

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.1

**А.В. Карташов, П.П. Пашковский,
Ю.В. Иванов, А.И. Иванова, Ю.В. Савочкин**

Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, г. Москва, Россия

Морфогенез ассимилирующих органов семян сосны обыкновенной и ели европейской при действии красного и синего света

Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 гг.» (соглашение № 8586).

Проведены сравнительные исследования влияния электролюминесцентного света красного (660 нм) и синего (465 нм) спектра на рост и развитие ассимилирующих органов 6-недельных семян сосны обыкновенной и ели европейской. Выполнены морфометрические и анатомические исследования семян и хвои, показавшие, что красный свет оказывает сходное стимулирующее воздействие на растения сосны и ели, а синий свет обнаруживает существенные различия в реакции ассимилирующих органов. Видоспецифической особенностью действия красного света было очевидное различие в реакции верхушек побегов сосны и ели, заключающееся в стимуляции или ингибировании образования новых хвоинок. Анализ основных фотосинтетических пигментов показал отсутствие заметных изменений качественного состава их в хвое семян при воздействии красного или синего видов света. При этом была обнаружена тенденция к снижению содержания пигментов в хвое при выращивании семян сосны и ели под красным светом. Предполагается, что обнаруженное различие реакций семян сосны и ели на красный и синий свет связано с особенностями фоторегуляторных процессов и адаптационного потенциала исследуемых растений, которые формировались при приспособлении этих видов к условиям произрастания.

Ключевые слова: светоизлучающий диод (light-emitting diode, LED); фотоморфогенез; семена; хвоя; *Pinus sylvestris* L.; *Picea abies* (L.) H. Karst.

Введение

Свет не только является источником энергии для фотосинтеза растений, но и оказывает комплексное действие на их морфогенез, начиная с прорастания семян и заканчивая плодоношением, листопадом и старением. Растения способны распознавать интенсивность светового потока, его продолжитель-

ность, спектральный состав и плоскость поляризации [1]. Световое излучение может оказывать как позитивное (увеличение скорости роста, образование хлоропластов), так и повреждающее действие (образование активных форм кислорода, разрушение ДНК). Непостоянность условий освещения в течение онтогенеза растения сделало необходимым формирование у него сложной фоторегуляторной сети, позволяющей сохранять высокие темпы ассимиляции при различном качестве света и минимизировать его повреждающее действие.

Определенные участки спектра света играют особую роль в жизни растений. К ним относятся синий, красный и дальний красный диапазоны. Включение и / или исключение одного или нескольких из них приводит к значительному изменению процессов роста и развития растений. Ранее рядом исследователей изучалось влияние длинноволновых красных [2], коротковолновых синих [3] и зеленых [4] видов света на водоросли и цветковые растения. Была показана важная ассимиляционная и регуляторная роль света [5] в изменении активности белков мембран хлоропластов и дифференциальной экспрессии связанных с этими процессами генов фоторецепции и гормонального сигналинга [6]. Однако анализ научной литературы свидетельствует о наличии различных экспериментальных данных о последствиях воздействия сходного по качеству света на развитие видов растений, даже внутри одного семейства [7]. В экспериментах с красным и синим светом были зафиксированы значительные морфофизиологические и биохимические эффекты воздействия света на растения. Действие синего света приводило к снижению сухой биомассы, содержания хлорофиллов, но к увеличению содержания нуклеиновых кислот [8]. Синий свет вызывал миниатюризацию листьев с одновременным увеличением числа устьиц и уменьшением их среднего размера [9]. При действии красного света черешки листьев вытягивались, число устьиц снижалось, а клетки изменяли свою форму, становились более округлыми [10]. В клетках этих растений изменялся размер вакуолей, а также локализация и размер хлоропластов [11], при этом сухая масса растений на красном узкополосном свете была больше, чем у контрольных растений, выросших под белым люминесцентным светом [12].

Синий и красный виды света, сильно различающиеся по энергии излучения, воспринимаются двумя разными светочувствительными системами, которые имеют разные сигнальные пути. К таким сигнальным системам относятся фоторецепторы: фитохромы, адсорбирующие красный свет, криптохромы и фототропины, чувствительные к синей области спектра.

Исследования светозависимых процессов позволили предположить существование нескольких различных типов ответных реакций растений на воздействие красного света: VLFRs (very low fluence responses, ответная реакция в пределах $0,1-1 \mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{c}^{-1}$ света), LFRs (low fluence responses, ответная реакция в пределах $1-1\ 000 \mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{c}^{-1}$) и HIRs (high-irradiance responses, от-

ветная реакция от $1000 \mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{c}^{-1}$) [13]. Наиболее распространенными физиологическими эффектами LFRs растений, которые стимулируются красным светом, являются прорастание семян, элонгации стебля, листьев и перехода к цветению [13]. При изменении соотношения в пользу дальнего красного (ДК) света в зависимости от своей ответной реакции LFRs растения подразделяются на две подгруппы: первая подгруппа отличается короткодневной ответной реакцией на воздействие ДК света (наблюдается цветение), а у второй подгруппы наблюдается синдром избегания тени, который является приспособительным механизмом для определения каких-либо находящихся вблизи предметов или соседних растений.

Таким образом, убедительные доказательства регуляторной роли красного и синего света для растений указывают на наличие значительных возможностей управления их ростом и развитием через качество получаемого света. Поэтому исследование перспектив использования узкополосного света в научном и практическом растениеводстве представляется авторам важной задачей биофизики и физиологии растений. Для изучения фотоморфогенеза растений при действии света различного спектрального состава, а также механизмов восприятия и передачи световых сигналов используются различные опытные системы, основанные на выделении нужного спектра света широкополосных светоизлучающих приборов (различные виды ламп) или на применении узкополосных источников света (светодиоды и лазеры). Развитие полупроводниковых технологий привело к созданию новых узкополосных источников света – сверхъярких светодиодов с пиками излучения в строго определенных областях спектра [14].

Несмотря на значительный прогресс в области изучения влияния красного и синего света на цветковые травянистые растения, на сегодняшний день недостаточно полно изучены реакции на данные виды света древесных и, тем более, хвойных растений. Литературные данные свидетельствуют об участии фитохромов в реакции на свет и темноту проростков сосны, влиянии на морфологию растений и активность важнейших ферментов, а также о фотопериодической регуляции покоя терминальных почек и длины хвои [15–17]. Популяции хвойных растений имеют широкий ареал обитания и, как следствие, способны адаптироваться к освещению со значительными качественными и количественными различиями [18, 19]. В отличие от покрытосеменных растений, хвойные способны к синтезу хлорофилла и экспрессии генов фотосинтеза в темноте [20]. Известно также, что фитохромы хвойных растений представлены другими, отличными от покрытосеменных минорными формами (фитохром N, фитохром O, фитохром P) [21]. Среди хвойных представлены растения, различающиеся по требовательности к свету, например, сосна обыкновенная – светлюбивый обитатель открытых пространств (гелиофит), а ель европейская – теневыносливый вид (факультативный гелиофит), предпочитающий полог леса на начальных этапах онтогенеза. Поэтому, несмотря на недостаточную изученность фоторегуляции

у хвойных растений, можно утверждать, что они не только обладают большим разнообразием реакций на красный и синий свет в сравнении с цветковыми растениями, но и, возможно, имеют дополнительные пути светового сингалинга. В связи с этим целью настоящей работы стало исследование особенностей роста и развития ассимилирующих органов: семядолей и хвои 6-недельных сеянцев сосны обыкновенной и ели европейской, выращенных в условиях освещения узкополосным монохроматическим светом.

Материалы и методики исследования

Семена сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели европейской (*Picea abies* (L.) Н. Karst.) сбора 2010 г. предоставлены Учебно-опытным лесхозом Брянской государственной инженерно-технологической академии. Проращивание семян проводили в климатической камере при 16-часовом световом периоде в условиях водной культуры [22, 23].

Опытные варианты сразу после посева помещали в камеры с освещением от светодиодных матриц мощностью 50 Вт из арсенида-фосфида галлия и нитрида индия-галлия, излучающих свет в красной (660 нм) и синей (465 нм) областях спектра и выровненных по количеству падающих квантов ($150 \pm 30 \mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{c}^{-1}$). В качестве контроля использовали вариант, освещаемый полихроматическим белым светом от люминесцентных ламп холодного дневного света OSRAM L36W/765 ($150 \pm 30 \mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{c}^{-1}$). С момента сброса семенной кожуры и разворачивания семядолей сеянцы выращивали на специально разработанной питательной среде [22, 23]. Эксперимент заканчивали по достижении сеянцами возраста 6 недель. Оценку темпов накопления биомассы сеянцами проводили гравиметрическим методом. Измерения средних длин семядолей и хвои (с точностью 0,01 мм), а также подсчет их количества проводили по отсканированным изображениям растений в программе MapInfo Professional v.9.5.

Для определения содержания хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов образцы семядолей и хвои высушивали при 60°C до постоянной массы и гомогенизировали в фарфоровой ступке с кварцевым песком и холодным 80% ацетоном. Оптическую плотность экстрактов измеряли при длинах волн 470, 646 и 663 нм на спектрофотометре «Genesys 10UV» («Thermo Electron Corporation», США). Расчёт содержания хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов проводили по формулам, предложенным Лихтенталером [24], и выражали в мг/г сухой массы.

Для анализа качественного состава пигментов методом тонкослойной хроматографии получали экстракты пигментов свежих листьев растений (200 мг) в смеси этанол : ацетон : диэтиловый эфир (1:1:1). Пигменты экстракта разделяли на хроматографических пластинах из силикагеля 60 на алюминии («Merck», Англия) в затемненной камере смесью ацетон : гексан : петролейный эфир (1:1:1 по объему). Для идентификации разделенных

пигментов пятна элюировали этанолом и измеряли спектры поглощения полученных растворов на спектрофотометре «Nanodrop 2000» («Thermo Fisher scientific», США).

Анатомическое строение хвои изучали под микроскопом «Imager D1» («Carl Zeiss», Германия) с цифровой фотонасадкой на временных препаратах поперечных срезов, полученных с помощью микротомы с вибрирующим лезвием HM650V («Thermo Fisher Scientific», США).

Эксперименты проводили в трёх независимых сериях. Количество наблюдений составляло 30–45 при определении морфометрических параметров и 5–22 при анализе содержания фотосинтетических пигментов. Сильно отклоняющиеся варианты выборок исключали из анализа на основании критических значений разности между крайними вариантами совокупности на уровне значимости 0,05. Данные обрабатывали методами параметрической статистики в среде Microsoft Excel 2010. Итоговые значения, приводимые в тексте, представляют собой среднюю арифметическую величину \pm основную ошибку средней арифметической величины.

Результаты исследования и обсуждение

Полученные результаты показали существенное различие в развитии как между видами исследуемых растений, так и между опытными вариантами для одного вида. Общая масса семян сосны, масса ее хвои и семян ели в контрольных условиях была существенно выше, чем у семян ели (в 2,2, 1,8 и 1,3 раза соответственно), что свидетельствовало о более высоких темпах развития семян сосны. Похожее соотношение сохранялось у семян, выращенных под красным светом. Биомасса семян сосны и ели, выращенных под красным светодиодом, существенно не отличалась ($p > 0,05$) от соответствующих контрольных групп растений. Выращивание под синим светом приводило, с одной стороны, к снижению биомассы семян обоих видов в сравнении с контролем, а с другой стороны – к еще большему усилению различий между видами (рис. 1).

Значение биомассы органов растений является интегральным показателем, обобщающим результаты протекания многих процессов. Поэтому различия в массах ассимилирующих органов в разных условиях освещения могут свидетельствовать об изменении либо длины этих органов, либо их толщины, либо о сочетании двух этих процессов. У обоих видов растений красный свет вызывал увеличение длин семян и хвои в сравнении с контролем, причем наибольшее стимулирующее действие этого света наблюдалось по отношению к хвое ели (31,4% против 24,4% у сосны). С другой стороны, при действии красного света семена сосны в сравнении с контролем удлинялись активнее, чем семена ели (на 20,5% и на 6% соответственно, $p < 0,01$). Воздействие синего света не вызывало увеличения длин ассимилирующих органов семян сосны, а у семян ели

ингибировало их развитие, что приводило к формированию более коротких хвоинок и семядолей (на 10,5 и 4,2% соответственно).

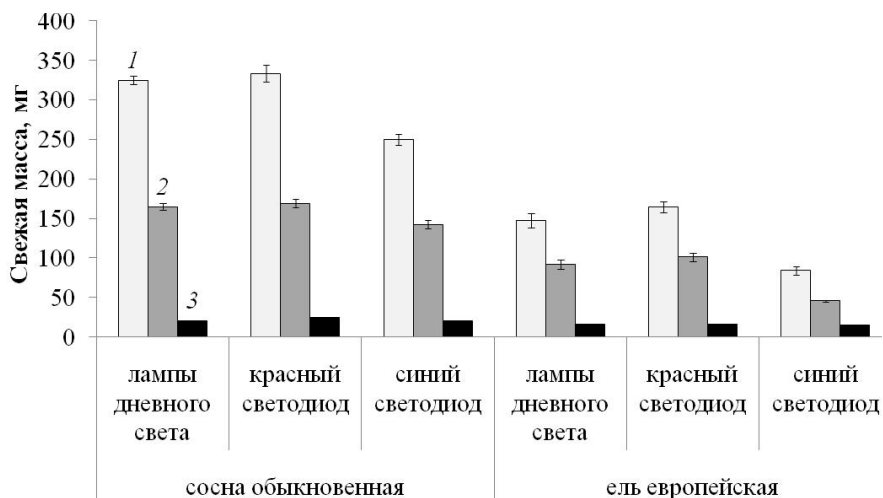


Рис. 1. Влияние красного и синего света на общую массу сеянцев (1), массу хвои (2) и массу семядолей (3)

Таблица 1

Влияние красного и синего света на морфометрические параметры ассимилирующих органов сеянцев

Параметр	Сосна обыкновенная			Ель европейская		
	Лампы дневного света (контроль)	Красный светодиод	Синий светодиод	Лампы дневного света	Красный светодиод	Синий светодиод
Длина хвои, мм	36,2±0,4	45,0±1,4	36,4±1,0	17,2±0,8	22,6±0,6	15,4±0,6
Длина семядоли, мм	26,4±0,3	31,8±0,9	27,1±0,7	16,6±0,4	17,6±0,5	15,9±0,5
Количество хвои, шт.	35,3±0,4	24,6±0,4	24,4±0,5	26,5±1,9	29,9±0,8	17,1±0,8

Во всех опытных вариантах сеянцы сосны отличались от контрольной группы меньшим числом хвои – на 30–31% ($p < 0,001$). У ели, напротив, только освещение синим светом можно было считать ингибирующим, так как количество хвои было на 35,4% меньше ($p < 0,001$), чем в контроле, в то время как красный свет усиливал образование хвои на 12,8% ($p < 0,01$).

Таким образом, действие красного света, явно стимулирующее удлинение хвои сеянцев сосны, ограничивалось только реакцией растущей хвои и не распространялось на апикальную меристему побега, которая обеспечи-

вает заложение новых листовых примордиев. У ели воздействие красного света было более масштабным и не только стимулировало пластинчатую меристему хвои, ответственную за рост органа в длину, но и усиливало заложение большего числа листовых примордиев на верхушке побега, что приводило к заметному увеличению количества хвоинок.



Рис. 2. Микрофотографии поперечных срезов хвои 6-недельных сеянцев сосны, выращенных под светом от ламп дневного света (1), красного светодиода (2) и синего светодиода (3). Буквами обозначены: К – ксилема, Сх – смоляной ход, Схл – складчатая хлоренхима, Ф – флоэма, Э – эпидерма, Эд – эндодерма

Наблюдаемые эффекты воздействия света различного спектрального состава на морфологические параметры исследуемых растений должны иметь свое отражение на мезоструктуре ассимилирующих органов. Анатомическое строение хвои сеянцев сосны, выращенных под синим светом, не имело существенных отличий от контрольных вариантов (рис. 2), в то время как воздействие красного света приводило к развитию более крупной хвои, имеющей большую толщину мезофилла и больший диаметр проводящего пучка, чем у контрольных растений. На фоне наблюдаемого увеличения объемов тканей хвои сосны было отмечено одновременное увеличение среднего размера всех клеток, составляющих данные ткани. Таким образом, увеличение размеров хвои, отмеченное выше для сеянцев сосны, выращенных под красным светом, можно связывать со стимуляцией роста органа за счет растяжения клеток.

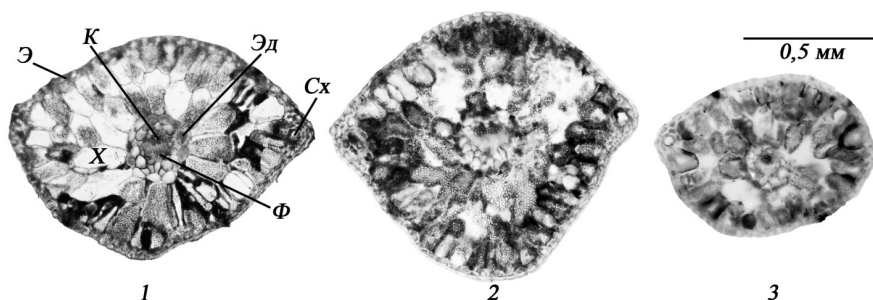


Рис. 3. Микрофотографии поперечных срезов хвои 6-недельных сеянцев ели, выращенных под светом от ламп дневного света (1), красного светодиода (2) и синего светодиода (3). Буквами обозначены: К – ксилема, Сх – смоляной ход, Ф – флоэма, Х – хлоренхима, Э – эпидерма, Эд – эндодерма

Сходное действие красного света наблюдалось в анатомическом строении хвои ели, которое характеризовалось увеличением толщины мезофилла на абаксиальной и адаксиальной сторонах. Однако, в отличие от сосны, мезофилл боковых поверхностей хвои сеянцев ели не утолщался, и поэтому поперечный срез хвои терял исходную форму и приобретал характерные выпуклости на утолщенных сторонах (рис. 3). На фоне заметного увеличения объемов ассимилирующей ткани не отмечалось существенного укрупнения размеров клеток. Воздействие синего света на анатомическое строение хвои ели проявлялось в значительном сокращении диаметра данного органа и уменьшении объемов как ассимилирующей ткани, так и проводящего пучка. В этих условиях клетки фотосинтезирующей паренхимы были мельче и малочисленней, чем у контрольных растений, но форма хвоинки при этом не изменялась.

Полученные результаты показывают, что независимо от экологической принадлежности сосны к гелиофитам, а ели к факультативным гелиофитам красный свет обладал сходным воздействием на анатомию их ассимилирующих органов и стимулировал утолщение фотосинтезирующей ткани. Наблюдаемый эффект красного света отличает исследуемые хвойные растения от цветковых. Так, у молодых растений огурца, подсолнечника и редиса отмечалось уменьшение толщины листа и объема палисадной хлоренхимы при освещении красным светом [25]. В отличие от действия красного света, действие синего света вызывало различную реакцию хвои сеянцев сосны и ели. Как отмечалось выше, влияние синего света на рост и деление клеток хвои ели носило ингибирующий характер, что становилось причиной снижения массы хвои на 50%.

Воздействие света различного спектрального состава не только имеет большое значение для морфогенеза, как это было продемонстрировано выше, но и служит важным сигналом для адаптации фотосинтетического аппарата растения [26]. Это должно способствовать повышению эффективности фотосинтеза при поглощении хлоропластами света различного спектра, а также снижению повреждающего действия излучений с высокой энергией. Для оценки изменений фотосинтетического аппарата исследуемых растений был проведен качественный и количественный анализ фотосинтетических пигментов в семядолях и хвое сеянцев сосны и ели.

Полученные данные выявили сходную реакцию хвои сеянцев сосны и ели на освещение красным светом, что выражалось в существенном снижении содержания пигментов (табл. 2). Наибольшее снижение (при $p < 0,001$) было характерно для хлорофилла *b* (на 42%) и для каротиноидов (на 49–53%). Вместе с этим, исследуемые растения различались по реакции на синий свет. В отличие от хвои сосны, в которой при действии синего света наблюдалось снижение содержания всех исследованных пигментов относительно контроля, в хвое ели в аналогичных условиях происходил значительный рост количества хлорофилла *a* (на 32%) и хлорофилла *b* (на 34%), а уровень каротиноидов был близок к контрольным значениям.

Таблица 2

**Содержание фотосинтетических пигментов в хвое семян сосны
и ели при действии света различного спектрального состава**

Параметр	Сосна обыкновенная			Ель европейская		
	Лампы дневного света	Красный светодиод	Синий светодиод	Лампы дневного света	Красный светодиод	Синий светодиод
Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/г сухой массы	2,33±0,08	1,79±0,11	2,12±0,14	1,78±0,11	1,20±0,06	2,35±0,11
Содержание хлорофилла <i>b</i> , мг/г сухой массы	0,57±0,03	0,33±0,02	0,40±0,03	0,38±0,03	0,22±0,01	0,51±0,04
Содержание каротиноидов, мг/г сухой массы	0,45±0,02	0,23±0,005	0,28±0,02	0,43±0,04	0,20±0,002	0,42±0,006
Отношение содержания хлорофиллов <i>a</i> к <i>b</i>	4,32±0,13	5,43±0,08	5,36±0,08	4,68±0,12	5,51±0,11	4,90±0,17
Отношение содержания каротиноидов к сумме хлорофиллов <i>a</i> и <i>b</i>	0,15±0,002	0,12±0,005	0,11±0,004	0,19±0,008	0,15±0,007	0,14±0,005

На воздействие как синего, так и красного света семена сосны и ели реагировали снижением содержания всех изучаемых пигментов (данные не приведены). Вместе с этим содержание хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов в семенах обоих растений было выше, чем в хвое.

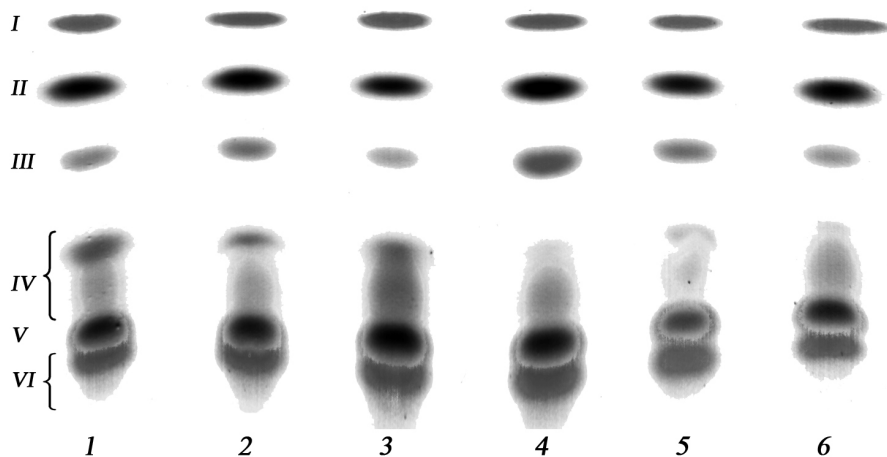


Рис. 4. Фрагмент хроматограммы фотосинтетических пигментов из хвои 6-недельных семян сосны (1–3) и ели (4–6), выращенных под светом различного спектрального состава: 1, 4 – лампы дневного света; 2, 5 – красный светодиод, 3, 6 – синий светодиод. Римскими цифрами обозначены: I – β -каротины, II – феофитин *a*, III – хлорофилл *b*, IV – хлорофилл *a*, V – хлорофилл *b*, VI – лютеин

Качественный анализ пигментов, проведенный методом тонкослойной хроматографии, выявил в хвое семян сосны и ели несколько основных

групп пигментов: хлорофилл *a* и феофитин *a*, хлорофилл *b*, β -каротины, виолоксантин и лютеин (рис. 4). Полученные данные показали отсутствие заметных изменений в качественном составе фотосинтетических пигментов хвои сосны и ели при воздействии красного или синего видов света. Вместе с этим хроматография подтвердила уже обнаруженную тенденцию к снижению содержания пигментов в хвое при выращивании сеянцев сосны или ели под красным светом.

Отношение содержания хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* в хвое обоих растений было высоким, особенно в опытных вариантах, и это отношение достигало максимума при воздействии красного света (табл. 2). Отношение содержания каротиноидов к сумме хлорофиллов в хвое исследуемых растений было максимальным в контрольных условиях и минимальным при действии синего света. Анализ отношения содержания хлорофиллов *a* к *b* и отношения содержания каротиноидов к сумме хлорофиллов позволяет диагностировать оптимальность интенсивности используемого освещения [23]. В работах Бертамини было показано, что отношение каротиноидов к хлорофиллам повышается, а отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* снижается в хвое ели в условиях недостаточного освещения [27]. В наших экспериментах у сосны и ели отношение содержания хлорофиллов *a* и *b* повышалось в опытных условиях, а отношение каротиноидов к сумме хлорофиллов немного снижалось, следовательно, интенсивность освещения исследуемых растений была близка к оптимальному уровню.

Заключение

Анализ полученных данных показывает, что красный свет оказывает в целом сходное воздействие на растения сосны и ели. Сеянцы исследуемых видов, выращенные под красным светом, при сопоставимой массе отличались от контрольных растений более крупными хвоинками и семядолями и пониженным содержанием основных фотосинтетических пигментов. Поскольку красный свет является преобладающим в спектре действия фотосинтеза и эффективно поглощается хлорофиллом [28], выращивание растений под красным светом должно повышать продуктивность их фотосинтеза и стимулировать запасание энергии и рост органов, что и наблюдалось в наших экспериментах. Следует отметить, что утолщение мезофилла хвоинок при действии красного света у изученных растений, по-видимому, происходит различными путями: у сосны пропорциональный рост хвои в диаметре обеспечивается за счет увеличения размера клеток, а для ели свойственно двухстороннее утолщение за счет увеличения количества самих клеток мезофилла. Снижение содержания фотосинтетических пигментов у обоих видов растений в пределах 40–50%, опосредованное действием красного света, может определяться меньшей потребностью в реакционных центрах фотосистем в условиях избытка поглощенной световой энергии. К видовым

особенностям действия красного света следует отнести очевидное различие в реакции верхушек побегов сосны и ели, заключающееся в стимуляции или ингибировании образования новых хвоинок. Вероятно, обнаруженные различия сигнальных свойств красного света для изученных растений связаны с особенностями местообитания подроста сосны и ели. Подрост сосны предпочитает открытые пространства, обеспечивающие свет с полным спектром, в то время как молодые ельники формируются преимущественно под пологом леса, где свет обогащен красным и дальним красным участками спектра.

Действие синего света обнаруживало больше различий между изученными видами. Ассимилирующие органы семян сосны, выращенные на синем свете, не имели сильных отличий от растений, освещавшихся «белым» полихроматическим светом люминесцентных ламп. Рост и развитие ели, напротив, значительно ингибировались под синим светом: растения имели наименьшую массу органов, тонкую хвою с высоким содержанием хлорофилла. Несмотря на то что синий свет обладает максимальной энергией, усвояемой растениями, он имеет большое значение для них не столько как субстрат, сколько как важный сигнальный фактор, вовлеченный во множество физиологических и онтогенетических процессов. Условия выращивания, в которых растения ели получали исключительно синий свет, по-видимому, настолько сильно отличались от условий естественной среды, где этот участок спектра значительно подавлен, что семена были неспособны к требуемой адаптации и существенно отставали в развитии от контрольных растений. Не следует исключать, что на более поздних этапах онтогенеза изученные растения будут иначе реагировать на воздействие красного и синего света, поскольку для реализации определенных этапов жизненного цикла (например, при формировании репродуктивных органов, эмбриогенезе и др.), возможно, будет благоприятно освещение другого спектрального состава, в том числе с высоким уровнем синего света.

Литература

1. Shibayev P., Pergolizzi R. The effect of circularly polarized light on the growth of plants // International Journal of Botany. 2011. Vol. 7. P. 113–117.
2. Jao R., Lai C., Fang W., Chang S. Effect of red light on the growth of Zantedeschia plantlets and tuber formation using light-emitting diodes // HortScience. 2005. Vol. 40. P. 436–438.
3. Kook H.S., Park S.H., Jang Y.J. et al. Blue LED (light-emitting diodes)-mediated growth promotion and control of *Botrytis* disease in lettuce // Acta Agriculturae Scandinavica Soil and Plant Science. 2013. Vol. 63. P. 271–277.
4. Головацкая И.Ф., Карначук Р.А. Роль брассинолида в регуляции роста и гормонального баланса *Arabidopsis thaliana* (L.) на зеленом свете // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 1. С. 15–19.
5. Samuoliene G., Brazaityte A., Urbonaviciute A. et al. The effect of red and blue light component on the growth and development of frigo strawberries // Agriculture. 2010. Vol. 97. P. 99–104.
6. Мартиросян Ю.Ц., Кособрюхов А.А., Креславский В.Д. и др. Фотосинтез и рост растений картофеля при выращивании в условиях аэропоники с дополнительным облучением светодиодами // Сельскохозяйственная биология. 2008. № 3. С. 102–105.

7. Avercheva O., Berkovich Yu., Erokhin A. et al. Growth and photosynthesis of chinese cabbage plants grown under light-emitting diode-based light source // Russian Journal of Plant Physiology. 2009. Vol. 56. P. 14–21.
8. Fankhauser C., Ulm R. Light-regulated interactions with SPA proteins underlie cryptochrome-mediated gene expression // Genes & Development. 2011. Vol. 25. P. 1004–1009.
9. Fana X., Xua Z., Liua X. et al. Effects of light intensity on the growth and leaf development of young tomato plants grown under a combination of red and blue light // Scientia Horticulturae. 2013. Vol. 153. P. 50–55.
10. Tepperman J., Hwang Y., Quail P. PhyA dominates in transduction of red-light signals to rapidly responding genes at the initiation of *Arabidopsis* seedling de-etiolation // The Plant Journal. 2006. 48. P. 728–742.
11. Trouwborst G., Oosterkamp J., Hogewoning S., Harbinson J., Ieperen W. The responses of light interception, photosynthesis and fruit yield of cucumber to LED-lighting within the canopy // Physiologia Plantarum. 2010. Vol. 138. P. 289–300.
12. Brazaityte A., Duchovskis P., Urbonaviciute A. et al. The effect of light-emitting diodes lighting on the growth of tomato transplants // Agriculture. 2010. Vol. 97. P. 89–98.
13. Цыганкова В.А., Галкина Л.А., Мусатенко Л.И., Сытник К.М. Генетический и эпигенетический контроль роста и развития растений. Гены фотоморфогенеза и регуляция их экспрессии светом // Биополимеры и клетка. 2004. Т. 20, № 6. С. 451–471.
14. Шуберт Ф.Е. Светодиоды. Профессиональный справочник. М. : Физматлит, 2008. 496 с.
15. Fernbach E., Mohr H. Coaction of blue ultraviolet A light and light absorbed by phytochrome in controlling growth of Pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings // Planta. 1990. Vol. 180. P. 212–216.
16. Elmlinger M., Bolle C., Batschauer A. et al. Coaction of blue light and light absorbed by phytochrome in control of glutamine synthetase gene expression in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings // Planta. 1994. Vol. 192. P. 189–194.
17. Vince-Prue D. Contrasting types of photoperiodic response in the control of dormancy // Plant, Cell and Environment. 1984. Vol. 7. P. 507–513.
18. Ranade S., Abrahamsson S., Niem J., Garcia-Gil M.R. *Pinus taeda* cDNA microarray as a tool for candidate gene identification for local red/far-red light adaptive response in *Pinus sylvestris* // American Journal of Plant Sciences. 2013. Vol. 4. P. 479–493.
19. Ranade S.S., Garcia-Gil M.R. Ecotypic variation in response to light spectra in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Tree Physiology. 2013. Vol. 33. P. 195–201.
20. Mukai Y., Tazaki K., Fujii T., Yamamoto N. Light-independent expression of three photosynthetic genes, CAB, RBCS, RBCL in coniferous plants // Plant and Cell Physiology. 1992. Vol. 33. P. 859–866.
21. Clapham D.H., Dormling I., Ekberg I., Eriksson G., Qamaruddin M., Vince-Prue D. Latitudinal cline of requirement for far-red light for the photoperiodic control of budset and extension growth in *Picea abies* (Norway Spruce) // Physiologia Plantarum. 1998. Vol. 102. P. 71–78.
22. Иванов Ю.В., Савочкин Ю.В., Кузнецов Вл.В. Влияние минерального состава и pH питательной среды на устойчивость сосны обыкновенной к токсическому действию ионов цинка // Физиология растений. 2013. Т. 60, № 2. С. 257–267.
23. Иванов Ю.В., Савочкин Ю.В., Шумейко Е.В., Кузнецов Вл.В. Реализация раннего этапа онтогенеза сосны обыкновенной на фоне токсичных концентраций ионов меди // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. Т. 21, № 1. С. 103–117.
24. Lichtenthaler H. K. [34] Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in enzymology. 1987. Т. 148. С. 350–382.
25. Тихомиров А.А., Лисовский Г.М., Сидько Ф.Я. Спектральный состав света и продуктивность растений. Новосибирск : Наука, 1991. 168 с.

26. Ptushenko V.V., Ptushenko E.A., Samoiloa O.P., Tikhonov A.N. Chlorophyll fluorescence in the leaves of *Tradescantia* species of different ecological groups: Induction events at different intensities of actinic light // *Biosystems*. 2013. Vol. 114. P. 85–97.
27. Bertamini M., Muthuchelian K., Nedunchezian N. Shade effect alters leaf pigments and photosynthetic responses in Norway spruce (*Picea abies* L.) grown under field conditions // *Photosynthetica*. 2006. Vol. 44. P. 227–234.
28. McCree K. J. Photosynthetically active radiation // *Physiological Plant Ecology I*. Berlin Heidelberg: Springer, 1981. P. 41–55.

Поступила в редакцию 15.11.2013 г.

Авторский коллектив:

Карташов Александр Валерьевич – канд. биол. наук, н.с. лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва, Россия). E-mail: botanius@ya.ru

Пашковский Павел Павлович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва, Россия). E-mail: pashkovskiy.pavel@gmail.com

Иванов Юрий Валерьевич – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва, Россия). E-mail: ivanovinfo@mail.ru

Иванова Александра Игоревна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва, Россия). E-mail: ivanovinfo@mail.ru

Савочкин Юрий Валерьевич – канд. биол. наук, н.с. лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва, Россия). E-mail: botanius@ya.ru

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 1 (25). P. 167–182

***Aleksandr V. Kartashov, Pavel P. Pashkovskiy, Yury V. Ivanov,
Aleksandra I. Ivanova, Yury V. Savochkin**

*Laboratory of Physiological and Molecular Mechanisms of Adaptation, Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation. *E-mail: botanius@ya.ru*

Morphogenesis of Norway spruce and Scots pine seedlings assimilating organs under the influence of red and blue LED light

In the article, the effect of red and blue LEDs light on the growth and development of 6-week-old seedlings of Scots pine and Norway spruce was studied. We carried out morphometric and anatomical studies of the cotyledons and needles, which showed that the red LED light has a similar stimulating effect on plants of Scots pine and Norway spruce, and the blue light reveals differences in the reaction of photosynthesizing organs. Species-specific feature of red LED light action was different in the reaction of shoot tips and activation or inhibition formation of new needles of pine and spruce. The analysis of the main photosynthetic pigments exposed to red or blue light showed the lack in the qualitative composition of photosynthetic pigments of needles seedlings. At the same time, there was reduction in pigment content in the needles of pine seedlings in growing under a red light. It is assumed that the observed difference between the reactions of seedlings of pine and spruce on red and blue light is associated with

features of their habitats, which may significantly affect the photoregulation processes and adaptive capacity of the test plants.

The studied seedlings species grown under red light differed from control plants by bigger needles, cotyledons and low content of photosynthetic pigments. As the red light is predominant in spectrum of photosynthesis and effectively absorbed by chlorophyll, the cultivation of plants under the red light should increase their productivity and stimulate photosynthesis and energy storage organ growth, as was observed in our experiments. It should be noted that the thickness of the mesophyll of the needles on the red light apparently occur in various ways in the studied plants: in pine needles increase in diameter by increasing cell size and in spruce activation of bilateral thickening is due to an increase in the number of the cells of mesophyll. The reduction in photosynthetic pigments on the red light in the two plants species in the range of 40–50% can be determined by a less need for the reaction centers of photosystems under the conditions of excess of light energy. Probably, the difference of signal properties of the red-light signal for the studied plants due to the peculiarities of habitat of seedlings of pine and spruce. Pine seedlings prefer open spaces, providing a full range of light, while the young spruce are formed mainly under the forest canopy, where the light is rich in red and far-red regions of the spectrum.

The effect of blue LED light reveals a significant difference between the studied species. Photosynthesizing organs of pine seedlings grown in blue light did not have any strong differences from plants which were grown on “white” polychromatic light of fluorescent lamps. Spruce development was significantly inhibited by blue light: the plants had the smallest mass and thin needles, with a high content of chlorophyll. Despite the fact that the blue light has maximum energy, it is an important signaling factor for the plants involved in a variety of physiological and developmental processes. Growing conditions in which the plants of spruce got only blue light are so much different from the conditions of the natural environment where the region of the spectrum is significantly suppressed that seedlings were unable to adapt to this condition and were substantially behind the development of the control plants. It should not be ruled out that at later stages of growing of the studied plants they will react differently to the effects of red and blue light; as for the realization of certain stages of the life cycle (for example, during the formation of reproductive organs, embryogenesis, etc.), different spectral composition of light, including high blue light, may be favorable.

Key words: light-emitting diode, LED; cotyledons; needles; *Pinus sylvestris* L.; *Picea abies* (L.) H. Karst.

Received November, 15, 2013

References

1. Shibayev P, Pergolizzi R. The effect of circularly polarized light on the growth of plants. *International J of Botany*. 2011;7:113-117.
2. Jao R, Lai C, Fang W, Chang S. Effect of red light on the growth of *Zantedeschia* plantlets and tuber formation using light-emitting diodes. *HortScience*. 2005;40:436-438.
3. Kook HS, Park SH, Jang YJ. et al. Blue LED (light-emitting diodes)-mediated growth promotion and control of Botrytis disease in lettuce. *Acta Agriculturae Scandinavica Soil and Plant Science*. 2013;63:271-277.
4. Golovatskaya I.F., Karnachuk R.A. Rol' brassinolida v regulyatsii rosta i gormonal'nogo balansa *Arabidopsis thaliana* (L.) na zelenom svetle. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*. 2010. No 1(9). P. 15-19. [Golovatskaya IF, Karnachuk RA. The effect

- of brassinolide on *Arabidopsis* seedlings growth and hormonal balance under green light. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2010;1(9):15-19.] In Russian, English summary
5. Samuoliene G, Brazaityte A, Urbonaviciute A. et al. The effect of red and blue light component on the growth and development of frigo strawberries. *Agriculture*. 2010;97:99-104.
 6. Martirosyan Yu.Ts., Kosobryukhov A.A., Kreslavskiy V.D. i dr. Fotosintez i rost rasteniy kartofelya pri vyrashchivanii v usloviyakh aeroponiki s dopolnitel'nym oblucheniem svetodiodami. Sel'skokhozyaystvennaya biologiya. 2008. No 3. PP. 102-105. [Martirosyan YuTs, Kosobryukhov AA, Kreslavskii VD, Dilovarova TA, Melik-Sarkisov OS, Letunova SV, Kharchenko PN. Photosynthesis and productivity of potato plants growing in the conditions of aeroponics with additional exposure to light diode. *Agricultural Biology*. 2008;3:102-105.] In Russian, English summary
 7. Avercheva O, Berkovich Yu, Erokhin A. et al. Growth and photosynthesis of chinese cabbage plants grown under light-emitting diode-based light source. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2009;56:14-21.
 8. Fankhauser C, Ulm R. Light-regulated interactions with SPA proteins underlie cryptochrome-mediated gene expression. *Genes & Development*. 2011;25:1004-1009.
 9. Fana X, Xua Z, Liua X. et al. Effects of light intensity on the growth and leaf development of young tomato plants grown under a combination of red and blue light. *Scientia Horticulturae*. 2013;153:50-55.
 10. Tepperman J, Hwang Y, Quail P. PhyA dominates in transduction of red-light signals to rapidly responding genes at the initiation of *Arabidopsis* seedling de-etiolation. *The Plant Journal*. 2006;48:728-742.
 11. Trouwborst G, Oosterkamp J, Hogewoning S, Harbinson J, Ieperen W. The responses of light interception, photosynthesis and fruit yield of cucumber to LED-lighting within the canopy. *Physiologia Plantarum*. 2010;138:289-300.
 12. Brazaityte A, Duchovskis P, Urbonaviciute A. et al. The effect of light-emitting diodes lighting on the growth of tomato transplants. *Agriculture*. 2010;97:89-98.
 13. Tsygankova V.A., Galkina L.A., Musatenko L.I., Sytnik K.M. Geneticheskii i epigeneticheskii kontrol' rosta i razvitiya rasteniy. Geny fotomorfogeneza i regulyatsiya ikh ekspressii svetom. Biopolimery i kletka. 2004. V. 20, No 6(20). PP. 451-471. 13. [Tsygankova VA, Galkina LA, Musatenko LI, Sytnik KM. Genetic and epigenetic control of plant growth and development. Photomorphogenesis genes and light regulation of their expression. *Biopolym Cell*. 2004;20(6):451-471.] In Russian, English summary
 14. Shubert F.E. Svetodiody. Professional'nyy spravochnik. M.: Fizmatlit, 2008. 496 pp. [Shubert FE. Svetodiody. Professional'nyy spravochnik. Moscow: Fizmatlit; 2008. 496 p.] In Russian
 15. Fernbach E, Mohr H. Coaction of blue ultraviolet A light and light absorbed by phytochrome in controlling growth of Pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. *Planta*. 1990;180:212-216.
 16. Elmlinger M, Bolle C, Batschauer A. et al. Coaction of blue light and light absorbed by phytochrome in control of glutamine synthetase gene expression in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. *Planta*. 1994;192:189-194.
 17. Vince-Prue D. Contrasting types of photoperiodic response in the control of dormancy. *Plant, Cell and Environment*. 1984;7:507-513.
 18. Ranade S, Abrahamsson S, Niemi J, Garcia-Gil MR. *Pinus taeda* cDNA microarray as a tool for candidate gene identification for local red/far-red light adaptive response in *Pinus sylvestris*. *American J of Plant Sciences*. 2013;4:479-493.
 19. Ranade SS, Garcia-Gil MR. Ecotypic variation in response to light spectra in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Tree Physiology*. 2013;33:195-201.
 20. Mukai Y, Tazaki K, Fujii T, Yamamoto N. Light-independent expression of three photosynthetic genes, CAB, RBCS, RBCL in coniferous plants. *Plant and Cell Physiology*. 1992;33:859-866.

21. Clapham DH, Dormling I, Ekberg I, Eriksson G, Qamaruddin M, Vince-Prue D. Latitudinal cline of requirement for far-red light for the photoperiodic control of budset and extension growth in *Picea abies* (Norway Spruce). *Physiologia Plantarum*. 1998;102:71-78.
22. Ivanov YV, Savochkin YV, Kuznetsov VV. Effect of mineral composition and medium pH on Scots pine tolerance to toxic effect of zinc ions. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2013;60(2):260-269.
23. Ivanov Yu.V., Savochkin Yu.V., Shumeyko E.V., Kuznetsov VI.V. Realizatsiya rannego etapa ontogeneza sosny obyknovennoy na fone toksichnykh kontsentratsiy ionov medi. Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. *Biologiya*. 2013. No 1(21). PP. 103–117. [Ivanov YuI, SavochkinYuV, Shumeiko EV, Kuznetsov VIV. Implementation of scots pine's early ontogenetic stage against copper toxic effect. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2010;1(21):103-117.] In Russian, English summary
24. Lichtenthaler H.K. [34] Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in enzymology*. 1987;148:350-382.
25. Tikhomirov A.A., Lisovskiy G.M., Sid'ko F.Ya. Spektral'nyy sostav sveta i produktivnost' rasteniy. Novosibirsk: Nauka, 1991. 168 pp. [Tikhomirov AA, Lisovskiy GM, Sidko FYa. Light spectral composition and plant productivity. Novosibirsk: Nauka; 1991. 168 p.] In Russian
26. Ptushenko VV, Ptushenko EA, Samoilova OP, Tikhonov AN. Chlorophyll fluorescence in the leaves of *Tradescantia* species of different ecological groups: Induction events at different intensities of actinic light. *Biosystems*. 2013;114:85-97.
27. Bertamini M, Muthuchelian K, Nedunchezian N. Shade effect alters leaf pigments and photosynthetic responses in Norway spruce (*Picea abies* L.) grown under field conditions. *Photosynthetica*. 2006;44:227-234.
28. McCree K J. *Photosynthetically active radiation*. Physiological Plant Ecology I. Encyclopedia of plant Physiology (12/A). Berlin Heidelberg: Springer; 1981. p. 41-55.