

УДК: 635.64:581.132.1

Влияние красного света на содержание углеводов в листьях томатов А.С.Щоголев, В.В.Жмурко

Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)
schogolev@yandex.ru; Vasily.V.Zhmurko@univer.kharkov.ua

Исследовали влияние активации системы фитохромов красным светом на содержание водорастворимых углеводов и крахмала в листьях раннеспелого (Кременчугский) и позднеспелого (Ace 55 vf) сортов томатов (*Lycopersicon esculentum* Mill.). Установлено, что облучение рассады красным светом приводит к изменению содержания углеводов в листьях растений, выращенных в открытом грунте. Проявление эффекта зависит от температуры. Высказано предположение, что активация фитохромов ускоряет реализацию программы морфогенеза растений ещё на ранних этапах онтогенеза. Одним из факторов этого может быть усиление углеводного обмена. По-видимому, это связано с участием системы фитохромов в регуляции суточной динамики содержания углеводов.

Ключевые слова: *томаты (Lycopersicon esculentum Mill.), рассада, фитохром, фотоморфогенез, крахмал, углеводный обмен.*

Введение

В числе рецепторов растений, воспринимающих внешние световые сигналы, важнейшую роль играет система фитохромов. Сейчас известно три класса фоторецепторов, входящих в эту систему: фитохромы, криптохромы и фототропины (Parks, 2003; Peters et al., 1998). Фитохромы воспринимают и трансдуцируют световой сигнал в красной области (660–730 нм) (Parks, 2003; Schäfer, Bowler, 2002; Smith, 1995). Растения содержат, по крайней мере, пять фитохромов – А, В, С, D и Е, которые различаются по физиологической роли (Halliday, Whitelam, 2003). Фитохромному контролю у растений подвержены рост, развитие, морфогенез, активность ряда ферментов, синтез рибулозо-1,5-бисфосфат карбоксилазы, хлорофилла, интенсивность фотосинтеза, накопление и распределение ассимилятов (Mustilli et al., 1999; Parks, 2003; Peters et al., 1998; Sharkey et al., 1991).

Показано, что сверхэкспрессия гена *phyA* овса у трансгенных растений табака даже при освещении белым светом приводила к усилению синтеза ферментов углеводного обмена (Sharkey et al., 1991). Однако большинство исследований направлены на изучение быстрого ответа, то есть непосредственно после облучения или в течение суток после облучения красным светом (Halliday, Whitelam, 2003; Mustilli, Bowler, 1997; Neuhaus et al., 1997; Parks, 2003). Вместе с тем, пролонгированные эффекты активации фитохромов на физиолого-биохимические процессы, рост и развитие исследованы недостаточно.

В частности, к числу таких эффектов можно отнести установленный нами ранее факт повышения урожайности томатов, выращенных из рассады, облучённой красным (660 нм), дальним красным (730 нм) светом и их комбинацией (Щоголев, Жмурко, 2006).

Известно, что углеводы в растениях выполняют не только энергетическую и пластическую функции (Сакало, 2004), но и регулируют сроки перехода к цветению и плодоношению (Цыбулько, 1998). По современным представлениям, они могут выполнять регуляторную функцию, экспрессируя или репрессируя ряд генов, в том числе и те, которые детерминируют процессы роста и развития растений (Киризий, 2004).

Изложенное дает основание предположить, что активация системы фитохромов может приводить к изменению накопления углеводов в листьях и их оттока к меристемам. Эти изменения могут быть одним из важных факторов, определяющих рост, развитие и продуктивность томатов.

Целью настоящей работы было изучение содержания водорастворимых углеводов и крахмала в листьях томатов, выращенных из рассады, облучённой красным светом.

Объекты и методы исследования

В работе использовали два сорта томата (*Lycopersicon esculentum* Mill.): раннеспелый сорт Кременчугский селекции Укр. НИИ овощеводства и бахчеводства, автор В.Н.Кулинич, и позднеспелый сорт компании Asgrow Ace 55 vf.

Опыты проведены в течение 2002–2004 гг. в полевых условиях, в Ново-Водолажском районе Харьковской области. Рассаду выращивали на естественном дне в оптимальных агротехнических условиях в теплице и облучали по способу (Жмурко, Щоголев, 2006). Облучение начинали, когда на растениях формировались 3–4 листа, и продолжали до высадки в поле. Его проводили в начале

темного періода суток в течение 15 мин. Период облучения составлял 15 дней. В опыте были следующие варианты: 1 – контроль (без облучения); 2 – красный свет (КС, 660 нм); 3 – дальний красный свет (ДКС, 730 нм); 4 – КС+ДКС.

В открытый грунт рассаду высаживали в оптимальные для восточной Лесостепи сроки – 2–3 декада мая, по схеме 30×70 см, площадь учётной делянки 5 м², в трёхкратной повторности. Растения выращивали по общепринятой агротехнике для зоны Юго-Восточной Лесостепи Украины.

В течение вегетационного периода (конец июня – июль) для биохимических исследований отбирали пробы полностью сформированных листьев дважды каждую неделю в 20⁰⁰ и 8⁰⁰. По содержанию углеводов в 20⁰⁰ можно судить об их накоплении в течение светового периода. Их содержание в утренние часы (8⁰⁰) даст представление об уровне использования в течение темного периода для оттока к атрагирующим центрам на процессы роста и развития. Листья фиксировали в течение 30 мин при 120°С и высушивали при 70°С. Содержание водорастворимых углеводов определялось по методике Швецова и Лукьяненко, содержание крахмала – по Ястрембовичу и Калинин (Методы ..., 1987). В таблице приведены средние значения содержания из 6 определений углеводов и крахмала за каждый год. Результаты обработаны статистически. Оценивали существенность средней разности по t-критерию и по НСР (Доспехов, 1972).

Результаты

Полученные данные показали, что в листьях растений, выращенных из рассады, облучённой красным светом, содержание углеводов изменено (табл. 1). В листьях растений раннеспелого сорта Кременчугский в 2002 году содержание сахаров в варианте облучения КС было достоверно выше в утренние часы, но ниже в вечерние, в сравнении с содержанием в контроле. В варианте облучения ДКС их содержание было существенно ниже в 20⁰⁰, но наблюдалась тенденция к увеличению содержания в 8⁰⁰, в сравнении с контролем. В варианте облучения КС+ДКС содержание сахаров достоверно не отличалось от контроля, но сохранилась тенденция к увеличению содержания в 8⁰⁰. В 2003 году в опытах с сортом Кременчугский получены иные, чем в 2002 году, данные о влиянии красного света на содержание углеводов. Так, существенно выше, чем в контроле, их содержание было в вечерние часы в варианте облучения ДКС и КС+ДКС. Подобная тенденция по содержанию углеводов была в варианте облучения КС. Но содержание углеводов во всех вариантах облучения в 8⁰⁰ было близко к их содержанию в контрольном варианте. В 2004 году содержание сахаров было существенно ниже в 20⁰⁰ в варианте облучения КС, чем содержание в контроле. Подобная тенденция проявлялась в других вариантах облучения. В 8⁰⁰ содержание сахаров было несколько выше, чем в контроле, но достоверных отличий не обнаружили во всех вариантах облучения.

Таблица 1.

Содержание водорастворимых углеводов в листьях растений томата, выращенных из рассады, облученной красным светом, мг/г сухой массы, 2002–2004 гг.

Вариант облучения рассады	Раннеспелый сорт Кременчугский		Позднеспелый сорт Асе 55 vf	
	Содержание водорастворимых углеводов в часы			
	20 ⁰⁰	8 ⁰⁰	20 ⁰⁰	8 ⁰⁰
2002 г.				
Контроль (без облучения)	193	86	187	114
КС (660нм)	165*	121*	159**	97*
ДКС (730нм)	153*	103	165**	111
КС+ДКС	198	101	183	91**
2003 г.				
Контроль (без облучения)	109	71	105	71
КС (660нм)	127	68	139**	89**
ДКС (730нм)	121*	63	127	70
КС+ДКС	130**	67	137**	57*
2004 г.				
Контроль (без облучения)	57	34	50	39
КС (660нм)	39*	42	49	46
ДКС (730нм)	46	43	43	49
КС+ДКС	49	44	53	41

Примечание: различия существенны: * – при $p \leq 0,05$; ** – при $p \leq 0,01$.

В листьях растений томатов позднеспелого сорта Асе 55 vf содержание сахаров также изменилось (табл. 1). В 2002 году в 20⁰⁰ содержание сахаров было достоверно ниже, чем в контроле, в вариантах облучения КС и ДКС, но незначительно ниже в варианте КС+ДКС. В 8⁰⁰ их содержание было существенно ниже в вариантах облучения КС и КС+ДКС в сравнении с содержанием в контроле. В 2003 году в 20⁰⁰ содержание сахаров было достоверно выше в вариантах облучения и КС+ДКС. Подобная тенденция выявлена и в варианте ДКС, но она не достоверна. В 8⁰⁰ содержание сахаров было существенно выше в варианте КС, а в варианте КС+ДКС достоверно ниже, чем в контроле. В 2004 году существенных отличий в содержании сахаров не обнаружено, но проявлялась тенденция к увеличению содержания в 8⁰⁰.

У раннеспелого сорта Кременчугский и позднеспелого сорта Асе 55 vf прослеживалась общая тенденция – содержание сахаров в 20⁰⁰ было выше, чем в 8⁰⁰, во всех вариантах.

Таким образом, у обоих исследованных сортов в опытах 2002 и 2004 годов в вечерние часы содержание сахаров в листьях растений, выращенных из рассады, облучённой красным светом, было более низким, а в опытах 2003 года более высоким, чем в контроле. В утренние часы в 2002 и 2004 году облучение рассады красным светом приводило к повышению содержания сахаров в листьях растений, а в 2003 году – к его снижению.

Содержание крахмала в листьях растений томатов в результате облучения красным светом рассады, также как и водорастворимых углеводов, изменилось (табл. 2). В листьях растений раннеспелого сорта Кременчугский, выращенных из рассады, облучённой красным светом, содержание крахмала в 2002 году было незначительно выше в 8⁰⁰ в вариантах облучения КС и КС+ДКС, чем содержание в контроле. В 2003 году оно было достоверно выше в 8⁰⁰ в варианте облучения КС. Подобная тенденция проявлялась и в вариантах ДКС и КС+ДКС, но отличия были не достоверны. В 20⁰⁰ содержание крахмала, по сравнению с контролем, существенно не изменилось во всех вариантах облучения. В 2004 году оно было существенно выше в 8⁰⁰ в варианте облучения КС, ДКС и КС+ДКС. В 20⁰⁰ содержание крахмала во всех вариантах облучения было несущественно выше, чем в контроле.

В листьях растений томатов позднеспелого сорта Асе 55 vf содержание крахмала также изменилось (табл. 2). В 2002 году в 20⁰⁰ оно было незначительно выше, чем в контроле в вариантах

Таблица 2.
Содержание крахмала в листьях растений томата, выращенных из рассады, облучённой красным светом, мг/г сухой массы 2002–2004 гг.

Вариант облучения рассады	Раннеспелый сорт Кременчугский		Позднеспелый сорт Асе 55 vf	
	Содержание крахмала в часы			
	20 ⁰⁰	8 ⁰⁰	20 ⁰⁰	8 ⁰⁰
2002 г.				
Контроль (без облучения)	3,82	3,43	3,52	3,65
КС (660нм)	3,56	3,83	3,74	3,96
ДКС (730нм)	3,56	3,38	3,74	3,91**
КС+ДКС	3,95	4,31	3,52	3,16
2003 г.				
Контроль (без облучения)	3,30	2,50	2,87	2,23
КС (660нм)	3,43	3,10*	3,27	2,90
ДКС (730нм)	3,10	2,93	3,77**	3,60
КС+ДКС	2,53	2,57	3,33	3,10
2004 г.				
Контроль (без облучения)	5,06	3,99	4,79	5,70
КС (660нм)	5,91	5,17*	4,91	6,02
ДКС (730нм)	5,29	5,45*	6,20*	6,05
КС+ДКС	6,23	6,07*	5,88*	5,79

Примечание: различия существенны: * – при $p \leq 0,05$; ** – при $p \leq 0,01$.

облучения КС и ДКС, достоверно более высоким в 8⁰⁰ в варианте облучения ДКС и несущественно выше в варианте облучения КС. В 2003 году содержание крахмала было достоверно выше в 20⁰⁰ в варианте облучения ДКС. Подобная тенденция проявлялась и в вариантах КС и КС+ДКС. В 8⁰⁰ содержание крахмала во всех вариантах облучения незначительно превышало содержание в контроле. В 2004 году оно было достоверно выше в 20⁰⁰ в варианте облучения ДКС и КС+ДКС, чем в

контроле. В 8⁰⁰ проявлялась лише тенденція к підвищенню содержания крахмала во всех вариантах, по сравнению с содержанием в контроле.

Таким образом, у сорта Кременчугский в вечерние часы содержание крахмала в листьях растений, выращенных из облучённой красным светом рассады, или не изменялось, или было несколько более высоким, чем содержание в контроле. В утренние часы содержание крахмала под влиянием облучения красным светом возрастало, причём в ряде случаев существенно, по сравнению с содержанием в контроле. У позднеспелого сорта Асе 55 vf проявлялась тенденция к повышению содержания крахмала в листьях во все годы исследований, как в вечерние, так и в утренние часы. При этом в вечерние часы она была более выражена, чем в утренние.

Обсуждение

В листьях обоих сортов во всех вариантах опыта более низкое содержание водорастворимых углеводов в утренние часы (8⁰⁰), чем в вечерние часы, связано с интенсивным их использованием для роста и в метаболических процессах. В утренние часы содержание крахмала в большинстве случаев было более низким или таким же, как в вечерние часы. В некоторых случаях оно к утру даже повышалось. Вероятно, это связано с тем, что этот запасной полисахарид менее интенсивно, чем водорастворимые углеводы, вовлекается в метаболизм.

Общий уровень содержания углеводов в листьях томатов обоих сортов в разные годы исследований различался. В опытах 2002 и 2003 гг. содержание водорастворимых углеводов было более высоким, а крахмала – более низким, чем в опытах 2004 года. По-видимому, это связано с различиями по температуре воздуха в период проведения опытов. Так, в 2002 и 2003 году в этот период максимальная температура воздуха была на 2–7°C, а среднесуточная – на 2–6°C выше, чем в 2004 году. Минимальная же температура воздуха в 2002 и 2003 году составляла +9–+10°C, а в 2004 – +4°C. Известно, что у теплолюбивых культур, к которым относится томат, при пониженной температуре ингибируется фотосинтез, уменьшается содержание водорастворимых углеводов, возрастает содержание крахмала в листьях (Жмурко, Джамеев, 2001). Эффекты красного света на содержание водорастворимых сахаров в 2002 и 2004 году были противоположны эффектам в 2003 году. Что касается крахмала, то во все годы исследований проявлялась тенденция к его повышению, по сравнению с контролем, в листьях обоих сортов в результате облучения красным светом. В ряде опытов это повышение было существенным.

Полученные результаты ещё не дают оснований для окончательного вывода о влиянии активации фитохромов в рассаде томата на содержание углеводов в листьях выращенных из неё растений. Вместе с тем, по литературным данным, активация фитохромов приводит к повышению интенсивности обмена углеводов и активности ферментов углеводного обмена (Mustilli, Bowler, 1997; Mustilli et al., 1999; Parks, 2003; Sharkey et al., 1991). Однако эти эффекты установлены непосредственно в период облучения или в течение суток после облучения красным светом (Mustilli, Bowler, 1997; Mustilli et al., 1999; Parks, 2003; Sharkey et al., 1991). В наших опытах исследовали пролонгированный эффект облучения, причём в разные по температурным условиям годы. Вероятно, этим можно объяснить полученные нами результаты.

По-видимому, при облучении растений красным светом на ранних этапах онтогенеза (в наших опытах – рассады) активация фитохромов обуславливает ускорение морфогенетических процессов, которые могут реализоваться, в том числе, и за счёт усиления углеводного обмена на этих этапах онтогенеза. На более поздних же этапах онтогенеза (в наших опытах через 20–30 дней после облучения) эффекты фитохромов на изменение содержания углеводов менее выражены.

Кроме того, показано, что эффекты фитохромов существенно модифицируются температурой. Так, моногенный мутант *phyB Arabidopsis thaliana* при 22°C переходил к раннему цветению, а при 16°C не переходил (Halliday, Whitelam, 2003). По нашим предыдущим данным (Щёголев, Жмурко, 2006), температурные условия 2002 и 2003 года были более благоприятными, чем условия 2004 года, для роста и развития растений томатов, выращенных из рассады, облучённой красным светом. В эти годы растения обоих исследованных сортов росли и развивались быстрее, раньше, чем в 2004 году, переходили к плодоношению и созревали.

Полученные нами результаты дают основание предположить, что пролонгированный эффект активации фитохромов на содержание углеводов в листьях томатов проявляется по-иному, чем этот эффект непосредственно после её активации. Он существенно модифицируется температурными условиями в годы проведения исследований. Это позволяет установить лишь определенные тенденции в изменении содержания углеводов в листьях растений томатов, выращенных из рассады, облучённой красным светом.

Список литературы

- Доспехов Б.А. Планирование полевого опыта и статистическая обработка его данных. – М.: Колос, 1972. – 205с.
- Жмурко В.В., Джамеєв В.Ю. Ріст, розвиток та фізіолого-біохімічні процеси у теплолюбних культур при адаптації до пониженої температури // *Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть*. – Київ, 2001. – Т.2. – С. 182–190.
- Жмурко В.В., Щоголев А.С. Спосіб вирощування розсади овочевих культур у захищеному ґрунті // Патент на винахід А01G7/04 №77206. 2006. Бюл.№11.
- Киризий Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений – К.: Логос, 2004. – 192с.
- Методы биохимического исследования растений / Под ред. А.И.Ермакова. – Л.: Агропомиздат, 1987. – 430с.
- Сакало В.Д. Метаболізм сахарози і його регуляція в рослинах з різним складом запасних вуглеводів. Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. – Київ, 2004. – 41с.
- Цыбулько В.С. Метаболические закономерности фотопериодической реакции растений – Киев: Аграрна наука, 1998. – 182с.
- Щоголев А.С., Жмурко В.В. Действие красного света на продуктивность томатов // *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія «Біологія»*. – Харків, 2006. – №1 (8). – С. 77–81.
- Halliday K.J., Whitelam G.C. Changes in photoperiod or temperature alter the functional relationships between phytochromes and reveal roles for phyD and phyE // *Plant Physiology*. – 2003. – Vol.131. – P. 1913–1920.
- Mustilli A.C., Bowler C. Tuning in to the signals controlling photoregulated gene expression in plants // *The EMBO Journal*. – 1997. – Vol.16, №19. – P. 5801–5806.
- Mustilli A.C., Fenzi F., Ciliento R. et al. Phenotype of the tomato *high pigment-2* mutant is caused by a mutation in the tomato homolog of *DEETIOLATED1* // *Plant Cell*. – 1999. – Vol.11. – P. 145–158.
- Neuhaus G., Bowler C., Hiratsuka K. et al. Phytochrome-regulated repression of gene expression requires calcium and cGMP // *The EMBO Journal*. – 1997. – Vol.16, №10. – P. 2554–2564.
- Parks B.M. The red side of photomorphogenesis // *Plant Physiology*. – 2003. – Vol.133. – P. 1437–1444.
- Peters J.L., Széll M., Kendrick R.E. The expression of light-regulated genes in the high-pigment-1 mutant of tomato // *Plant Physiol.* – 1998. – Vol.117. – P. 797–807.
- Schäfer E., Bowler C. Phytochrome-mediated photoperception and signal transduction in higher plants // *The EMBO Journal*. – 2002. – Vol.3, №11. – P. 1042–1048.
- Sharkey T.D., Vasey T.L., Vanderveer P.J., Vierstra R.D. Carbon metabolism and photosynthesis in transgenic tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) having excess phytochrome // *Planta*. – 1991. – Vol.185. – P. 287–296.
- Smith H. Physiological and ecological function within the phytochrome family // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* – 1995. – Vol.46. – P. 289–315.

Вплив червоного світла на вміст вуглеводів у листках томатів
А.С.Щоголев, В.В.Жмурко

Досліджували вплив активації системи фітохромів червоним світлом у розсаді на вміст водорозчинних вуглеводів і крохмалю в листках вирощених з неї рослин томатів (*Lycopersicon esculentum* Mill.) сорту Кременчуцький (ранньостиглий) і Асе 55 vf (пізньостиглий). Опромінення розсади червоним світлом приводить до зміни вмісту цукрів і крохмалю. Прояв ефекту залежить від температури. Висловлено припущення, що активація фітохромів прискорює реалізацію програми морфогенезу рослин ще на ранніх етапах онтогенезу. Одним з факторів цього може бути посилення вуглеводного обміну. Вочевидь, це пов'язано з участю системи фітохромів у регуляції добової динаміки вмісту вуглеводів.

Ключові слова: *томати (Lycopersicon esculentum Mill.), розсада, фітохром, фотоморфогенез, крохмаль, вуглеводний обмін.*

Influence of red light on the content of carbohydrates in the leaves of tomatoes
A.S.Schogolev, V.V.Zhmurko

Influence of activation of phytochrome system by red light on the content of sugars and starch in the leaves of tomatoes (*Lycopersicon esculentum* Mill.) – the sort Kremenchugskiy (early-maturing) and

the sort of the company Asgrow Ace 55 vf (late-maturing) is investigated. Irradiation of seedlings by red light results in change of the content of sugars and starch. Manifestation of the effect depends on temperature. The assumption is stated, that the activation of phytochrome system accelerates realization of the morphogenesis program of plants at early stages of ontogenesis. One of the factors of it may be amplification of carbohydrate metabolism. Apparently, it is connected with participation of phytochrome system in regulation of daily dynamics of the content of carbohydrates.

Key words: *tomato (Lycopersicon esculentum Mill.), seedlings, phytochrome, photomorphogenesis, starch, carbohydrate metabolism.*

Представлено: М.М.Гридіним

Рекомендовано до друку: Є.Е.Перським