

ОКИСЛИТЕЛЬНЫЙ СТАТУС ЗДОРОВЫХ И ИНФИЦИРОВАННЫХ ГРИБОМ *FUSARIUM OXYSPORUM* РАСТЕНИЙ ОГУРЦА *CUCUMIS SATIVUS* L. ПРИ РАЗНЫХ СООТНОШЕНИЯХ СИНЕГО СВЕТА В ПОЛНОСПЕКТРАЛЬНЫХ КОМПОЗИЦИЯХ LED-ОСВЕЩЕНИЯ

И. Н. ДОМАНСКАЯ¹⁾, Л. Ф. КАБАШНИКОВА¹⁾,
Л. В. ПАШКЕВИЧ¹⁾, Я. Н. АРТЕМЧУК¹⁾, О. В. МОЛЧАН²⁾

¹⁾Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси,
ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Беларусь

²⁾Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси,
ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Беларусь

Аннотация. Исследовано влияние синего света (СС) на окислительный статус здоровых и инфицированных грибным патогеном *Fusarium oxysporum* растений огурца. Установлено, что воздействие патогенного гриба на растения огурца проявляется в усилении синтеза вторичных метаболитов – фенольных соединений, включая гидроксикоричные кислоты. Зарегистрировано высокое содержание полифенолов в здоровых листьях огурца, выращенных при длительном и коротком освещении с долей СС 20 % в полноспектральных LED-композициях, а также в образцах, сформировавшихся при коротком освещении с долей СС 60 %. В растениях, культивированных при длительном освещении в режимах белого света и 60 % СС, по сравнению с контрольными образцами инфицирование грибом *F. oxysporum* вызвало усиление синтеза полифенолов в 2,3 и 5,0 раза соответственно. Разные режимы полноспектрального LED-освещения с варьируемым соотношением СС и продолжительностью действия отличаются по своему влиянию на реализацию иммунного ответа в листьях огурца при фузариозном увядании: интенсивность перекисного окисления липидов усиливалась только при коротком пребывании растений на LED-освещении. Использование длительного LED-освещения с высокой долей СС (60 %) привело к значительному увеличению в инфицированных листьях огурца антирадикальной активности и содержания вторичных метаболитов, что свидетельствует об активации системы антиоксидантной защиты в качестве адаптационного механизма защиты от фитопатогена.

Образец цитирования:

Доманская ИН, Кабашникова ЛФ, Пашкевич ЛВ, Артемчук ЯН, Молчан ОВ. Окислительный статус здоровых и инфицированных грибом *Fusarium oxysporum* растений огурца *Cucumis sativus* L. при разных соотношениях синего света в полноспектральных композициях LED-освещения. *Экспериментальная биология и биотехнология*. 2025;3:16–25. EDN: PURFRS

For citation:

Domanskaya IN, Kabashnikova LF, Pashkevich LV, Artemchuk YaN, Molchan OV. Oxidative status of healthy and fungus *Fusarium oxysporum* infected cucumber *Cucumis sativus* L. plants at different blue light ratio in full-spectrum LED lighting compositions. *Experimental Biology and Biotechnology*. 2025;3:16–25. Russian. EDN: PURFRS

Авторы:

Ирина Николаевна Доманская – кандидат биологических наук, доцент; старший научный сотрудник лаборатории прикладной биофизики и биохимии.

Людмила Федоровна Кабашникова – доктор биологических наук, член-корреспондент НАН Беларуси, доцент; заведующий лабораторией прикладной биофизики и биохимии.

Любовь Валерьевна Пашкевич – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории прикладной биофизики и биохимии.

Яна Николаевна Артемчук – младший научный сотрудник лаборатории прикладной биофизики и биохимии.

Ольга Викторовна Молчан – кандидат биологических наук, доцент; заведующий лабораторией водного обмена и фотосинтеза растений.

Authors:

Irina N. Domanskaya, PhD (biology), docent; senior researcher at the laboratory of applied biophysics and biochemistry. domanin07@mail.ru

Luidmila F. Kabashnikova, doctor of science (biology), corresponding member of the National Academy of Sciences of Belarus, docent; head of the laboratory of applied biophysics and biochemistry. kabashnikova@ibp.org.by

Lyubov V. Pashkevich, PhD (biology); senior researcher at the laboratory of applied biophysics and biochemistry. ljubi.k87@gmail.com

Yana N. Artemchuk, junior researcher at the laboratory of applied biophysics and biochemistry. yanaart222@gmail.com

Olga V. Molchan, PhD (biology), docent; head of the laboratory of water exchange and photosynthesis of plants. olga_molchan@mail.ru

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L.; *Fusarium oxysporum*; фенольные соединения; гидроксикоричные кислоты; перекисное окисление липидов; антирадикальная активность.

Благодарность. Работа выполнена в рамках государственной программы научных исследований «Биотехнологии-2» на 2021–2025 гг. (подпрограмма «Молекулярные и клеточные биотехнологии – 2»).

OXIDATIVE STATUS OF HEALTHY AND FUNGUS *FUSARIUM OXYSPORUM* INFECTED CUCUMBER *CUCUMIS SATIVUS* L. PLANTS AT DIFFERENT BLUE LIGHT RATIO IN FULL-SPECTRUM LED LIGHTING COMPOSITIONS

I. N. DOMANSKAYA^a, L. F. KABASHNIKOVA^a,
L. V. PASHKEVICH^a, Ya. N. ARTEMCHUK^a, O. V. MOLCHAN^b

^aInstitute of Biophysics and Cell Engineering, National Academy of Sciences of Belarus,
27 Akademichnaja Street, Minsk 220072, Belarus

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

Corresponding author: I. N. Domanskaya (domanin07@mail.ru)

Abstract. The effect of blue lighting (BL) on the oxidative status of healthy and fungal pathogen *Fusarium oxysporum* infected cucumber plants was studied. It was found that the impact of the pathogenic fungus on cucumber plants is manifested in increased synthesis of secondary metabolites – phenolic compounds, including hydroxycinnamic acids. A high content of polyphenols was recorded in healthy cucumber leaves under long and short lighting with a BL share of 20 % in full-spectrum LED compositions, as well as in samples formed under short lighting with a BL share of 60 %. In plants grown under long lighting in white light and 60 % BL modes, compared to control samples, infection with the fungus *F. oxysporum* caused an increase in the synthesis of polyphenols by 2.3 and 5.0 times, respectively. Different modes of full-spectrum LED lighting with a variable BL ratio and duration of action differ in their effect on the immune response in cucumber leaves during fusarium wilt: the intensity of lipid peroxidation increases only with a short stay of plants on LED lighting. The use of long LED lighting with a high BL share (60 %) leads to a significant increase in antiradical activity in infected cucumber leaves and the content of secondary metabolites, which indicates the activation of the antioxidant defense system as an adaptive mechanism of protection against phytopathogen.

Keywords: *Cucumis sativus* L.; *Fusarium oxysporum*; phenolic compounds; hydroxycinnamic acids; lipid peroxidation; antiradical activity.

Acknowledgements. This work was carried out within the framework of the state programme of scientific research «Biotechnology-2» for 2021–2025 (subprogramme «Molecular and cellular biotechnology – 2»).

Введение

Выращивание овощных культур, включая огурцы, часто происходит в теплицах с использованием светодиодной технологии. Ее преимуществами являются значительно улучшенная энергоэффективность освещения и возможность контролировать спектральный состав света в течение суточного цикла и онтогенеза растений. Применяемые в настоящее время светодиодные технологии весьма перспективны, они требуют научного обоснования и проверки качества LED-освещения. Спектральный состав света выступает важным фактором, определяющим морфогенез растения. Известно, что в процессе формирования растений *Arabidopsis thaliana* на светодиодном красном свете (КС) при варьировании соотношения КС и синего света (СС) от КС/СС = 1 до КС/СС = 5 стимулировались прибавка сухой массы растений, разрастание корней, стеблей и другие процессы [1], повышалось содержание хлорофилла, возрастала эффективность функционирования фотосистемы II, наблюдалось более раннее образование соцветий и увеличение их количества по сравнению с тем результатом, который достигался при использовании люминесцентного освещения [2]. Добавление СС оказывало позитивное влияние на развитие растений, а применение в светокультуре КС и СС имело синергетический эффект, причем оптимальное соотношение КС, дальнего красного света (ДКС) и СС для каждой культуры индивидуально [3; 4]. В работе [3] описано увеличение антиоксидантной способности листьев салата, шпината, капусты при выращивании на КС

с добавлением 17 % СС, базилика и перца при выращивании на КС с добавлением 9 % СС. В этой связи важным условием успешного формирования огурца в светокультуре является подбор оптимального спектрального состава света.

В постоянно изменяющихся условиях внешней среды растения подвергаются воздействию различных факторов биотической и абиотической природы, к негативному влиянию которых они адаптируются, формируя механизмы противодействия. К объективным причинам значительного снижения урожая важнейших продовольственных культур можно отнести заражение возбудителями грибных болезней. Огромное разнообразие грибных патогенов, их высокая вариабельность и возможность приспосабливаться к растению-хозяину представляют собой серьезную проблему защиты растений. Одним из опаснейших патогенов является грибок *Fusarium oxysporum*. В исследовании [5] отмечено, что световые сигналы модулируют защитные реакции растений в ответ на атаки патогенов. В настоящее время светозависимое формирование устойчивости растений к фитопатогенам показано на ряде растений [6–8]. В работах, выполненных в основном на мутантах *A. thaliana*, обсуждаются механизмы регуляции активности про- и антиоксидантных систем в инфицированных растениях при изменении светового режима [9; 10]. Сегодня разрабатываются и применяются на практике множество методов борьбы с грибной инфекцией на сельскохозяйственных культурах, однако наиболее перспективным направлением является поиск средств повышения общей неспецифической устойчивости растений (иммунного статуса) путем изменения антиоксидантной защиты. Наряду с конститутивной устойчивостью у растений существуют механизмы активной устойчивости, нацеленной на предотвращение последствий инвазии патогена. Важным компонентом такой защиты служат низкомолекулярные антиоксиданты, к которым относят аскорбиновую кислоту, глутатион, каротиноиды, фенольные соединения и другие соединения, которые нейтрализуют образующиеся активные формы кислорода для сохранения жизнеспособности растений в стрессовых условиях фузариоза.

Фенольные соединения (более 9000 соединений) являются обязательными компонентами клеток высших растений, выполняющими разнообразные функции [11; 12]. В публикациях [11; 13–17] описано их участие в окислительно-восстановительных процессах (компоненты электрон-транспортных цепей дыхания и фотосинтеза) и реакциях иммунитета, а также в процессах передачи сигналов при патогенезах, формирования устойчивости, образования структурных компонентов клеточной стенки (лигнина), накопления запасных веществ. Основными фенольными соединениями у высших растений являются фенолпропаноиды и флавоноиды. Будучи весьма реакционноспособными веществами, эти вторичные метаболиты могут инактивировать свободные радикалы. Наибольшее внимание исследователи уделяют анализу антиоксидантных свойств флавоноидов, которые активно используются в медицине и фармакологии. Функции фенолпропаноидов, в состав которых входят гидроксикоричные кислоты, интенсивно изучаются [18]. В последнее время отечественные исследователи используют препарат «Циркон», синтезированный на основе смеси гидроксикоричных кислот [19; 20], которые принимают участие в регуляции физиолого-биохимических процессов.

Цель настоящего исследования – изучение роли полноспектрального LED-освещения с варьлируемым соотношением и продолжительностью действия СС в реализации иммунного ответа при фузариозном увядании растений огурца, который наблюдался по изменению количества в листьях вторичных метаболитов – полифенольных соединений, включая гидроксикоричные кислоты, а также по антирадикальной активности и содержанию продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ).

Материалы и методы исследования

Эксперименты проводили с зелеными растениями огурца *Cucumis sativus* L. сорта Кустовой, выращенными с фотопериодом 14 ч света и 10 ч темноты при температуре 24 °С и влажности 65 % в грунте на основе торфа «Универсальный» (*Terra Vita*, Россия).

Выращивание образцов, режимы освещения и обработка патогенным грибом. Для подбора оптимальных световых режимов использовали два варианта светодиодного освещения: 1) длительное освещение (25 дней); 2) короткое освещение (7 дней). В первом случае растения огурца выращивали на полихроматическом свете с разной долей квантов СС (20 и 60 %) с начала появления настоящих листьев до 25 дней, затем переносили в условия белого света (БС) на 3 дня, предварительно обработав листья первого и второго ярусов спорами патогенного гриба *F. oxysporum*. Во втором случае растения огурца культивировали на полихроматическом БС до 18 дней с последующим переносом на синее LED-освещение с разной долей квантов СС (20 и 60 %) на 7 дней, после чего инфицировали патогенным грибом и помещали под белое LED-освещение на 3 дня. Использовали LED-светильники, включающие все диапазоны физиологически активной радиации (400–800 нм) в различном соотношении. В варианте «20 % СС» доля СС, КС + ДКС и зеленого света составила около 20; 70 и 10 % суммарного светового потока соответственно

(рис. 1, а). В варианте «60 % СС» доля СС, КС + ДКС и зеленого света была равна 60; 30 и 10 % суммарного светового потока соответственно (рис. 1, б). Контролем служили растения огурца, сформированные под белыми LED-светильниками (вариант «БС»). Интенсивность света составляла около 100 мкмоль квантов на 1 м² в секунду для всех вариантов освещения. Искусственное инфицирование грибным патогеном *F. oxysporum*, вызывающим фузариозное увядание растений, проводили суспензией, которая содержит $1 \cdot 10^6$ спор на 1 мл из расчета 5 мл на растение. Анализ проводили через 3 дня после заражения, используя листья первого яруса. Контролем служили растения всех вариантов, обработанные дистиллированной водой. Патогенный гриб *F. oxysporum* предварительно выращивали на картофельно-глюкозном агаре в течение 2 недель.

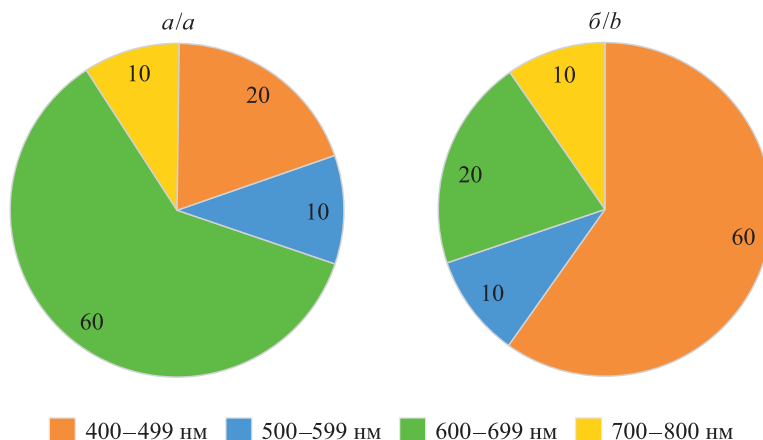


Рис. 1. Соотношение физиологически значимых спектральных диапазонов LED-освещения в разных вариантах опыта (20 % СС (а), 60 % СС (б))

Fig. 1. Ratio of physiologically significant spectral ranges of LED lighting in different experimental variants (20 % blue light (BL) (а), 60 % BL (б))

Определение фенольных соединений, включая гидроксикоричные кислоты. Фенольные соединения экстрагировали 96 % этанолом из измельченного и замороженного жидким азотом растительного материала в течение 60 мин при температуре 45 °С [21]. Гомогенат центрифугировали при 12 000 об/мин в течение 5 мин (центрифуга Microfuge-16 (*Beckman Coulter*, США)). Супернатант использовали для определения суммарного содержания фенольных соединений с коммерческим реактивом Фолина – Чокальтеу (*PanReas AppliChem*, Германия). Для проведения реакции к 0,075 мл исследуемого экстракта добавляли 0,075 мл реактива Фолина – Чокальтеу, 0,150 мл 20 % раствора Na₂CO₃ и 1,20 мл дистиллированной воды. Смесь выдерживали 24 ч. Спектры поглощения веществ, образовавшихся при взаимодействии реактива Фолина – Чокальтеу и этанольных экстрактов из листьев огурца, регистрировали на спектрофотометре UV-2401PC (*Shimadzu*, Япония) в области 400–800 нм, при этом наблюдали широкий максимум в диапазоне 760–765 нм. Суммарное содержание фенольных соединений рассчитывали исходя из калибровочной кривой, построенной для препарата галловой кислоты. Раствор галловой кислоты готовили путем разведения коммерческого препарата (*Serva*, Германия) в 96 % этаноле в пределах концентраций 10–100 мкг/мл.

Для определения содержания гидроксикоричных кислот использовали 96 % спиртовой экстракт из листьев огурца (0,1 г) с последующей инкубацией в течение 45 мин при температуре 45 °С. Затем в кювету наливали 0,1 мл экстракта и 0,9 мл дистиллированной воды. Оптическую плотность раствора измеряли на спектрофотометре UV-VIS PB 2201 (ЗАО «Солар», Беларусь) при 330 и 400 нм [22]. Расчет содержания гидроксикоричных кислот осуществляли по калибровочной кривой, которая была построена по кофейной кислоте.

Определение антирадикальной активности. Для проведения оценки антирадикальной активности использовали методику спектрофотометрического измерения кинетики восстановления молекул стабильного радикала 2,2-дифенил-1-пикрилгидразила (DPPH) антиоксидантами растений [23]. Стандартный раствор DPPH ($5 \cdot 10^{-4}$ моль/л) в этаноле, подкисленном уксусной кислотой, разводили этанолом в соотношении 1 : 10 в целях получения рабочего раствора. Данный раствор должен иметь оптическую плотность не выше 0,9 при 517 нм. К 5 мл рабочего раствора DPPH добавляли 50 мкл исследуемых экстрактов, перемешивали и регистрировали кинетику убыли оптической плотности раствора в течение 30 мин при 517 нм на спектрофотометре UV-2401PC. В качестве контрольного образца использовали рабочий раствор DPPH.

Антирадикальную активность определяли по следующей формуле:

$$\text{процент ингибирования} = A_{\text{контр}} - \frac{A_x}{A_{\text{контр}}} \cdot 100,$$

где A_x – оптическая плотность исследуемого раствора; $A_{\text{контр}}$ – оптическая плотность исследуемого образца.

Определение активности ПОЛ. Для анализа активности ПОЛ определяли количество малонового диальдегида (МДА) по методу, приведенному в работе [24]. Растительный материал гомогенизировали в 5 ммоль/л фосфатном буфере (pH 7,2). К гомогенату добавляли равный объем 0,5 % тиобарбитуровой кислоты (ТБК) в 20 % трихлоруксусной кислоте. Полученные образцы нагревали на кипящей бане в течение 20 мин, охлаждали и центрифугировали при 3000 об/мин (центрифуга Microfuge-16). Измерение оптической плотности проводили при 532 нм на спектрофотометре UV-VIS PB 2201. Количество МДА рассчитывали с учетом миллимолярного коэффициента экстинкции комплекса МДА – ТБК, который с поправкой на неспецифическое поглощение при 600 нм составил $155 \cdot 10^5$ моль/(л⁻¹ · см⁻¹) [25].

Статистическая обработка полученных результатов. Исследования проводили в 3–4-кратной биологической повторности. Статистическую обработку данных осуществляли с помощью методов параметрической и непараметрической статистики [26]. Достоверность различий средних значений между вариантами определяли с учетом *t*-критерия Стьюдента для принятого уровня значимости ($p \leq 0,05$), использовали компьютерные программы *Statistica* (версия 10.0) (*StatSoft*) и *Excel 2019* (*Microsoft*). Приводили средние значения и ошибки средней величины.

Результаты и их обсуждение

Анализ роста и развития растений огурца в условиях LED-освещения и последующего фузариозного инфицирования. Проведены эксперименты на растениях огурца, формирование которых происходило при LED-освещении различного спектрального состава (БС, 20 % СС, 60 % СС) и варьировании продолжительности такого освещения, а затем при их инфицировании патогенным грибом *F. oxysporum*. На рис. 2 видно, что при выращивании в условиях разного соотношения СС и КС в полноспектральных композициях светодиодного освещения с уровнем плотности потока фотонов 100 мкмоль квантов на 1 м² в секунду ростовые показатели растений огурца (общая длина стебля, длина междоузлий и площадь листьев) различаются. Известное увеличение высоты растений под влиянием СС наблюдали как при длительном, так и при коротком периоде роста под синими LED-светильниками с разным вкладом СС, что, вероятно, связано с отсутствием в них полноценной фитохромной системы, принимающей участие в регуляции ростовых процессов, либо опосредовано действием фототропинов, запускающих реакцию фототропизма [27]. Так, образцы, выросшие при длительном и коротком освещении с долей СС 60 %, были выше, чем образцы, выросшие при БС, в 3,5 и 2,0 раза соответственно. Листья огурца разных вариантов в наших опытах также отличались по таким биометрическим показателям, как общая площадь листовой пластинки и показатель удельной поверхностной плотности листа (данные не приведены). Растения становились более компактными, площадь листовых пластинок увеличилась уже через 7 дней развития на свету с низкой долей СС (20 %). Площадь листьев огурца, выращенных при коротком освещении с долей СС 60 %, была меньше на 40 % по сравнению с этим параметром у растений, выращенных в тех же условиях с долей СС 20 %. За 3 дня фузариозного инфицирования значительные изменения в измеряемых параметрах не были зарегистрированы.

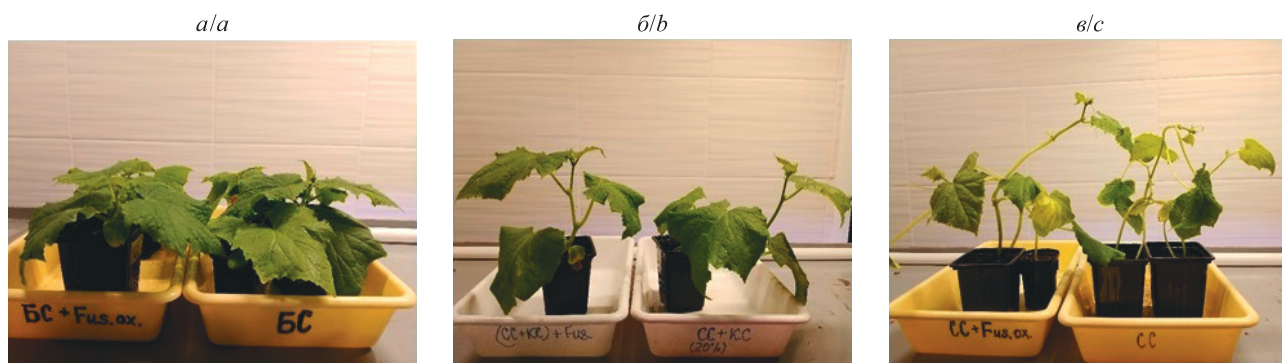


Рис. 2. Внешний вид здоровых и инфицированных грибом *F. oxysporum* растений огурца сорта Кустовой, выращенных при длительном LED-освещении разного спектрального состава (БС (а), 20 % СС (б), 60 % СС (в))

Fig. 2. External appearance of healthy and fungus *F. oxysporum* infected cucumber plants of the Kustovoi variety, grown under long LED lighting of different spectral compositions (white light (WL) (a), 20 % BL (b), 60 % BL (c))

Влияние LED-освещения и последующего фузариозного инфицирования на антирадикальную активность в листьях огурца. Антирадикальную активность в исследуемых образцах регистрировали спектрофотометрическим методом по изменению кинетики восстановления молекул DPPH антиоксидантами растений (рис. 3). У образцов из инфицированных листьев огурца, выращенных при длительном и коротком освещении с долей СС 60 %, зарегистрировали наиболее высокую способность к тушению свободных радикалов в расчете на 1 мл экстракта и факт увеличения этого показателя относительно контроля (178 и 169 % соответственно). Спиртовые растворы, которые изготовлены из инфицированных листьев огурца, находившихся на длительном и коротком освещении в режиме 20 % СС, показали статистически достоверное снижение антирадикальной активности. Следует отметить, что для установления механизма антирадикальной активности требуется детальное исследование качественного и количественного состава экстрактов на содержание составных компонентов (полифенолов, флавоноидов, танинов и др.).

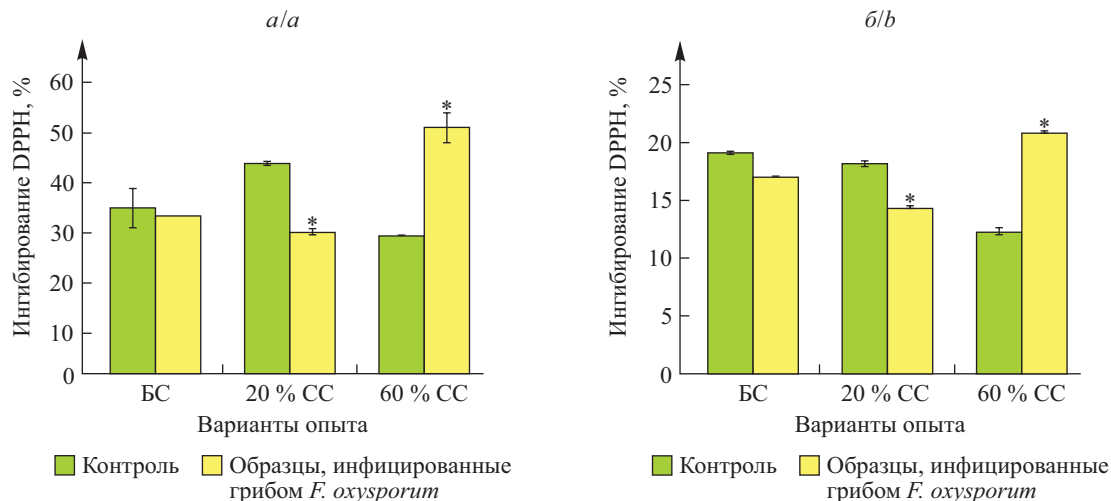


Рис. 3. Антирадикальная активность в листьях огурца, выращенных при длительном (а) и коротком (б) LED-освещении разного спектрального состава (БС, 20 % СС, 60 % СС), а затем инфицированных грибом *F. oxysporum*. Знаком * отмечены достоверные различия по отношению к контролю ($p \leq 0,05$)

Fig. 3. Antiradical activity in cucumber leaves grown under long (a) and short (b) LED lighting of different spectral compositions (WL, 20 % BL, 60 % BL) and then infected with the fungus *F. oxysporum*. Sign * marked significant differences in relation to control ($p \leq 0.05$)

Влияние LED-освещения и последующего фузариозного инфицирования на накопление вторичных метаболитов в листьях огурца. Антиоксидантные и антирадикальные свойства вторичных метаболитов обусловлены их химической структурой. Наличие гидроксильных групп позволяет им взаимодействовать со свободными радикалами разного происхождения и ликвидировать дисбаланс, возникающий при влиянии грибных токсинов или экологических стрессоров. Результаты тестирования здоровых растений огурца, культивированных при длительном и коротком освещении на БС и 20 % СС, приведены на рис. 4. В ходе анализа данных установлено, что листья огурца, выращенные на БС, синтезировали в 2 раза меньше фенольных соединений (10 мг-экв галловой кислоты на 1 г сырой массы), чем образцы, выращенные на 20 % СС. В физиологических условиях культивирования при длительном освещении с долей СС 60 % содержание полифенолов составило в среднем 4,7 мг-экв галловой кислоты на 1 г сырой массы, в то время как при коротком освещении с той же долей СС оно осталось на уровне 20,0 мг-экв галловой кислоты на 1 г сырой массы. В ответ на патогенное заражение грибом *F. oxysporum* растения, находившиеся на длительном освещении в режимах БС и 60 % СС, по сравнению с контрольными образцами, накапливали в листьях в 2,3 и 5,0 раза больше полифенолов соответственно. Длительное и короткое освещение с долей СС 20 % вызвало лишь небольшую деградацию полифенолов в инфицированных листьях. Следовательно, воздействие патогена на растения огурца, формировавшиеся длительное время в условиях БС и 60 % СС, приводит к увеличению способности синтеза защитных вторичных метаболитов. Среди многочисленных функций полифенолов особенно выделяют их влияние на устойчивость растений к грибным заболеваниям. Сделано предположение о том, что высокое содержание фенольных соединений в образцах, выращенных при длительном и коротком освещении в режиме 20 % СС (приблизительно 20,0 мг-экв галловой кислоты на 1 г сырой массы), может способствовать локализации инфекции и ограничению развития патологического процесса (данный факт был визуально отмечен в таких образцах).

К группе фенольных соединений относятся и биологически активные вещества – гидроксикоричные кислоты, широко распространенные в растениях и принимающие участие в их защите от инфекционных заболеваний и повреждений насекомыми [18]. Эти соединения характеризуются антиоксидантными свойствами, которые связаны с торможением свободнорадикальных процессов окисления за счет наличия гидроксильных групп, присоединенных непосредственно к ароматическому ядру. Согласно представленным на рис. 5 результатам при исследовании здоровых листьев огурца наибольшее количество гидроксикоричных кислот наблюдалось в контрольных образцах, которые формировались длительное время при 20 % CC (10,0 мг-экв кофейной кислоты на 1 г сырой массы). Для образцов, выращенных в режимах БС и 60 % CC, количество этих производных кофейной кислоты зарегистрировано на уровне 2,6 и 3,9 мг-экв кофейной кислоты на 1 г сырой массы соответственно. Заражение грибом *F. oxysporum* спровоцировало значительное увеличение содержания данных вторичных метаболитов: почти в 3,5 раза по сравнению с контрольными образцами, выращенными на БС, и в 2,5 раза по сравнению с листьями огурца, находившимися на длительном освещении с долей CC 60 %.

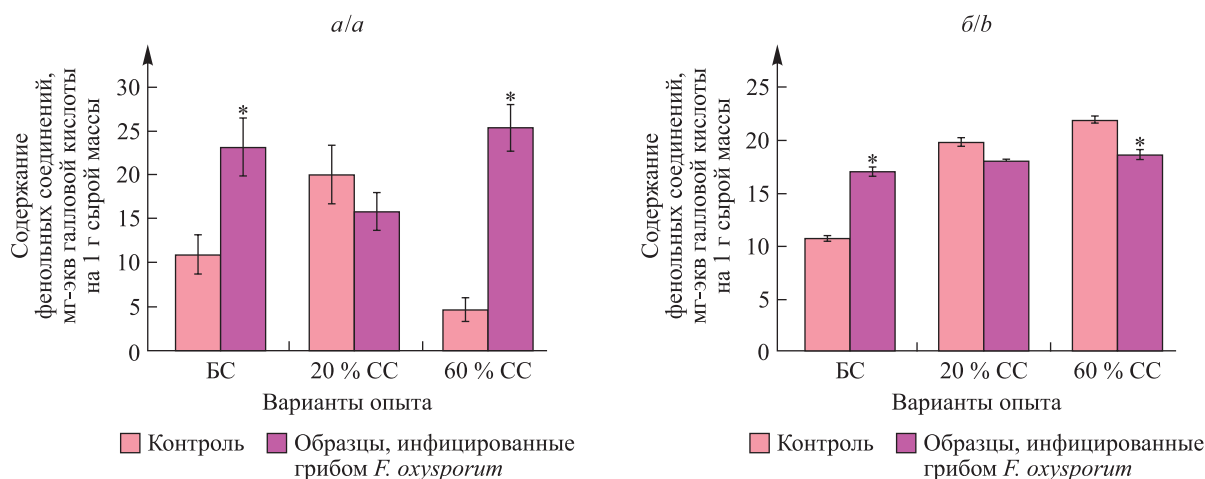


Рис. 4. Содержание фенольных соединений в листьях огурца, выращенных при длительном (а) и коротком (б) LED-освещении разного спектрального состава (БС, 20 % CC, 60 % CC), а затем инфицированных грибом *F. oxysporum*. Знаком * отмечены достоверные различия по отношению к контролю ($p \leq 0,05$)

Fig. 4. Content of phenolic compounds in cucumber leaves grown under long (a) and short (b) LED lighting of different spectral compositions (WL, 20 % BL, 60 % BL) and then infected with the fungus *F. oxysporum*. Sign * marked significant differences in relation to control ($p \leq 0.05$)

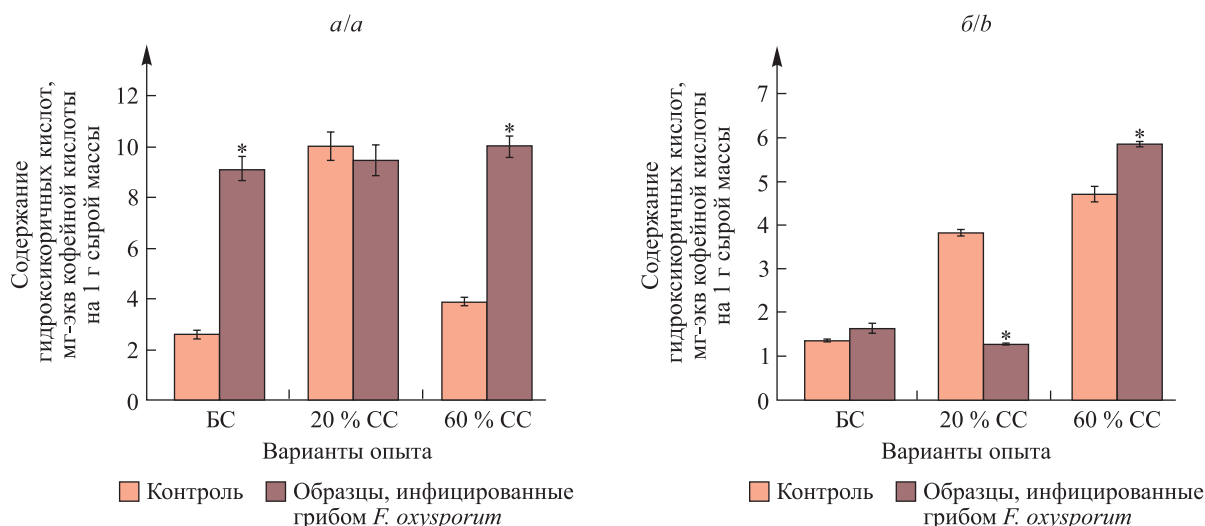


Рис. 5. Содержание гидроксикоричных кислот в листьях огурца, выращенных при длительном (а) и коротком (б) LED-освещении разного спектрального состава (БС, 20 % CC, 60 % CC), а затем инфицированных грибом *F. oxysporum*. Знаком * отмечены достоверные различия по отношению к контролю ($p \leq 0,05$)

Fig. 5. Content of hydroxycinnamic acids in cucumber leaves grown under long (a) and short (b) LED lighting of different spectral compositions (WL, 20 % BL, 60 % BL) and then infected with the fungus *F. oxysporum*. Sign * marked significant differences in relation to control ($p \leq 0.05$)

Иммунный ответ с участием гидроксикоричных кислот особенно четко выразился в здоровых растениях, формировавшихся длительное время при 20 % СС (10,0 мг-экв кофейной кислоты на 1 г сырой массы). После заражения растений в листьях оказалось вполне достаточное для проявления защитного эффекта количество вторичных метаболитов (94,5 % относительно контроля).

Влияние LED-освещения и последующего фузариозного инфицирования на активность ПОЛ в листьях огурца. Для характеристики развития окислительных процессов в растениях огурца, сформированных в условиях LED-освещения, определяли содержание МДА, количество которого характеризует интенсивность ПОЛ и выступает одним из важнейших показателей устойчивости растений. Вместе с тем продукты ПОЛ способны являться индикаторами и первичными медиаторами стресса как особого состояния клетки, которое может привести к увеличению ее резистентности [28]. Показано, что интенсивность ПОЛ в растениях огурца при длительном выращивании на БС была выше, чем при длительном выращивании в режимах 20 % СС и 60 % СС, на 27 и 20 % соответственно (рис. 6, а). Инфицирование растений огурца грибом *F. oxysporum* способствовало достоверному снижению количества конечных продуктов ПОЛ (на 15 %) в листьях по сравнению с уровнем в контрольных образцах, однако активность перекисления липидов практически не изменялась по сравнению с соответствующими показателями в контрольных образцах, сформированных при 20 % СС и 60 % СС. Иную картину наблюдали при регистрации свободно-радикальных процессов в листьях огурца, выращенных при коротком освещении. Изначально низкий уровень продуктов ПОЛ не различался во всех вариантах опыта (рис. 6, б). После 3-дневного патогенного влияния гриба *F. oxysporum* зарегистрировали значительное увеличение количества конечных продуктов ПОЛ: в 3,0; 2,0 и 3,5 раза для образцов, выращенных при БС, 20 % СС и 60 % СС соответственно.

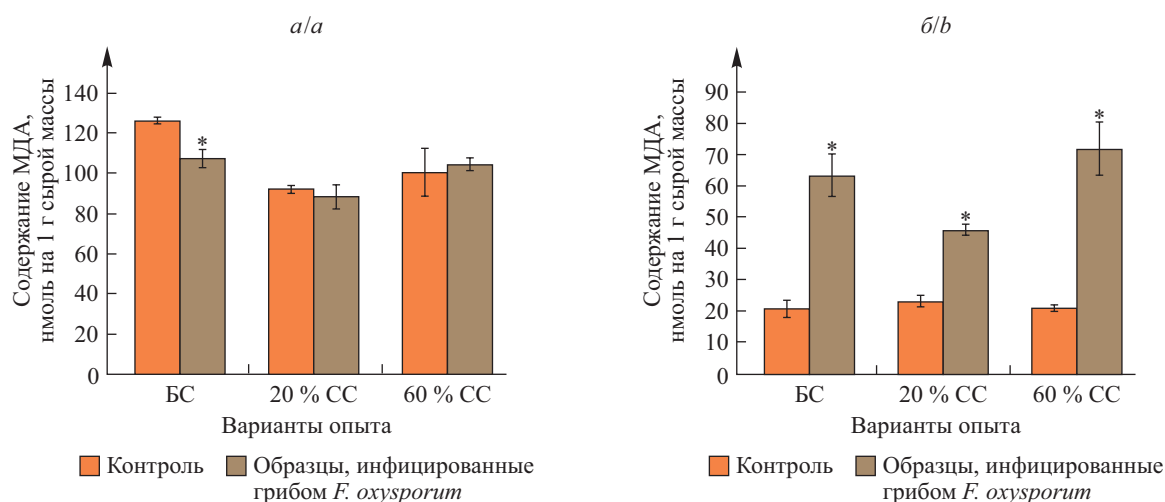


Рис. 6. Содержание МДА в листьях огурца, выращенных при длительном (а) и коротком (б) LED-освещении разного спектрального состава (БС, 20 % СС, 60 % СС), а затем инфицированных грибом *F. oxysporum*. Знаком * отмечены достоверные различия по отношению к контролю ($p \leq 0,05$)

Fig. 6. MDA content in cucumber leaves grown under long (a) and short (b) LED lighting of different spectral compositions (WL, 20 % BL, 60 % BL) and then infected with the fungus *F. oxysporum*. Sign * marked significant differences in relation to control ($p \leq 0.05$)

Полученные результаты свидетельствуют о высокой чувствительности процессов ПОЛ, протекающих в листьях огурца, как к длительности применяемого LED-освещения и его составу, так и к инфицированию, связанному с развитием патогенного гриба *F. oxysporum* в растительных тканях. Вероятным объяснением обнаруженного возрастания активности ПОЛ при длительном освещении является светозависимое усиление генерации активных форм кислорода по реакциям Фентона и Габера – Вейса при транспорте электронов в хлоропластах и (или) при фотодыхании в пероксисомах [29]. Вместе с тем инфицирование растений огурца *F. oxysporum* в этих световых условиях не приводило к избыточному росту перекисной деградации липидов при любом спектральном соотношении, что свидетельствует о довольно сильной первичной активации иммунных процессов в растении в ответ на длительное световое воздействие. На фоне короткого освещения в условиях грибного заражения активность окислительных процессов в листьях огурца в большей мере зависела от спектрального состава применяемого LED-освещения, в частности от преобладания в нем доли СС. Небольшое увеличение доли квантов СС (20 %) при грибном инфицировании стабилизировало протекание окислительных процессов в биомембранах клеток огурца за счет индукции защитных механизмов, которые ограничивают вызванные биотическим стрессом повреждения, снижая содержание конечного продукта ПОЛ – МДА.

Заключение

При проведении исследования было установлено, что здоровые листья огурца, длительно выращиваемые в режимах БС и с разной долей СС в полноспектральных композициях LED-освещения, различаются по своему окислительному статусу. Использование длительного освещения с высокой долей СС (60 %) приводит к значительному увеличению антирадикальной активности в листьях огурца, инфицированных грибом *F. oxysporum*, и содержания вторичных метаболитов – фенольных соединений, включая гидроксикоричные кислоты. Вместе с тем интенсивность процессов ПОЛ усиливается только при коротком пребывании растений на LED-освещении с высокой долей СС (60 %). Ранее полученные нами результаты подавления функциональной активности как фотосистемы I хлоропластных мембран огурца, так и стрессочувствительной фотосистемы II [30] в совокупности с представленной информацией о синтезе вторичных метаболитов, которые сформировались при LED-освещении растений огурца, инфицированных патогеном *F. oxysporum*, указывают на необходимость добавления СС для улучшения роста и антиоксидантной защиты культуры огурца в контролируемой среде. Данные сведения могут быть использованы для разработки новых методов стимуляции иммунитета растений огурца на основе световой регуляции защитных реакций в фотосинтезирующих тканях высших растений.

Библиографические ссылки

1. 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.
2. Куделина ТН, Кривобок АС, Бибикина ТН, Молчан ВО. Особенности фотоморфогенеза *Arabidopsis thaliana* при использовании LED-освещения различного спектрального состава. *Весті Національної академії наук України. Серія біологічних наук*. 2021;66(1):42–52. DOI: 10.29235/1029-8940-2021-66-1-42-52.
3. Naznin MT, Lefsrud M, Gravel V, Azad MOK. Blue light added with red LEDs enhance growth characteristics, pigment content and antioxidant capacity in lettuce, spinach, kale, basil, and sweet pepper in a controlled environment. *Plants*. 2019;8(4):93–104. DOI: 10.3390/plants8040093.
4. Yan Z, He D, Niu G, Zhou Q, Qu Y. Growth, nutritional quality, and energy use efficiency in two lettuce cultivars as influenced by white plus red versus red plus blue LEDs. *International Journal of Agricultural and Biological Engineering*. 2020;13(2):33–40. DOI: 10.25165/j.ijabe.20201302.5135.
5. Fernandez-Milmanda GL, Crocco CD, Reichelt M, Mazza CA, Köllner TG, Zhang T, et al. A light-dependent molecular link between competition cues and defence responses in plants. *Nature Plants*. 2020;6(3):223–230. DOI: 10.1038/s41477-020-0604-8.
6. Lozano JC, Sequeira L. Differentiation of races of *Pseudomonas solanacearum* by a leaf infiltration technique. *Phytopathology*. 1970;60:833–838. DOI: 10.1094/Phyto-60-833.
7. Reimers PJ, Guo A, Jan E. Increased activity of a cationic peroxidase associated with an incompatible interaction between *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* and rice (*Oryza sativa*). *Leach Plant Physiology*. 1992;99(3):1044–1050. DOI: 10.1104/pp.99.3.1044.
8. Griebel T, Zeier J. Light regulation and daytime dependency of inducible plant defenses in *Arabidopsis*: phytochrome signaling controls systemic acquired resistance rather than local defense. *Plant Physiology*. 2008;147:790–801. DOI: 10.1104/pp.108.119503.
9. Kangasjärvi S, Neukermans J, Li S, Aro E-M, Noctor G. Photosynthesis, photorespiration, and light signaling in defense responses. *Journal of Experimental Botany*. 2012;63(4):1619–1636. DOI: 10.1093/jxb/err402.
10. Gollan PJ, Tikkanen M, Aro E-M. Photosynthetic light reactions: integral to chloroplast retrograde signaling. *Current Opinion in Plant Biology*. 2015;27:180–191. DOI: 10.1016/j.pbi.2015.07.006.
11. Запрометов МН. Фенольные соединения, распространение, метаболизм и функции в растениях. Москва: Наука; 1993. 272 с.
12. Bidel LP, Coumans M, Baissac Y, Patrick D, Jay-Allemand Ch. Biological activity of phenolics in plant cells. *Recent Advances in Polyphenol Research*. 2010;2:163–205. DOI: 10.1002/9781444323375.ch6.
13. Dixon RA, Paiva NL. Stress-induced phenylpropanoid metabolism. *Plant Cell*. 1995;7(7):1085–1097. DOI: 10.1105/tpc.7.7.1085.
14. Kováčik J, Klejdus B. Dynamics of phenolic acids and lignin accumulation in metal-treated *Matricaria chamomilla* roots. *Plant Cell Reports*. 2008;27(3):605–615. DOI: 10.1007/s00299-007-0490-9.
15. Lattanzio V, Kroon PA, Quideau S, Treutter D. Plant phenolics – secondary metabolites with diverse functions. *Recent Advances in Polyphenol*. 2008;1:1–35. DOI: 10.1002/9781444302400.CH1.
16. Cheynier V, Comte G, Davies KM, Lattanzio V, Martens S. Plant phenolics: recent advances on their biosynthesis, genetics and ecophysiology. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2013;72:1–20. DOI: 10.1016/j.plaphy.2013.05.009.
17. Загоскина НВ. Полифенолы высших растений: структура, биосинтез, экологическая роль. В: Васильев НВ, редактор. *Актуальные проблемы биологической и химической экологии. Сборник материалов V Международной научно-практической конференции; 21–23 ноября 2016 г.; Москва, Россия*. Москва: Московский государственный университет; 2016. с. 228–230. EDN: XRRALL.
18. Куркин ВА. Фенилпропаноиды как важнейшая группа биологически активных соединений лекарственных растений. *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*. 2015;12:1338–1342.
19. Чмелёва СИ, Кучер ЕН, Соловей ЯН. Адаптогенное действие препарата «Циркон» на рост и развитие злаковых культур, районированных в республике. В: Кузнецов ВВ, редактор. *Фундаментальные и прикладные проблемы современной биологии растений. Сборник материалов Всероссийской научной конференции с международным участием и школы для молодых ученых, посвященной 125-летию Института физиологии растений имени К. А. Тимирязева*. Москва: Институт физиологии растений имени К. А. Тимирязева РАН; 2015. с. 718–722.

20. Малеванная НН, Пермитина ГВ. Регуляторы роста растений на природной основе с использованием последних достижений российской науки. *Гавриш*. 2005;1:19–22.
21. Николаева ТН, Лапшин ПВ, Загоскина НВ. Метод определения суммарного содержания фенольных соединений в растительных экстрактах с реактивом Фолина – Дениса и реактивом Фолина – Чокальтеу: модификация и сравнение. *Химия растительного сырья*. 2021;2:291–299. DOI: 10.14258/jcprm.2021028250.
22. Бубенчикова ВН, Левченко ВН. Разработка и валидация методики количественного определения суммы гидроксикоричных кислот в траве хондриллы ситниковидной. *Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Медицина. Фармация*. 2015;16:168–173.
23. Тринеева ОВ. Методы определения антиоксидантной активности объектов растительного и синтетического происхождения в фармации (обзор). *Разработка и регистрация лекарственных средств*. 2017;4:180–197.
24. Мерзляк МН. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительной клетки. Москва: ВИНТИ; 1989. 168 с. (Итоги науки и техники; том 6).
25. Heath RL, Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplast. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 1968;125(1):189–198. DOI: 10.1016/0003-9861(68)90654-1.
26. Рокицкий ПФ. *Биологическая статистика*. 2-е издание. Минск: Высшая школа; 1973. 320 с.
27. Briggs WR, Christie JM. Phototropins 1 and 2 versatile plant blue-light receptors. *Trends in Plant Science*. 2002;7(5):204–210. DOI: 10.1016/s1360-1385(02)02245-8.
28. Курганова ЛН. Перекисное окисление липидов – одна из возможных компонент быстрой реакции на стресс. *Вестник Нижегородского университета имени Н. И. Лобачевского. Серия: Биология*. 2001;3:74–76.
29. Panchuk I, Pyrizhok R, Volkov R. Engineering of new plants cultivars with improved abiotic stress tolerance. *Annals of the Stefan cel Mare University of Suceava*. 2007;6:25–35.
30. Доманская ИН, Артемчук ЯН, Гордиенко СС. Активность фотосинтетических мембран в инфицированных *Fusarium oxysporum* растениях огурца (*Cucumis sativus* L.) при разной доле синего светодиодного освещения. *Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук*. 2025;70(2):95–107. DOI: 10.29235/1029-8940-2025-70-2-95-107.

Получена 23.07.2025 / исправлена 08.09.2025 / принята 09.09.2025.
Received 23.07.2025 / revised 08.09.2025 / accepted 09.09.2025.