

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ АНОМАЛЬНЫХ СВЕТО-ТЕМНОВЫХ ЦИКЛОВ НА ПИГМЕНТНЫЙ КОМПЛЕКС РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВ Brassicaceae И Solanaceae

© 2023 г. Т. Г. Шибаета^а, *, Е. Г. Шерудило^а, А. А. Рубаева^а, И. А. Лёвкин^б, А. Ф. Титов^а

^аФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра
Российской академии наук, Петрозаводск, Россия

^бПетрозаводский государственный университет, Петрозаводск, Россия

*e-mail: shibaeva@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 29.09.2023 г.

После доработки 06.10.2023 г.

Принята к публикации 06.10.2023 г.

В условиях контролируемой среды изучали влияние длинных свето-темновых циклов 24/12, 48/24, 96/48, 120/60 ч и непрерывного освещения на содержание и соотношение фотосинтетических и нефотосинтетических пигментов у ряда растений семейства Solanaceae — баклажана (*Solanum melongena* L.), перца (*Capsicum annuum* L.), табака (*Nicotiana tabacum* L.), томата (*Solanum lycopersicum* L.) и семейства Brassicaceae — брокколи (*Brassica oleracea* var. *italica* Plenck), мизуны (*Brassica rapa* ssp. *nipposinica* (L.H. Bailey) Hanelt), руколы (*Eruca vesicaria* ssp. *sativa* (Mill.) Thell.) и цветной капусты (*Brassica oleracea* L. var. *botrytis* L.). Растения выращивали в климатических камерах при температуре 23°C и освещенности 270 мкмоль/(м² с) ФАР. Контролем служили растения, выращенные при фотопериоде 16/8 ч. Установлено, что в условиях непрерывного освещения у растений в зависимости от вида в той или иной степени снижается содержание хлорофилла и его доля в светособирающем комплексе, увеличивается отношение хлорофилл *a/b* и уменьшается отношение хлорофилл/каротиноиды, повышается содержание антоцианов и флавоноидов. При всех других изученных свето-темновых циклах (24/12, 48/24, 96/48 и 120/60 ч), в которых средний интеграл дневного освещения не отличался от такового при обычном фотопериоде (16/8 ч), во многих случаях были отмечены изменения в пигментном комплексе, схожие с фотопротекторными реакциями, наблюдаемыми при избыточном освещении растений (снижение содержания фотосинтетических пигментов, изменение их соотношений и накопление защитных нефотосинтетических пигментов). При этом в реакции растений выявлена выраженная видовая специфичность. В целом результаты исследования показали, что изменения в пигментном комплексе растений могут быть обусловлены не только избыточностью поступающей световой энергии, но и распределением интеграла освещения во времени, как это происходит в ответ на аномальные свето-темновые циклы, которые, по мнению авторов, вызывают циркадную асинхронию.

Ключевые слова: аномальные свето-темновые циклы, фотопротекция, хлорофилл, каротиноиды, антоцианы, флавоноиды, Brassicaceae, Solanaceae

DOI: 10.31857/S0015330323600882, **EDN:** ZQRAWD

ВВЕДЕНИЕ

Одной из важных новаций последних десятилетий в сельском хозяйстве являются “фабрики растений” с искусственным освещением. Они представляют собой закрытые производственные системы, в которых интегрированы современные промышленные технологии для круглогодичного производства продукции различных сельскохозяйственных культур [1, 2]. Чтобы быть по-настоящему успешными “фабрики растений” должны производить продукты с высокой рыночной стоимостью, что может быть достигнуто с помощью

контроля и управления факторами среды, которые гарантируют получение стабильно высококачественных продуктов. Качество растительной продукции включает многие аспекты, которые, в свою очередь, зависят от конкретных показателей и свойств, например, таких как содержание воды и минералов, текстура ткани, содержание фитохимических веществ и пр. Фитохимические вещества влияют на вкус и аромат, внешний вид, срок годности, пищевую и фармацевтическую ценность [3]. Задача заключается в том, чтобы конвертировать эти знания в технологии выращивания растений с заданными характеристиками. При возможности контролировать и управ-

Сокращения: ИДО — интеграл дневного освещения.

лять основными факторами внешней среды, наиболее важными и перспективными в плане повышения энергоэффективности производства и улучшения качества растительной продукции считаются манипуляции со световым фактором, т.к. с ним связаны основные затраты на энергопотребление [4]. При этом исходят из общепринятых представлений о существовании у светового фактора трех составляющих, каждый из которых оказывает существенное влияние на жизнедеятельность растений — интенсивность света, фотопериод (продолжительность светового периода в суточном цикле) и качество света (спектральный состав). Так, например, для улучшения пищевой ценности (например, большего содержания клетчатки и антиоксидантов) рекомендуют применение повышенной интенсивности света, что увеличивает интенсивность фотосинтеза и в то же время вызывает легкую стрессовую реакцию с усиленной выработкой каротиноидов, витамина С и фенольных соединений (например, флавоноидов) [3]. Хотя иногда излишне высокая освещенность вызывает горечь, например, из-за высоких концентраций антоцианов и хлорофилла. Эти эффекты зависят от культуры, влажности, температуры и других факторов. Спектральный состав света также может оказывать сильное влияние на качество продукции вследствие его значительного воздействия на биохимический состав растений. Однако на “фабриках растений” имеется возможность не только регулировать любой из указанных трех световых параметров, но и изменять распределение интеграла дневного освещения (суммарного количества фотонов, получаемых растением за сутки) во времени, что по сути позволяет говорить о существовании еще одного, четвертого параметра светового фактора, который также может оказывать значительное влияние на растения [5]. Принимая во внимание, что в закрытых системах нет необходимости учитывать 24-часовую продолжительность суток, вполне допустимо расширить понятие “распределение интеграла света” во времени, выйдя за пределы 24 ч, т.е. применять в экспериментах и на практике аномальные (*abnormal*) свето-темновые циклы (при этом они могут быть как короче, так и длиннее 24 ч) [6, 7]. Важно, что аномальные свето-темновые циклы, включая круглосуточное освещение (как частный случай), способны оказывать на растения положительный эффект (ускорять рост и развитие, увеличивать накопление ценных и снижать содержание нежелательных метаболитов, например, нитратов) и при этом приводить к уменьшению энергозатрат на единицу продукции [5, 8, 9]. Во многих случаях они вызывают определенные изменения в фотосинтетическом аппарате растений, в частности, в составе пигментного комплекса.

Цель работы — изучение влияния длинных свето-темновых циклов 16/8, 24/12, 48/24, 96/48, 120/60 ч и круглосуточного освещения на содержание и соотношение фотосинтетических и нефотосинтетических пигментов у растений двух семейств — пасленовых и крестоцветных, а именно баклажана, перца, табака, томата, брокколи, мизуны, руколы и цветной капусты, которые широко используются в сельскохозяйственной практике и имеют большое экономическое значение во многих странах мира, включая Россию.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования служил ряд видов растений семейства Solanaceae — баклажан (*Solanum melongena* L.), перец (*Capsicum annuum* L.), табак (*Nicotiana tabacum* L.) томат (*Solanum lycopersicum* L.) и семейства Brassicaceae — брокколи (*Brassica oleracea* var. *italica* Plenck), мизуна (*Brassica rapa* ssp. *nipposinica* (L.H. Bailey) Hanelt), рукола (*Eruca vesicaria* ssp. *sativa* (Mill.) Thell.) и цветная капуста (*Brassica oleracea* L. var. *botrytis* L.). Растения выращивали в камерах искусственного климата при температуре 23°C, освещении светодиодами лампами GL V300 (“LED Grow Light”, КНР) с 270 мкмоль/(м² с) фотосинтетически активной радиации (ФАР), фотопериоде 16/8 ч при ежедневном поливе полным питательным раствором Хогланда-Арнона (pH 6.2–6.4). Брокколи, мизуну и руколу выращивали в виде микрозелени на кокосовых ковриках при поливе 50% питательным раствором. Пасленовые культуры и цветную капусту в фазе 2–3 настоящих листьев, а брокколи, мизуну и руколу, начиная с четвертых суток после проращивания семян в темноте в течение 15 или 8 сут, соответственно, подвергали воздействию аномальных циклов день/ночь 24/12, 48/24, 96/48 и 120/60 ч. Кроме того, часть растений освещали постоянно и с учетом длительности опыта эти варианты обозначены как 360/0 ч для 15-дневных опытов и 192/0 ч для 8-дневных опытов с микрозеленью. В качестве контрольных использовали растения, находящиеся в течение всего опыта в условиях фотопериода 16/8 ч. В контрольном варианте (16/8 ч) и во всех вариантах свето-темновых циклов (24/12, 48/24, 96/48 и 120/60 ч) средний интеграл дневного освещения (ИДО) составлял 15.6 моль/(м² сут), а при постоянном освещении 23.3 моль/(м² сут).

Содержание фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a* и *b*, каротиноидов) определяли с помощью спектрофотометра СФ-2000 (“ОКБ Спектр”, Россия), экстрагируя их 96% этиловым спиртом и рассчитывая по известным формулам [10]. Долю хлорофиллов светособирающего комплекса (ССК) устанавливали исходя из того, что весь хлорофилл *b* находится в ССК, а соотношение хлорофиллов *a/b* при этом составляет 1.2 [11].

Для определения содержания антоцианов и флавоноидов навески растительного материала гомогенизировали в холодной смеси этанола и 1.5N соляной кислоты с последующей 14-часовой экстракцией в холодильнике в темноте. После 5 мин центрифугирования экстракта при 10000 g и температуре +4°C определяли оптическую плотность при 300, 350, 530 и 657 нм на спектрофотометре СФ 2000 ("ОКБ Спектр", Россия). При расчете содержания антоцианов учитывали величину поглощения хлорофилла и продуктов его распада при 657 нм. Содержание антоцианов выражали в условных единицах как величины $(A_{530} - 0.25A_{657})/\text{г сырой массы}$, а флавоноидов $UB - (A_{300}/\text{г сырой массы})$, $UA - (A_{350}/\text{г сырой массы})$ [12].

Для определения содержания перекиси водорода навеску растительной ткани гомогенизировали на льду в 0.1% ТХУ, центрифугировали 15 мин при 12000 g и температуре 4°C. К 0.5 мл супернатанта добавляли по 0.5 мл 10 mM К-фосфатного буфера (pH 7.0) и 1 мл 1 M KI. После 1 ч выдерживания смеси в холодильнике в темноте определяли оптическую плотность при 390 нм на спектрофотометре СФ 2000 ("ОКБ Спектр", Россия) [13]. Содержание перекиси водорода рассчитывали по стандартной концентрационной кривой и выражали в мкмоль/г сырого веса.

Интенсивность перекисного окисления липидов оценивали по содержанию малонового диальдегида (МДА), содержание которого определяли методом, основанным на реакции образования триметинового комплекса с максимумом поглощения 532 нм при взаимодействии этих соединений с тиобарбитуровой кислотой [14].

В работе представлены средние значения из пяти и более повторностей и их стандартные ошибки. Достоверность различий между средними значениями определяли на основе дисперсионного анализа (LSD тест). Достоверными считали различия при уровне значимости $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученные результаты показывают, что в условиях постоянного освещения (360/0 и 192/0 ч) у всех исследованных видов растений, за исключением руколы, происходит значительное снижение содержания хлорофиллов (рис. 1а). У таких чувствительных к круглосуточному освещению пасленовых растений, как баклажан, томат и табак, содержание хлорофилла снижалось на 40–80%. У более устойчивого перца и крестоцветных брокколи и мизуны снижение достигало 24%, а у руколы отмечалось увеличение содержания хлорофилла на 18% по сравнению с контрольными растениями. Соотношение хлорофиллов а/в увеличивалось или менялось незначительно, но с

тенденцией к увеличению (рис. 1б), а доля хлорофилла в ССК имела тенденцию к снижению (рис. 1в). Содержание каротиноидов у всех видов, за исключением брокколи и цветной капусты, значительно снижалось (рис. 1г). Соотношение хлорофиллы/каротиноиды у большинства видов, за исключением мизуны и руколы, снижалось или имело тенденцию к снижению (рис. 1д). Содержание нефотосинтетических пигментов (антоцианов и флавоноидов) увеличивалось под действием постоянного освещения практически у всех видов растений (рис. 2а, 2б). У всех растений в той или иной степени наблюдалось увеличение содержания перекиси водорода (рис. 3а) и МДА (рис. 3б).

В условиях аномальных свето-темновых циклов с ИДО равным таковому в контрольном варианте у всех растений, за исключением мизуны, отмечено снижение содержания хлорофилла и увеличение содержания антоцианов и флавоноидов (табл. 1, 2). В отношении содержания каротиноидов наблюдались разные реакции: снижение у баклажанов, перца, брокколи и руколы; отсутствие изменений или небольшое увеличение у табака, томата и цветной капусты; и увеличение у мизуны. При этом соотношение хлорофиллы/каротиноиды снижалось. Также у всех видов отмечено увеличение содержания перекиси водорода под влиянием аномальных свето-темновых циклов (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

В многочисленных исследованиях, направленных на повышение эффективности фабрик растений, доминируют работы, связанные с манипулированием световым фактором и поиском наиболее оптимальных световых режимов (через подбор интенсивности ФАР и спектрального состава света) для выращивания конкретных культур. Однако при этом крайне мало работ, направленных на изучение влияния на растения распределения ИДО во времени. Между тем, учитывая большую вариативность данного показателя, нетрудно предположить, что манипулирование с ИДО может открыть новые возможности для решения ключевых задач — снижения затрат на единицу продукции и повышения пищевой ценности растений. Данная постановка вопроса определяла содержание первого этапа наших исследований по выявлению свето-темновых циклов, способных оказывать положительный эффект как на фотосинтетический аппарат растений, успешная работа которого в значительной степени определяет продуктивность растений, так и на содержание вторичных метаболитов, которые во многом обеспечивают пищевую ценность растениеводческих продуктов. Неслучайно одной из главных задач производителей является

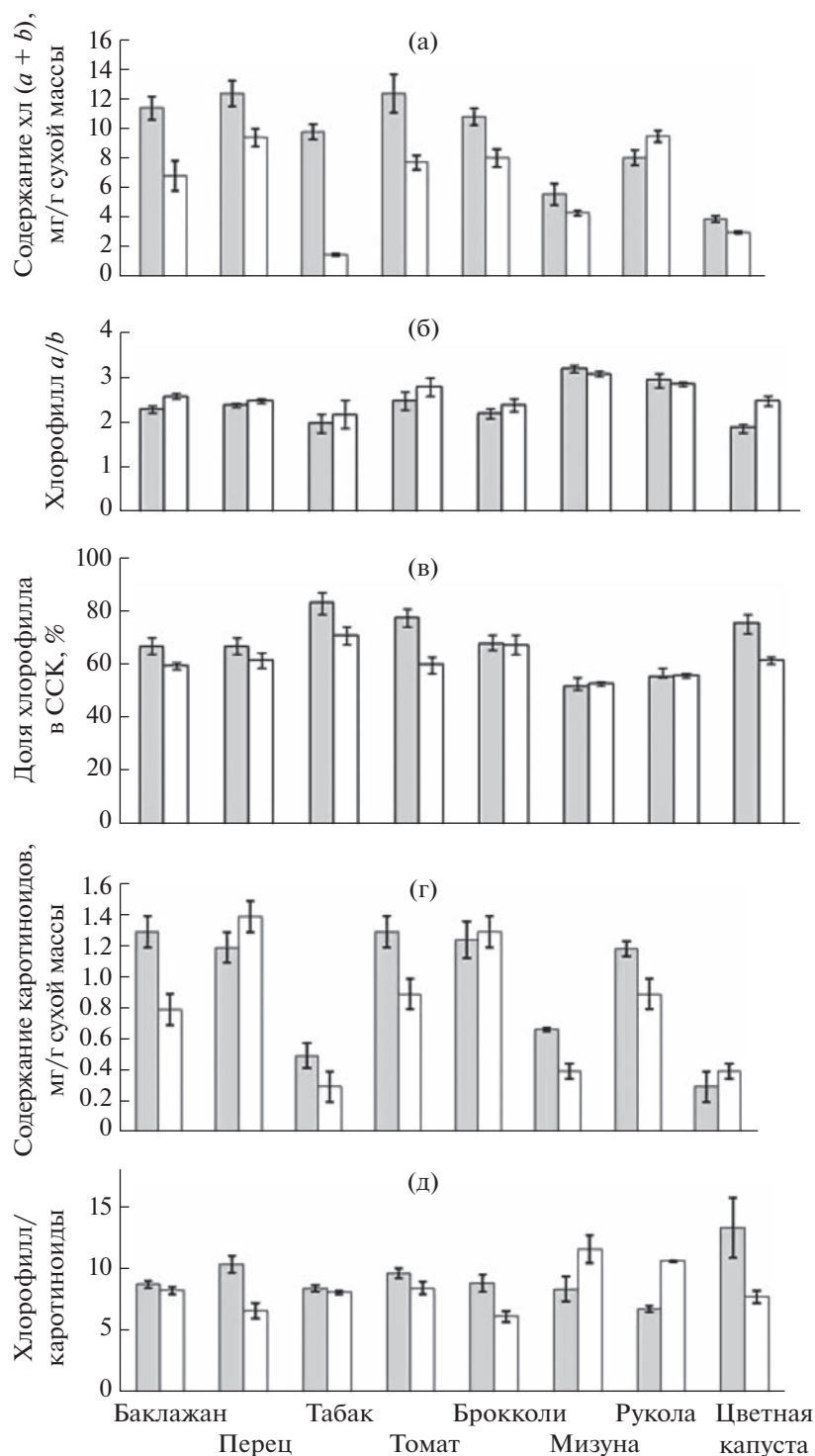


Рис. 1. Содержание хлорофилла (а), отношение хлорофилл *a/b* (б), доля хлорофилла в ССК (в), содержание каротиноидов (г) и отношение хлорофилл/каротиноиды в листьях растений в условиях фотопериода 16/8 ч (1) и при постоянном освещении (2).

получение продукции, которую можно использовать в качестве функционального продукта (“functional food”) для здорового питания. Поэтому увеличение в растениях содержания веществ, обладающих антиоксидантной активностью, повышает

их ценность и делает продукт более полезным и конкурентноспособным. Как следует из полученных нами результатов, непрерывное освещение с более высоким по сравнению с обычным 16-часовым фотопериодом ИДО вызывает в растениях

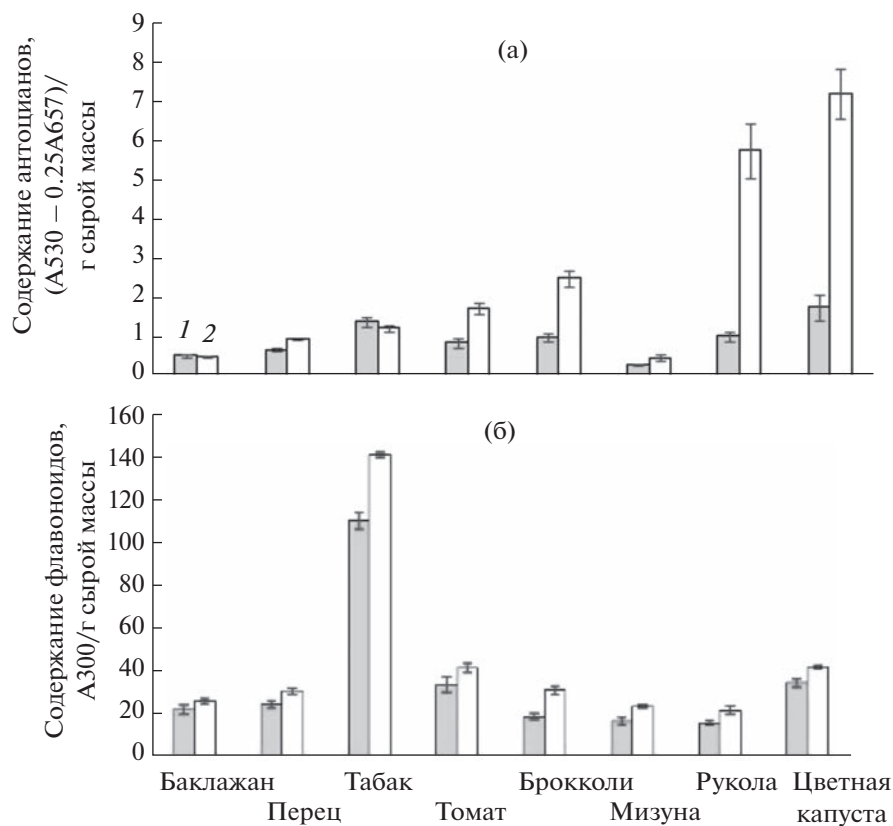


Рис. 2. Содержание антоцианов (а) и флавоноидов (б) в листьях растений в условиях фотопериода 16/8 (1) и при постоянном освещении (2).

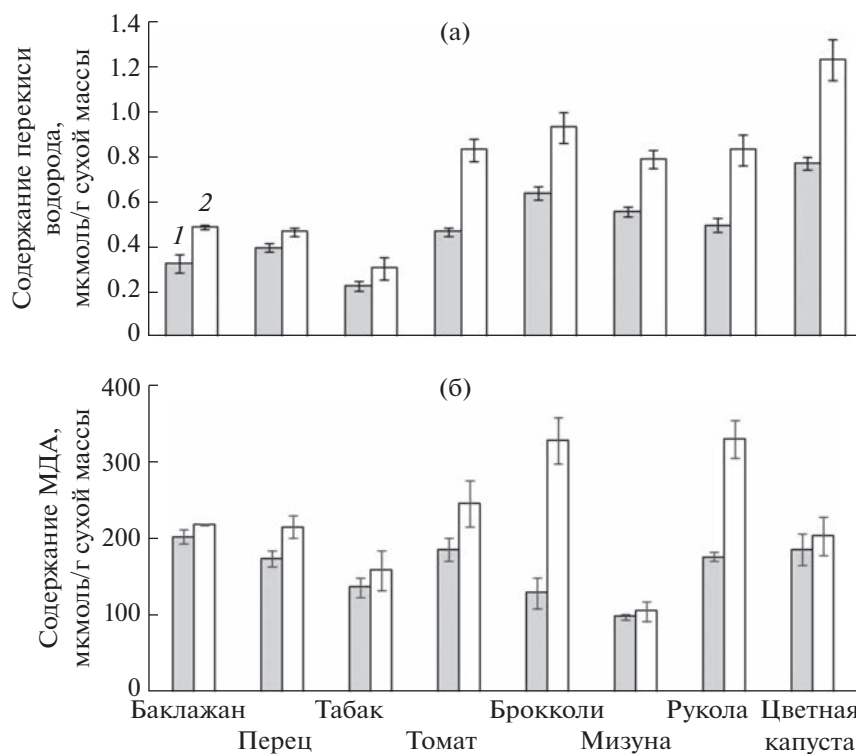


Рис. 3. Содержание перекиси водорода (а) и МДА (б) в листьях растений в условиях фотопериода 16/8 (1) и при постоянном освещении (2).

Таблица 1. Влияние свето-темновых циклов на содержание фотосинтетических и нефотосинтетических пигментов растений семейства Solanaceae

Свето-темновой цикл, ч	Хлорофилл, мг/г сухой массы	Каротиноиды, мг/г сухой массы	Хлорофилл/каротиноиды	Антоцианы, $(A_{530} - 0.25A_{657})$ /г сырой массы	Флавоноиды, A_{300} /г сырой массы
Баклажан					
16/8	17.1 ± 1.8 a	2.1 ± 0.3 a	8.1 ± 0.2 a	0.54 ± 0.04 b	22.2 ± 2.1 d
24/12	14.7 ± 0.3 b	1.8 ± 0.3 ab	8.1 ± 0.2 a	0.58 ± 0.11 a	22.4 ± 0.3 d
48/24	14.0 ± 2.8 b	1.8 ± 0.1 ab	7.6 ± 0.3 b	0.53 ± 0.05 b	37.1 ± 3.5 ab
96/48	12.3 ± 2.1 bc	1.8 ± 0.4 ab	7.6 ± 0.1 b	0.55 ± 0.04 b	40.6 ± 2.7 a
120/60	12.0 ± 0.9 c	1.6 ± 0.3 b	7.1 ± 0.1 c	0.51 ± 0.03 b	33.5 ± 2.9 b
Перец					
16/8	19.9 ± 1.0 a	2.5 ± 0.2 a	8.1 ± 0.5 a	0.69 ± 0.04 b	24.6 ± 1.6 b
24/12	14.5 ± 1.2 b	1.9 ± 0.1 b	7.7 ± 0.2 ab	0.60 ± 0.08 b	29.0 ± 3.8 b
48/24	12.9 ± 0.8 bc	1.6 ± 0.1 c	7.9 ± 0.4 a	0.66 ± 0.05 a	36.6 ± 2.9 a
96/48	10.9 ± 3.3 c	1.5 ± 0.5 c	7.2 ± 0.1 b	0.52 ± 0.06 c	34.0 ± 2.9 a
120/60	12.7 ± 1.7 bc	1.6 ± 0.1 c	8.0 ± 0.3 a	0.61 ± 0.06 b	37.7 ± 3.6 a
Табак					
16/8	9.9 ± 0.3 a	0.6 ± 0.15 c	8.5 ± 0.25 a	1.39 ± 0.14 a	106.5 ± 0.8 a
24/12	7.5 ± 0.6 b	0.7 ± 0.16 c	8.5 ± 0.21 a	1.00 ± 0.08 b	93.5 ± 7.4 a
48/24	4.5 ± 0.6 c	0.5 ± 0.26 c	8.8 ± 0.61 a	0.95 ± 0.21 b	97.3 ± 9.5 a
96/48	6.0 ± 1.1 bc	1.1 ± 0.1 b	7.1 ± 0.19 b	1.07 ± 0.18 b	87.7 ± 4.0 b
120/60	6.5 ± 0.3 b	1.5 ± 0.15 a	8.2 ± 0.15 a	0.90 ± 0.12 b	78.4 ± 9.9 c
Томат					
16/8	19.6 ± 0.3 a	1.4 ± 0.1 a	8.3 ± 0.5 b	0.86 ± 0.13 c	33.9 ± 3.9 b
24/12	16.2 ± 1.2 b	1.3 ± 0.1 a	8.8 ± 1.1 a	0.87 ± 0.02 c	34.9 ± 1.3 b
48/24	10.3 ± 1.9 c	1.5 ± 0.1 a	8.8 ± 0.8 a	1.18 ± 0.07 b	34.9 ± 2.0 b
96/48	13.9 ± 2.0 bc	1.4 ± 0.1 a	9.5 ± 1.0 a	2.12 ± 0.30 a	41.8 ± 3.8 a
120/60	18.2 ± 5.7 a	1.4 ± 0.1 a	6.7 ± 0.2 c	2.15 ± 0.30 a	36.7 ± 3.4 b

Примечание. Различные буквы указывают на достоверность различий средних значений при $P < 0.05$.

определенные фотопротекторные реакции. В зависимости от чувствительности у растений разных видов в той или иной степени уменьшается содержание хлорофилла, приводящее к снижению поглощения света на единицу площади листа, что служит одним из механизмов защиты от избыточного освещения. Ранее нами было показано, что если непрерывное освещение сочетается с более низкой интенсивностью света, то есть не приводит к увеличению количества полученных растениями фотонов света, то реакция устойчивых растений, например, брокколи и мизуны, может быть иной и количество хлорофилла может даже увеличиваться [15]. У чувствительных к круглосуточному освещению пасленовых растений более высокий ИДО не является в этом случае причиной развития фотоповреждений, а уменьшение содержания хлорофилла происходит даже если ИДО не выше, чем обычно требуется растениям при более коротких фотопериодах [16]. В условиях

постоянного освещения практически у всех изученных видов наблюдалось увеличение соотношения хлорофиллов a/b в результате образования в ФСII ССК меньшего размера, а также уменьшение доли хлорофилла в ССК. В отношении каротиноидов известно, что, помимо светособирающей, фотохимической и структурной функций, они выполняют фотопротекторную функцию, защищая хлорофилл и другие компоненты фотосистем от светового “перевозбуждения” [17]. Полифункциональность каротиноидов связана с особенностями их строения. Каротиноиды входят в группу терпеноидов, фотозащитная функция которых обусловлена способностью дезактивировать активные формы кислорода. Многочисленные работы показывают, что повышенное содержание каротиноидов характерно для условий с высоким уровнем инсоляции [18]. Однако при постоянном освещении увеличение содержания каротиноидов происходит не всегда, а часто оно даже не-

Таблица 2. Влияние свето-темновых циклов на содержание фотосинтетических и нефотосинтетических пигментов растений семейства Brassicaceae

Свето-темновой цикл, ч	Хлорофилл, мг/г сухой массы	Каротиноиды, мг/г сухой массы	Хлорофилл/каротиноиды	Антоцианы, $(A_{530} - 0.25A_{657})/г$ сырой массы	Флавоноиды, $A_{300}/г$ сырой массы
Брокколи					
16/8	10.9 ± 0.6 a	1.25 ± 0.12 a	8.90 ± 0.71 a	1.00 ± 0.09 a	18.8 ± 1.6 b
24/12	6.5 ± 1.3 b	0.99 ± 0.17 ab	6.69 ± 0.40 b	1.07 ± 0.07 a	22.2 ± 1.7 a
48/24	7.0 ± 0.4 b	0.95 ± 0.02 b	7.36 ± 0.31 b	1.16 ± 0.15 a	17.5 ± 1.5 b
Мизуна					
16/8	5.7 ± 0.7 a	0.67 ± 0.01 c	8.43 ± 0.97 a	0.31 ± 0.03 c	16.7 ± 1.6 b
24/12	6.2 ± 0.2 a	0.94 ± 0.02 a	6.61 ± 0.27 b	0.56 ± 0.11 b	21.6 ± 2.8 a
48/24	6.0 ± 0.4 a	0.74 ± 0.06 b	8.33 ± 1.08 a	0.61 ± 0.06 a	19.9 ± 3.4 a
Рукола					
16/8	8.1 ± 0.5 a	1.19 ± 0.05 a	6.79 ± 0.25 a	1.02 ± 0.11 b	16.1 ± 0.9 a
24/12	6.3 ± 0.4 b	0.95 ± 0.06 b	6.80 ± 0.46 a	1.28 ± 0.19 a	15.6 ± 0.7 a
48/24	5.6 ± 0.3 c	0.90 ± 0.08 b	6.59 ± 0.56 a	0.92 ± 0.10 b	15.5 ± 0.7 a
Цветная капуста					
16/8	4.0 ± 0.2 a	0.3 ± 0.1 b	13.3 ± 2.4 a	1.77 ± 0.33 c	34.9 ± 1.9 d
24/12	4.7 ± 0.5 a	0.6 ± 0.1 a	8.2 ± 0.5 b	3.69 ± 0.58 b	67.8 ± 2.1 b
48/24	3.7 ± 0.7 b	0.5 ± 0.1 a	7.6 ± 0.4 b	4.50 ± 0.32 a	59.8 ± 5.7 c
96/48	3.0 ± 0.4 c	0.3 ± 0.1 b	9.3 ± 1.5 b	5.61 ± 0.65 a	76.7 ± 6.2 a
120/60	4.0 ± 0.6 a	0.5 ± 0.3 a	7.9 ± 0.4 b	5.36 ± 0.72 a	51.2 ± 5.2 c

Примечание. Различные буквы указывают на достоверность различий средних значений при $P < 0.05$.

Таблица 3. Содержание перекиси водорода (мкмоль/г сырой массы) в листьях растений, выращенных в условиях разных свето-темновых циклов

Вид растения	Свето-темновые циклы, ч				
	16/8	24/12	48/24	96/48	120/60
Баклажан	0.33 ± 0.04 c	0.38 ± 0.03 bc	0.41 ± 0.06 ab	0.47 ± 0.02 a	0.40 ± 0.01 b
Перец	0.40 ± 0.02 c	0.42 ± 0.02 c	0.44 ± 0.02 c	0.61 ± 0.02 a	0.53 ± 0.06 b
Табак	0.23 ± 0.02 c	0.31 ± 0.05 b	0.32 ± 0.07 ab	0.26 ± 0.04 bc	0.36 ± 0.04 a
Томат	0.47 ± 0.02 c	0.62 ± 0.17 b	0.78 ± 0.11 a	0.69 ± 0.06 b	0.75 ± 0.07 a
Брокколи	0.64 ± 0.03 b	0.80 ± 0.07 a	0.63 ± 0.03 b	—	—
Мизуна	0.56 ± 0.02 c	0.79 ± 0.05 a	0.65 ± 0.06 b	—	—
Рукола	0.50 ± 0.03 a	0.46 ± 0.03 a	0.52 ± 0.03 a	—	—
Цветная капуста	0.77 ± 0.03 b	0.88 ± 0.13 a	0.95 ± 0.06 a	0.83 ± 0.08 a	0.86 ± 0.09 a

Примечание. Различные буквы указывают на достоверность различий средних значений при $P < 0.05$; “—” — нет данных.

сколько снижается, что показано нами в данной работе и ранее [15, 16, 19]. Важно, что при этом практически всегда уменьшается соотношение хлорофиллы/каротиноиды, что указывает на относительно более высокую концентрацию каротиноидов в пуле фотосинтетических пигментов, и что способствует реализации их защитной функции в условиях избыточного освещения. Существенно также и то, что в условиях постоянного

освещения у всех изученных видов отмечено увеличение содержания антоцианов и флавоноидов. Флавоноиды — большая группа фенольных вторичных метаболитов, широко представленная в растительном мире. Благодаря своей способности поглощать ультрафиолетовое излучение (330–350 нм) и часть видимых лучей (520–560 нм), флавоноиды защищают растительные ткани от избыточной радиации. Антоцианы, один из

подклассов флавоноидов, участвуют в защите хлоропластов растений от повышенной интенсивности света видимой области, выступая в качестве своеобразного светового экрана, поглощающего избыточные фотоны и таким образом конкурируя с хлорофиллами за абсорбцию световой энергии [20–24]. Это позволяет причислить их к участникам нефотохимического защитного механизма наряду с пигментами ксантофиллового цикла [25]. Отмечено, например, что более эффективно, чем каротиноиды, фотопротекторную роль антоцианы выполняют при длительном действии световых стрессов, а каротиноиды ксантофиллового цикла, наоборот, при краткосрочных воздействиях [26]. Антоцианы также участвуют в защите от ультрафиолетового излучения (УФ-В) [27, 28], хотя некоторые исследователи отдают ведущую роль в защите от УФ бесцветным флавоноидам [26, 29]. Однако пока вопрос о том, какая функция является основной для флавоноидов и антоцианов — фотопротекторная или антиоксидантная — остается открытым [30–34]. Для человека важной особенностью антоцианов и флавоноидов является то, что они обладают широким спектром полезных для здоровья свойств, что делает “функциональные продукты” с их повышенным содержанием все более популярными [35, 36].

Учитывая известные данные о влиянии круглосуточного освещения на пигментный комплекс, реакция растений на постоянное освещение, которое также можно считать аномальным свето-темновым циклом, была ожидаема и может объясняться как увеличением ИДО, так и быть непосредственно результатом непрерывного поступления света, обуславливающего непрерывность поступления светового сигнала, протекания фотосинтеза и фотоокислительных процессов. Реакции же растений на другие аномальные свето-темновые циклы, которые обеспечивали растения таким же ИДО, как в контроле, были различны. В большинстве случаев растения демонстрировали признаки развития легкого окислительного стресса и, соответственно, изменения в пигментном комплексе, направленные на защиту от избыточного света, хотя суммарно за время опыта растения и не получали избытка фотонов света. Вероятно, фотозащитные реакции развивались в ответ на длительное (24, 48, 96 и 120 ч) действие света в первой части свето-темнового цикла. Кроме того, режимы свето-темновых циклов были такими, что растения могли освещаться во время скотофильной фазы и наоборот, во время фотофильной фазы могла быть темнота. По-видимому, такие режимы поступления света способны приводить к рассогласованию эндогенных (циркадных) биоритмов с внешним циклом свет/темнота, что также может вызывать неспецифические защитные реакции,

В целом наши данные показывают, что чувствительность растений к тем или иным световым воздействиям достаточно видоспецифична и особенно это проявляется в ответных реакциях с образованием защитных метаболитов, что подтверждается и литературными данными. Например, постоянное освещение микрозелени амаранта и листовой капусты приводило к увеличению у них содержания фенольных соединений и антоцианов, а также к усилению антиоксидантной активности, но в этих же условиях биохимический состав зеленого и фиолетового базилика не изменялся [37]. Поэтому для повышения эффективности, урожайности и качества растений, оценка их реакции на освещение и условия выращивания должна быть выполнена для каждого вида.

Наконец, из полученных нами результатов следует, что с помощью определенных аномальных свето-темновых циклов можно вызывать такие изменения в пигментном комплексе, которые будут сопровождаться повышением содержания определенных групп пигментов. При этом увеличение ИДО не является обязательным условием для запуска у растений фотозащитных реакций, приводящих к выработке определенных фитохимических веществ, которые могут являться ценными метаболитами, повышающими пищевую ценность растений. В рамках дальнейших исследований крайне важно будет установить физиолого-биохимические, а затем молекулярно-генетические механизмы, лежащие в основе реакции растений на аномальные свето-темновые циклы. Их установление должно стать надежной научной основой для достижения значительного прогресса в обеспечении в современных условиях продовольственной безопасности в целом и биологической безопасности продуктов питания в частности.

Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда (проект № 23-16-00160) на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Despommier D.* The vertical farm: feeding the world in the 21st century. Thomas Dunne Books: New York, NY, USA, 2010.
2. *Kozai T., Nui G., Takagaki M.* Plant Factory: An Indoor Vertical Farming System for Efficient Quality Food Production; Academic Press: Cambridge, MA, USA, 2015. 516 p.
3. *van Delden S.H., Sharathkumar M., Butturini M., Graamans L.J.A., Heuvelink E., Kacira M., Kaiser E.,*

- Klamer R.S., Klerkx L., Kootstra G., Loeber A., Schouten R.E., Stanghellini C., van Ieperen W., Verdonk J.C. et al.* Current status and future challenges in implementing and upscaling vertical farming systems // *Nature Food*. 2021. V. 2. P. 944. <https://doi.org/10.1038/s43016-021-00402-w>
4. *Kozai T., Niu G.* Role of the plant factory with artificial lighting (PFAL) in urban areas // *Plant Factory: An Indoor Vertical Farming System for Efficient Quality Food Production* / Eds. T. Kozai et al. Academic Press: London, UK. 2020. P. 7.
 5. *Chen Xl., Li Yl., Wang Lc., Yang Qc., Guo Wz.* Responses of butter leaf lettuce to mixed red and blue light with extended light/dark cycle period // *Sci. Rep.* 2022. V. 12. P. 6924. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-10681-3>
 6. *Bowsher C.G., Long D.M., Oaks A., Rothstein S.J.* Effect of light/dark cycles on expression of nitrate assimilatory genes in maize shoots and roots // *Plant Physiol.* 1991. V. 95. P. 281. <https://doi.org/10.1104/pp.95.1.281>
 7. *Chang A.C., Yang T.Y., Riskowskie G.L.* Ascorbic acid, nitrate, and nitrite concentration relationship to the 24 hour light/dark cycle for spinach grown in different condition // *Food Chem.* 2013. V. 138. P. 382. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2012.10.036>
 8. *Kurata H., Achioku T., Furusaki S.* The light/dark cycle operation with an hour-scale period enhances caffeine production by *Coffea arabica*, cells // *Enzyme Microb. Technol.* 1998. V. 23. P. 518. [https://doi.org/10.1016/S0141-0229\(98\)00081-7](https://doi.org/10.1016/S0141-0229(98)00081-7)
 9. *Chen X.L., Yang Q.C.* Effects of intermittent light exposure with red and blue light emitting diodes on growth and carbohydrate accumulation of lettuce // *Sci. Hort.* 2018. V. 234. P. 220. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.02.055>
 10. *Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R.* Determinations of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents // *Biochem. Soc. Trans.* 1983. V. 603. P. 591. <https://doi.org/10.1042/bst0110591>
 11. *Lichtenthaler H.K.* Chlorophylls and carotenoids: Pigment of photosynthetic biomembranes // *Methods Enzymol.* 1987. V. 148. P. 350. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
 12. *Kolupaev Y.E., Fisova E.N., Yastreb T.O., Ryabchun N.I., Kirichenko V.V.* Effect of hydrogen sulfide donor on antioxidant state of wheat plants and their resistance to soil drought // *Russ. J. Plant Physiol.* 2019. V. 66. P. 59. <https://doi.org/10.1134/S1021443719010084>
 13. *Velikova V., Edreva A.* Oxidative stress and some antioxidant system in acid rain-treated bean plants: Protective role of exogenous polyamines // *Plant Sci.* 2000. V. 151. P. 59. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(99\)00197-1](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(99)00197-1)
 14. *Heath R.L., Packer L.* Photoperiodization in isolated chloroplasts I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation // *Arch. Biochem. Biophys.* 1968. V. 125. P. 189.
 15. *Shibaeva T.G., Rubaeva A.A., Sherudilo E.G., Titov A.F.* Continuous lighting increases yield and nutritional value and decreases nitrate content in *Brassicaceae* microgreens // *Russ. J. Plant Physiol.* 2023. V. 70. P. 118. <https://doi.org/10.1134/S1021443723601337>
 16. *Shibaeva T.G., Mamaev A.V., Sherudilo E.G., Titov A.F.* The role of photosynthetic daily light integral in plant response to extended photoperiods // *Russ. J. Plant Physiol.* 2022. V. 69. P. 7. <https://doi.org/10.1134/S1021443722010216>
 17. *Llorente B., Martinez-Garcia J., Stange C., Rodriguez-Concepcion M.* Illuminating colors: regulation of carotenoid biosynthesis and accumulation by light // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2017. V. 37. P. 49. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.03.011>
 18. *Маслова Т.Г., Марковская Е.Ф., Слемнев Н.Н.* Функции каротиноидов в листьях высших растений (обзор) // *Журн. общ. биол.* 2020. Т. 81. С. 297. <https://doi.org/0.31857/S0044459620040065>
 19. *Shibaeva T.G., Sherudilo E.G., Rubaeva A.A., Titov A.F.* Continuous LED lighting enhances yield and nutritional value of four genotypes of *Brassicaceae* microgreens // *Planta*. 2022. V. 11. P. 176. <https://doi.org/10.3390/plants11020176>
 20. *Smillie R.M., Hetherington S.E.* Photoabatement by anthocyanin shields photosynthetic systems from light stress // *Photosynthetica*. 1999. V. 36. P. 451. <https://doi.org/10.1023/A:1007084321859>
 21. *Steyn W.J., Wand S.J.E.* Anthocyanins in vegetative tissues: a proposed unified function in photoprotection // *New Phytol.* 2002. V. 155. P. 349. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00482.x>
 22. *Timmins G.S., Holbrook N.M., Field T.S.* Le rouge et le noir: Are anthocyanins plant melanins? // *Adv. Bot. Res.* 2002. V. 37. P. 17. [https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(02\)37041-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(02)37041-1)
 23. *Nielsen S.L., Simonsen A.M.* Photosynthesis and photoinhibition in two differently coloured varieties of *Oxalis triangularis* — the effect of anthocyanin content // *Photosynthetica*. 2011. V. 49. P. 346. <https://doi.org/10.1007/s11099-011-0042-y>
 24. *Trojak M., Skowron E.* Role of anthocyanins in high-light stress response // *World Sci. News*. 2017. V. 81. P. 150.
 25. *Макаревич А.М., Шутова А.Г., Спиридович Е.В., Решетников В.Н.* Функции и свойства антоцианов растительного сырья // *Труды БГУ.* 2010. Т. 4. С. 1.
 26. *Havaux M., Kloppstech K.* The protective functions of carotenoid and flavonoid pigments against excess visible radiation at chilling temperature investigated in *Arabidopsis npq* and *tt* mutants // *Planta*. 2001. V. 213. P. 953. <https://doi.org/10.1007/s004250100572>
 27. *Olsson L., Veit M., Weissenböck G., Bornman J.* Differential flavonoid response to enhanced UV-B radiation in *Brassica napus* // *Phytochemistry*. 1998. V. 49. P. 1021.
 28. *Alexieva V., Sergiev I., Mapelli S., Karanov E.* The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat // *Plant, Cell Environ.* 2001. V. 24. P. 881. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00778.x>
 29. *Lois R., Buchanan B.B.* Severe sensitivity to ultraviolet radiation in an *Arabidopsis* mutant deficient in flavonoid accumulation. II. Mechanisms of UV-resistance in *Arabidopsis* // *Planta*. 1994. V. 194. P. 504.

30. Neill S.O., Gould K.S., Kilmartin P.A., Mitchell K.A., Markham K.R. Antioxidant capacities of green and cyanic leaves in the sun species, *Quintinia serrata* // *Funct. Plant Biol.* 2002. V. 29. P. 1437.
<https://doi.org/10.1071/FP02100>
31. Neill S.O., Gould K.S. Anthocyanins in leaves: light attenuators or antioxidants? // *Funct. Plant Biol.* 2003. V. 30. P. 865.
<https://doi.org/10.1071/FP03118>
32. Zang K.-M., Yu H.-J., Shi K., Zhou Y.-H., Yu J.-Q., Xia X.-J. Photoprotective roles of anthocyanins in *Begonia semperflorens* // *Plant Sci.* 2010. V. 179. P. 202.
<https://doi.org/10.1016/J.PLANTSCI.2010.05.006>
33. Zhang T.-J., Chow W.S., Liu X.-T., Zhang P., Liu N., Peng C.-L. A magic red coat on the surface of young leaves: Anthocyanins distributed in trichome layer protect *Castanopsis fissa* leaves from photoinhibition // *Tree Physiol.* 2016. V. 36. P. 1296.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpw080>
34. Zhu H., Zhang T.J., Zheng J. Anthocyanins function as a light attenuator to compensate for insufficient photo-protection mediated by nonphotochemical quenching in young leaves of *Acmena acuminatissima* in winter // *Photosynthetica.* 2018. V. 56. P. 445.
<https://doi.org/10.1007/s11099-017-0740-1>
35. Kumar S., Pandey A. K. Chemistry and biological activities of flavonoids: an overview // *Sci. World J.* 2013. Article ID 162750.
<https://doi.org/10.1155/2013/162750>
36. Pojer E., Mattivi F., Johnson D., Stockley C.S. The case for anthocyanin consumption to promote human health: a review // *Comp. Rev. Food Sci. Food Saf.* 2013. V. 12. P. 483.
<https://doi.org/10.1111/1541-4337.12024>
37. Lanoue J., St. Louis S., Little C., Hao X. Continuous lighting can improve yield and reduce energy costs while increasing or maintaining nutritional contents of microgreens // *Front. Plant Sci.* 2022. V. 13: 983222.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.983222>