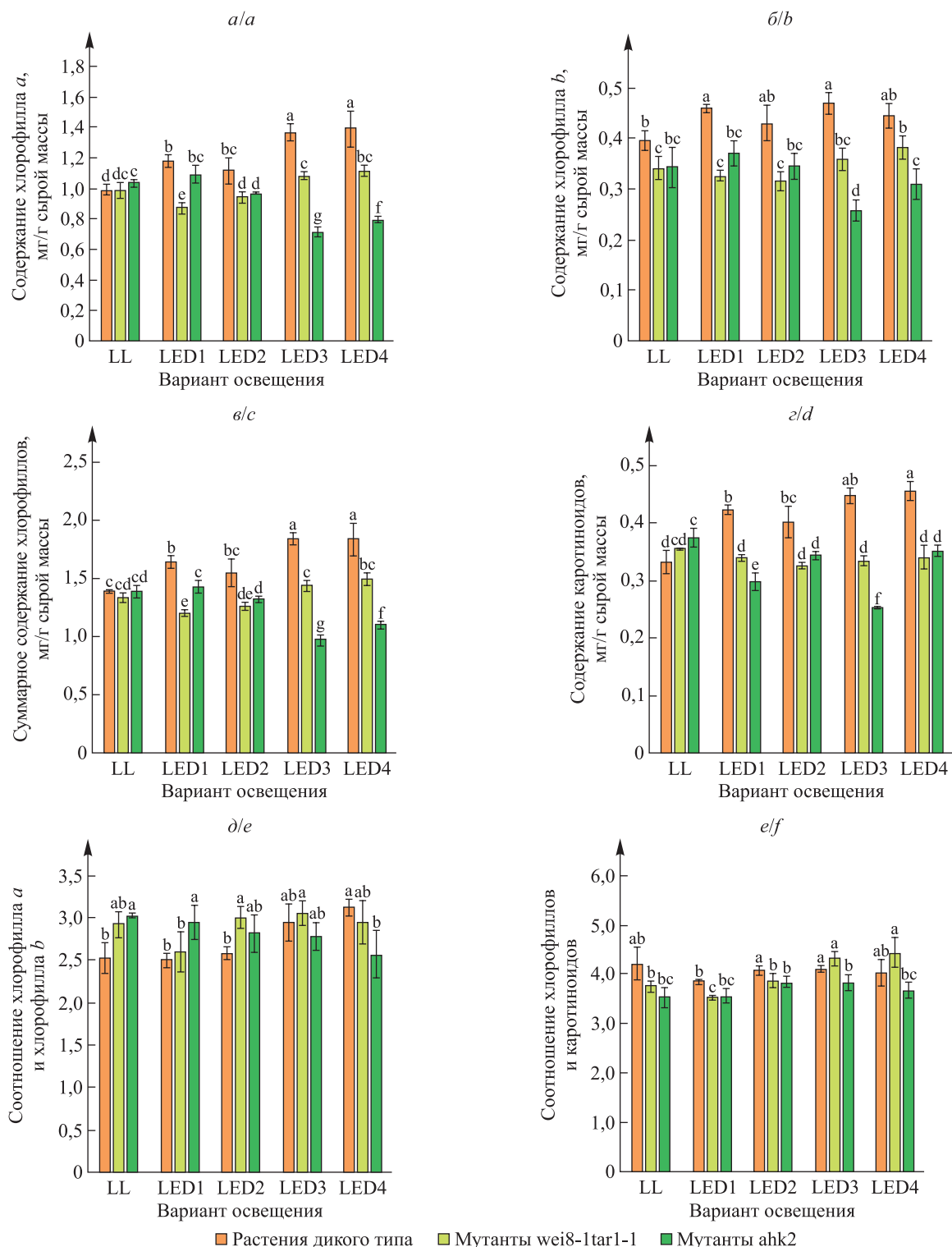


Рис. 3. Влияние полихроматического LED-освещения с различным соотношением К/С на содержание фотосинтетических пигментов в листьях 25-дневных растений *A. thaliana* дикого типа и мутантов *wei8-1tar1-1* и *ahk2*: *a* – содержание хлорофилла *a*; *б* – содержание хлорофилла *b*; *в* – суммарное содержание хлорофиллов; *г* – содержание каротиноидов; *д* – соотношение хлорофилла *a* и хлорофилла *b*; *е* – соотношение хлорофиллов и каротиноидов. Разными буквами обозначены статистически достоверно различающиеся значения каждого параметра ($p \leq 0,05$)

Fig. 3. Effect of polychromatic LED lighting with different R/B ratio on the content of photosynthetic pigments in leaves of 25-day-old *A. thaliana* wild type plants and *wei8-1tar1-1* and *ahk2* mutants: *a* – chlorophyll *a* content; *b* – chlorophyll *b* content; *c* – total chlorophyll content; *d* – carotenoid content; *e* – the ratio of chlorophyll *a* and chlorophyll *b*; *f* – the ratio of chlorophylls and carotenoids. Different letters indicate statistically significant differences in the values of each parameter ($p \leq 0.05$)

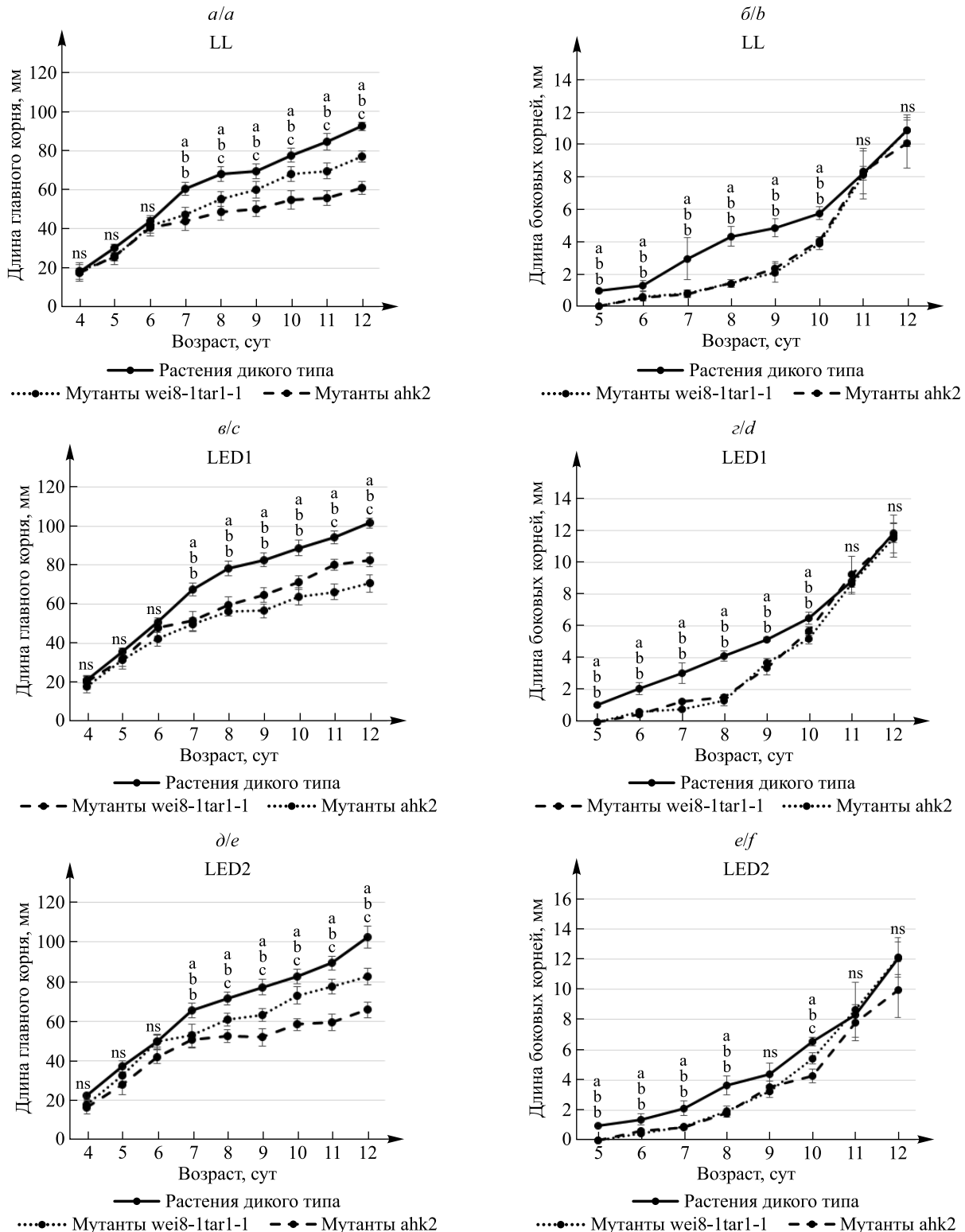


Рис. 4. Влияние полихроматического LED-освещения с различным соотношением К/С на длину главного (а, в, д) и боковых (б, г, е) корней у растений *A. thaliana* дикого типа и мутантов *wei8-1tar1-1* и *ahk2* различного возраста (начало).

Варианты освещения: а, б – LL; в, г – LED1; д, е – LED2. Разными буквами обозначены статистически достоверно различающиеся значения каждого параметра ($p \leq 0,05$).

Обозначение «ns» указывает на отсутствие достоверных различий между сравниваемыми значениями

Fig. 4. Effect of polychromatic LED lighting with different R/B ratio on the length of main (a, c, e) and lateral (b, d, f) roots in *A. thaliana* wild type plants and *wei8-1tar1-1* and *ahk2* mutants of different ages (beginning).

Lighting options: a, b – LL; c, d – LED1; e, f – LED2. Different letters indicate statistically significant differences in the values of each parameter ($p \leq 0.05$).

The notation «ns» indicates the absence of significant differences between the compared values

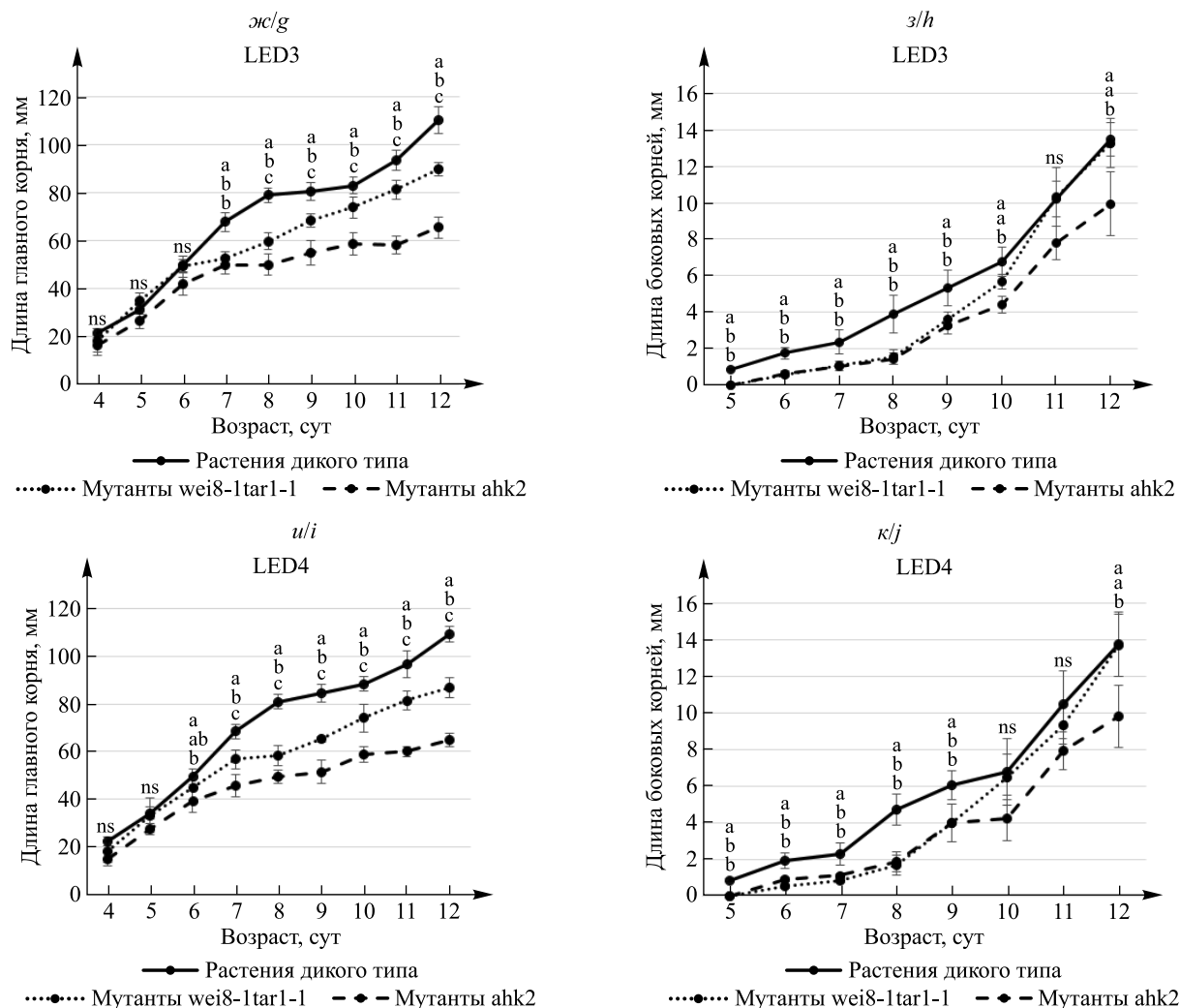


Рис. 4. Влияние полихроматического LED-освещения с различным соотношением К/С на длину главного (ж, и) и боковых (з, к) корней у растений *A. thaliana* дикого типа и мутантов wei8-1tar1-1 и ahk2 различного возраста (окончание).

Варианты освещения: ж, з – LED3; и, к – LED4. Разными буквами обозначены статистически достоверно различающиеся значения каждого параметра ($p \leq 0,05$).

Обозначение «ns» указывает на отсутствие достоверных различий между сравниваемыми значениями

Fig. 4. Effect of polychromatic LED lighting with different R/B ratio on the length of main (g, i) and lateral (h, j) roots in *A. thaliana* wild type plants and wei8-1tar1-1 and ahk2 mutants of different ages (ending).

Lighting options: g, h – LED3; i, j – LED4. Different letters indicate statistically significant differences in the values of each parameter ($p \leq 0.05$).

The notation «ns» indicates the absence of significant differences between the compared values

Образование и рост боковых корней в ответ на экологические сигналы позволяют растениям эффективно осваивать корнеобитаемую среду. Развитие корневой системы определяет перспективы роста растения и возможность обеспечения достаточного уровня поглощения воды и элементов минерального питания, позволяет прогнозировать адаптивный потенциал. Так, у растений *A. thaliana* дикого типа и мутантов wei8-1tar1-1 количество (рис. 5) и длина (рис. 4, б, з, е, з, к) боковых корней при LED3- и LED4-освещении были больше, чем при LED1- и LED2-освещении. Кроме того, у растений дикого типа при LED3- и LED4-освещении боковые корни образовывались на 5-е сутки, а при LED1- и LED2-освещении – на сутки позже. У мутантов ahk2, напротив, установлены образование большего количества боковых корней при LED1- и LED2-освещении и максимальная длина боковых корней при LED1-освещении. По сравнению с LL-освещением наиболее эффективными для образования и роста боковых корней у растений *A. thaliana* дикого типа были все варианты LED-освещения, у мутантов wei8-1tar1-1 – LED3- и LED4-освещение, у мутантов ahk2 – только LED1-освещение. Важно обратить внимание на то, что отсутствие белков TAA и TAR1 не было значимым для стимуляции удлинения боковых корней светом с высоким соотношением К/С, так как мутанты wei8-1tar1-1 по данному параметру не отличались от растений дикого типа при всех вариантах освещения. Вместе с тем количество боковых корней у мутантов wei8-1tar1-1 было меньше, чем у растений дикого типа, особенно при LED3- и LED4-освещении. У мутантов ahk2 при LED3- и LED4-освещении отмечено уменьшение как длины, так и количества боковых корней.

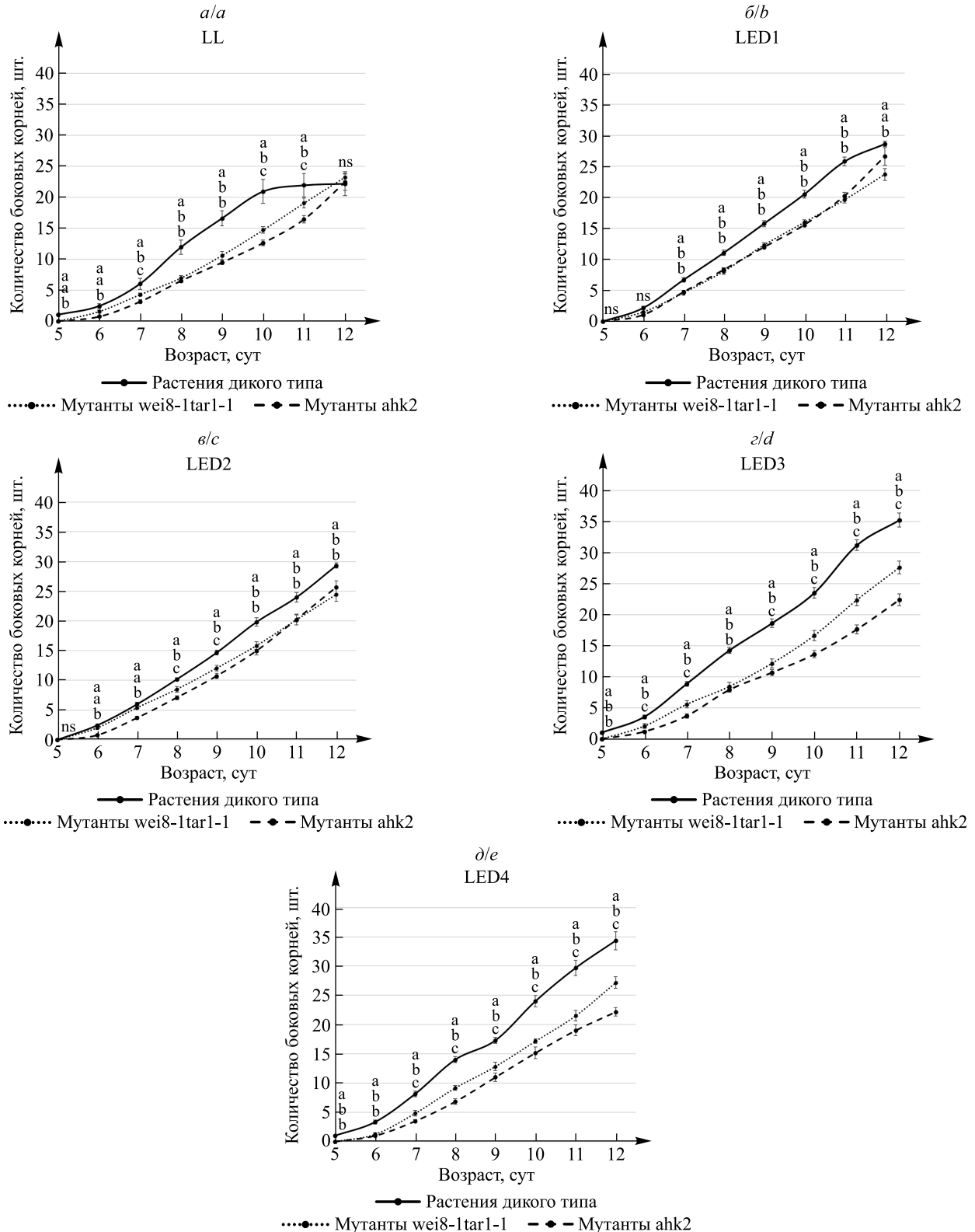


Рис. 5. Влияние полихроматического LED-освещения с различным соотношением К/С на количество боковых корней у растений *A. thaliana* дикого типа и мутантов *wei8-1tar1-1* и *ahk2* различного возраста.

Варианты освещения: а – LL; б – LED1; в – LED2; г – LED3; д – LED4.

Разными буквами обозначены статистически достоверно различающиеся значения параметра ($p \leq 0,05$).

Обозначение «ns» указывает на отсутствие достоверных различий между сравниваемыми значениями

Fig. 5. Effect of polychromatic LED lighting with different R/B ratio on the number of lateral roots in *A. thaliana* wild type plants and *wei8-1tar1-1* and *ahk2* mutants of different ages.

Lighting options: a – LL; б – LED1; c – LED2; d – LED3; e – LED4.

Different letters indicate statistically significant differences in the values of parameter ($p \leq 0.05$).

The notation «ns» indicates the absence of significant differences between the compared values

Полученные данные, вероятнее всего, указывают на стимуляцию роста главного корня и образования, но не роста боковых корней светом с высоким соотношением К/С в результате активации триптофан-аминотрансфераз ТАА и TAR1. Отсутствие у мутантов *ahk2*, в отличие от растений *A. thaliana* дикого типа, увеличения длины главного корня, образования и роста боковых корней и накопления сухой массы корневой системы при LED3- и LED4-освещении с повышенным соотношением К/С, так же как и в случае с надземной частью растения, может свидетельствовать об участии рецепторов гистидинкиназы АНК2 в реализации эффектов освещения данного спектрального состава.

Заключение

Впервые изучено влияние полихроматических спектральных композиций, включающих все области видимой части спектра, с варьируемым соотношением К/С (от К/С = 1 до К/С = 6) на рост и развитие растений *A. thaliana* дикого типа и мутантов *wei8-1tar1-1* и *ahk2*. Увеличение доли красного света и соотношения К/С в полихроматических спектральных композициях до значений $(60 \pm 2) \%$ и К/С = 4 соответственно (вариант освещения LED3) приводило к увеличению массы растений, содержания хлорофиллов и каротиноидов, площади и поверхностной плотности листьев, длины главного корня, количества и длины боковых корней у растений *A. thaliana* дикого типа. Повышение доли красного света до $(63 \pm 2) \%$ и увеличение соотношения К/С до К/С = 6 (вариант освещения LED4) не сопровождалось большей, чем при LED3-освещении, стимуляцией ростовых процессов.

Скорее всего, при полихроматическом освещении с высоким соотношением К/С стимуляция накопления сухой массы надземной части и корней, увеличения площади и поверхностной плотности листьев, роста главного корня и образования боковых корней, повышения содержания фотосинтетических пигментов происходила с участием триптофанаминотрансфераз ТАА и TAR1, которые играют ключевую роль в образовании индолил-3-уксусной кислоты из триптофана через индолил-3-пировиноградную кислоту [19]. Менее эффективное, чем у растений *A. thaliana* дикого типа, увеличение данных показателей у мутантов *wei8-1tar1-1* свидетельствует о возможном участии белков ТАА и TAR1 в вышеперечисленных процессах, хотя, вероятно, при их отсутствии могут включаться другие пути синтеза или активации пула конъюгатов ауксина. В то же время значительное уменьшение сухой массы надземной части и корней, длины главного корня, количества и длины боковых корней, содержания фотосинтетических пигментов у мутантов *ahk2*, выращенных при освещении с высоким соотношением К/С, по сравнению с аналогичными параметрами растений дикого типа, возможно, указывает на ключевое значение гистидинкиназы АНК2 в регуляции роста вегетативных органов и формирования ФСА у растений *A. thaliana* светом с повышенным уровнем красного диапазона в спектре.

С определенной долей вероятности результаты, полученные на модельных растениях, таких как *A. thaliana*, могут быть применимы и к другим видам [20]. Сравнение данных, установленных для арабидопсиса и других культур, представляется важным для выявления общих и специфических механизмов фотоморфогенеза [21].

Библиографические ссылки

1. Sena S, Kumari S, Kumar V, Husen A. Light emitting diode (LED) lights for the improvement of plant performance and production: a comprehensive review. *Current Research in Biotechnology*. 2024;7:100184. DOI: 10.1016/j.crbiot.2024.100184.
2. Закурин АО, Щенникова АВ, Камионская АМ. Светокультура растениеводства защищенного грунта: фотосинтез, фотоморфогенез и перспективы применения светодиодов. *Физиология растений*. 2020;67(3):246–258. DOI: 10.31857/S0015330320030227.
3. Stamford JD, Stevens J, Mullineaux PM, Lawson T. LED lighting: a grower's guide to light spectra. *HortScience*. 2023;58(2):180–196. DOI: 10.21273/HORTSCI16823-22.
4. Paradiso R, Proietti S. 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*. 2022;41(2):742–780. DOI: 10.1007/s00344-021-10337-y.
5. Fylladitakis ED. Controlled LED lighting for horticulture: a review. *Open Journal of Applied Sciences*. 2023;13(2):175–188. DOI: 10.4236/ojapps.2023.132014.
6. Sipos L, Boros IF, Csambalik L, Székely G, Jung A, Balázs L. Horticultural lighting system optimization: a review. *Scientia Horticulturae*. 2020;273:109631. DOI: 10.1016/j.scienta.2020.109631.
7. Halliday KJ, Martínez-García JF, Josse E-M. Integration of light and auxin signaling. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*. 2009;1(6):a001586. DOI: 10.1101/cshperspect.a001586.
8. Vandenbussche F, Habricot Y, Condiff AS, Maldiney R, Van Der Straeten D, Ahmad M. HY5 is a point of convergence between cryptochrome and cytokinin signalling pathways in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*. 2007;49(3):428–441. DOI: 10.1111/j.1365-3113X.2006.02973.x.
9. Chory J, Reinecke D, Sim S, Washburn T, Brenner M. A role for cytokinins in de-etiolation in *Arabidopsis* (det mutants have an altered response to cytokinins). *Plant Physiology*. 1994;104(2):339–347. DOI: 10.1104/pp.104.2.339.

10. Stepanova AN, Robertson-Hoyt J, Yun J, Benavente LM, Xie D-Y, Doležal K, et al. TAA1-mediated auxin biosynthesis is essential for hormone crosstalk and plant development. *Cell*. 2008;133(1):177–191. DOI: 10.1016/j.cell.2008.01.047.
11. Данилова МН, Кудрякова НВ, Воронин ПЮ, Оельмюллер Р, Кузнецов ВВ, Кулаева ОН. Мембранные рецепторы цитокинина и их регуляторная роль в реакции растений *Arabidopsis thaliana* на фотоокислительный стресс в условиях водного дефицита. *Физиология растений*. 2014;61(4):466–475. DOI: 10.7868/S001533031404006X.
12. Кривобок АС, Коновалова ИО, Куделина ТН, Смолянина СО, Лиленберг АИ, Бибикина ТН. Применение гидратцеллюлозной пленки для исследования роста и развития корневой системы модельного растения *Arabidopsis thaliana* L. *Биомеханика*. 2020;36(1):36–43. EDN: SDXEBF.
13. von Wettstein D. Chlorophyll-letale und der submikroskopische Formwechsel der Plastiden. *Experimental Cell Research*. 1957;12(3):427–506. DOI: 10.1016/0014-4827(57)90165-9.
14. Cortleven A, Schmölling T. Regulation of chloroplast development and function by cytokinin. *Journal of Experimental Botany*. 2015;66(16):4999–5013. DOI: 10.1093/jxb/erv132.
15. Shafiq I, Hussain S, Raza MA, Iqbal N, Asghar MA, Raza A, et al. Crop photosynthetic response to light quality and light intensity. *Journal of Integrative Agriculture*. 2021;20(1):4–23. DOI: 10.1016/S2095-3119(20)63227-0.
16. Lichtenthaler HK. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*. 1987;148:350–382. DOI: 10.1016/0076-6879(87)48036-1.
17. Lichtenthaler HK, Babani F. Light adaptation and senescence of the photosynthetic apparatus. Changes in pigment composition, chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic activity. In: Papageorgiou GC, Govindjee, editors. *Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis*. Dordrecht: Springer; 2004. p. 713–736 (Advances in photosynthesis and respiration; volume 19). DOI: 10.1007/978-1-4020-3218-9_28.
18. Lichtenthaler HK, Babani F, Navrátil M, Buschmann C. Chlorophyll fluorescence kinetics, photosynthetic activity, and pigment composition of blue-shade and half-shade leaves as compared to sun and shade leaves of different trees. *Photosynthesis Research*. 2013;117(1–3):355–366. DOI: 10.1007/s11120-013-9834-1.
19. Brumos J, Robles LM, Yun J, Vu TC, Jackson S, Alonso JM, et al. Local auxin biosynthesis is a key regulator of plant development. *Developmental Cell*. 2018;47(3):306–318. DOI: 10.1016/j.devcel.2018.09.022.
20. Leonelli S. *Arabidopsis*, the botanical *Drosophila*: from mouse cress to model organism. *Endeavour*. 2007;31(1):34–38. DOI: 10.1016/j.endeavour.2007.01.003.
21. Spaninks K, van Lieshout J, van Ieperen W, Offringa R. Regulation of early plant development by red and blue light: a comparative analysis between *Arabidopsis thaliana* and *Solanum lycopersicum*. *Frontiers in Plant Science*. 2020;11:599982. DOI: 10.3389/fpls.2020.599982.

Получена 07.05.2025 / исправлена 06.06.2025 / принята 06.06.2025.
Received 07.05.2025 / revised 06.06.2025 / accepted 06.06.2025.

Авторы:

Татьяна Николаевна Куделина – научный сотрудник лаборатории биофотоники и стрессоустойчивости растений.
Анна Святославовна Кривобок – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории культивирования растений в системах жизнеобеспечения в автономных обитаемых сооружениях.
Татьяна Николаевна Бибикина – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник кафедры физиологии растений биологического факультета.
Ольга Викторовна Молчан – кандидат биологических наук, доцент; заведующий лабораторией биофотоники и стрессоустойчивости растений.

Authors:

Tatsiana N. Kudelina, researcher at the laboratory of biophotonics and plant stress resistance.
10tan10@mail.ru
<https://orcid.org/0009-0003-4217-4455>
Anna S. Krivobok, PhD (biology); senior researcher at the laboratory of plant cultivation in life support systems in autonomous residential buildings.
nuxin@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-7385-3958>
Tatiana N. Bibikova, PhD (biology); senior researcher at the department of plant physiology, faculty of biology.
bibikova@mail.bio.msu.ru
<https://orcid.org/0000-0003-4598-240X>
Olga V. Molchan, PhD (biology), docent; head of the laboratory of biophotonics and plant stress resistance.
olga_molchan@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-9673-4655>