УДК 621.237

А.О. Семенов, Т.В. Сахно, Г.М. Кожушко

Полтавський університет економіки і торгівлі, Полтава, Україна

АНАЛІЗ РОЛІ УФ-ВИПРОМІНЮВАННЯ НА РОЗВИТОК І ПРОДУКТИВНІСТЬ РІЗНИХ КУЛЬТУР

В роботі проведено аналіз та систематизація результатів досліджень дії УФ-випромінювання на фізіологію рослин і різні біологічні ефекти, а також його вплив на хвороби і продуктивність сільськогосподарських культур. Зроблено висновки про доцільність застосування УФ-А і УФ-В випромінювання в опромінювальних установках для вирощування рослин у закритому ґрунті і розвиток досліджень, спрямованих на оптимізацію застосування УФ-випромінювання для підвищення продуктивності культур.

Ключові слова: *випромінювання, ультрафіолет, рослини, фоторецептори, фотосинтез, біорегуляція, продуктивність.*

Вступ

Основним джерелом енергії для життя рослин на Землі є Сонце, тому можна припустити, що для найбільш повного задоволення всіх фізіологічних потреб рослин при використанні штучних джерел світла необхідно мати спектр випромінювання наближений до сонячного.

Оптимізація режимів опромінення базується на знаннях про вплив оптичного випромінювання на ріст і розвиток конкретних видів культур. Основний вплив світлового середовища на ріст і продуктивність культур обумовлений трьома її показниками: спектральним складом випромінювання, щільністю потоку випромінювання і розподілом щільності потоку в часі [1].

Спектральний склад випромінювання впливає на безліч фізіологічних процесів в рослинах і цій проблемі присвячена велика кількість досліджень [2-6]. Більшість з них відноситься до області фотосинтетично активної радіації (ФАР) в діапазоні довжин хвиль 380-710 нм. Що стосується ультрафіолетового випромінювання УФ-області, далекої червоної та інфрачервоної (ІЧ) то їх роль для розвитку та продуктивності сільськогосподарських культур в закритому грунті досліджені на наш погляд недостатньо. Тому дана проблема на сьогодні є актуальною.

Мета статті

Метою цієї роботи є аналіз і систематизація результатів досліджень дії УФ-випромінювання на фізіологію рослин, їх продуктивність, цитофізіологічні реакції, трансдукцію сигналів активації механізмів захисту та інші біологічні ефекти, а також визначення доцільності застосування його при вирощуванні світлокультур в закритому грунті.

Аналіз останніх досліджень і публікацій

Ультрафіолетове випромінювання є частиною неіонізуючого електромагнітного спектра Сонця і становить приблизно 8-9% сонячної радіації, що досягає Землі [7, 8]. УФ традиційно поділяють на три діапазони: УФ-С (200-280 нм), який становить близько 1% спектра і є небезпечним для рослин, однак у звичайних умовах практично не досягає поверхні Землі; УФ-В (280-320 нм) - становить 1,5% сонячної радіації і як правило, погано впливає на ріст і розвиток рослин, проте, для нормального розвитку деяких видів рослин потрібна невелика кількість випромінювання в даному діапазоні; УФ-А (320-400 нм) - становить приблизно 6,3% сонячної радіації і є безпечним для живих організмів, грає регуляторну роль в розвитку рослин, тому є доцільним присутність невеликої кількості випромінювання в спектрі даного діапазону [2, 9].

Озоновий шар Землі повністю поглинає короткохвильове УФ-випромінювання з довжинами хвиль, меншими 280 нм. Коефіцієнт абсорбції озоном УФ випромінювання швидко зменшується при збільшенні довжини хвилі більше 280 нм і дорівнює нулю при 330 нм. Фактично поверхні Землі досягає лише випромінювання з довжинами хвиль, що перевищують 290 нм.

Вивчення впливу УФ-випромінювання на рослини відбувалося протягом більшої частини XX століття. Слід, зокрема, згадати роботу Калдвелла [7], який, узагальнивши досвід попередників і власні експерименти, сформулював методичні підходи, що дозволяють порівнювати біологічну ефективність різних довжин хвиль сонячного і отриманого від

© А.О. Семенов, Т.В. Сахно, Г.М. Кожушко

штучних джерел УФ-В випромінювання. Особливо інтенсивно дослідження впливу УФ-В на біологічні об'єкти почали проводитися з 80-х років, коли над антарктичними областями були виявлені так звані "озонові діри". Відомо, що зменшення озонового шару на 1% призводить до збільшення УФ-В випромінювання, яке досягає поверхні Землі на 1,3%.

До теперішнього часу накопичений значний експериментальний матеріал про біологічний вплив, що здійснює УФ-випромінювання (УФВ) на природні фітоценози та сільськогосподарські культури. З 1950-х років проводилися дослідження впливу УФВ на природну рослинність в умовах високогір'я, що відрізняється від рівнинної місцевості підвищеними рівнями УФ-радіації. Результати спостережень, що стосуються впливу УФ-В-радіації, а також спільної дії УФВ, природних кліматичних і техногенних факторів на рослини, узагальнені і опубліковані в ряді оглядових статей [5, 6, 8, 10, 11]. Так, в роботі [11] обговорюються питання застосування УФ-випромінювання для передпосівної обробки і стимуляції розвитку вегетуючих рослин. Аналіз опублікованих даних демонструє різні методичні підходи при експериментальній оцінці біологічної дії ультрафіолетового випромінювання на природну рослинність і сільськогосподарські культури. У зв'язку з цим, провести порівняльну оцінку отриманих результатів часто буває важко.

В [1, 2] обґрунтовано необхідність перегляду частини даних, які отримані раніше, щодо біологічного впливу УФ-випромінювання на рослини і більш суворої постановки подальших експериментальних досліджень з використанням лампових систем, що моделюють УФ вплив на сільськогосподарські культури.

Розвиток рослин протягом усього життєвого циклу регулюють фоторецептори. Всі складні і різноманітні відповіді на світло медіюють лише невеликою кількістю типів фоторецепторів (рис. 1). Вони сприймають світлові сигнали і ініціюють внутрішньоклітинні сигнальні шляхи, що включають протеолітичне розщеплення сигнальних компонентів і репрограмування транскрипції. Механізми передачі світлового сигналу фоторецепторами в деталях невідомі. З'ясування ролі окремих фоторецепторів в розвитку рослин представляє значні труднощі, у зв'язку з тим, що деякі фоторецептори володіють синергічною дією, в той час як інші є антагоністами. Сукупність наявних даних свідчить про різноманітність і специфічність фоторецепторів у рослин [12].

Фотоморфогенетичний вплив світла на рослину реалізується через регуляторні фоторецептори, які складаються з пігменту, що поглинає світло (хромофора), пов'язаного з молекулою білка-ефектора (апопротеїну).

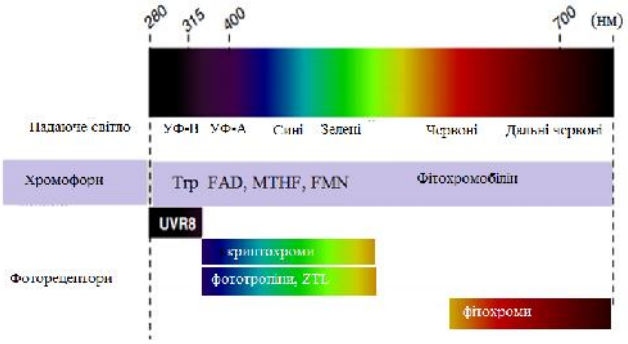

Рис.1. Класифікація та оптичні властивості регуляторних фоторецепторів [13]

Поглинання світла хромофором стимулює хімічні або конформаційні зміни в апопротеїні рецептора, які передаються сигнальним молекулам [14]. Кожен тип фоторецепторів містить хромофорні групи, що визначають його оптичні властивості.

Рослини здатні розрізняти майже всі характеристики світла, включаючи напрямок, довжину хвилі і тривалість освітлення, використовуючи при цьому три основні класи фоторецепторів, «впізнають» різні довжини хвиль. Синє світло/УФ-А поглинають кріптохроми і фототропіни-кріптохроми (CRY1, CRY2 і CRY3), фототропіни (PHOT1 і PHOT2) і ZTL. Функціонально взаємопов'язані, ці фоторецептори запускають програми розвитку рослин і координують циркадні ритми їх біологічних процесів з добовим сонячним циклом [15].

Кріптохроми поглинають світло в області від синьої до УФ-А радіації, беруть участь в регуляції деетіоляції, в налаштуванні циркадних ритмів і індукції цвітіння [16 - 21]. У багатьох випадках кріптохроми працюють спільно з цитохромами [16, 22].

У кріптохромах хромофорними групами служать флавін і птерін (або діазофлавін). Світлозбиральним хромофором є птерін. Білки кріптохромів споріднені ДНК-фотоліазам - ферментам, які беруть участь у відновленні ушкоджень ДНК викликаних короткохвильовим УФ-випромінюванням. Хоча кріптохроми не можуть безпосередньо відновлювати ДНК, первинні акти захоплення світла у них такі ж, як у фотоліаз. Кріптохромна фоторецепторна система локалізована в ядрі. Припускають наявність світлозалежного транспорту кріптохром через ядерну мембрану. Кріптохроми контролюють біосинтез антоціанів і каротиноїдів. Від кріптохромного сигналу залежить експресія генів халконсінтази, халконізомерази, дігідрофлавонолредуктази і інших ферментів біосинтезу антоціанів. Кріптохромний сигнал гальмує зростання гіпокотиля на світлі, контролює процеси деетіоляції і продихної провідності [23]. У Arabidopsis ідентифіковані 4 основних фоторецептори синього світла: два кріптохроми (Cry1 і Cry2) і

2 фототропіни (Phot1 і Phot2). Кріптохром 1 (Cry1) - основний рецептор синього / УФ-А світла, бере участь в фотоморфогенезі і грає вирішальну роль у відповідних реакціях Arabidopsis на світло високої інтенсивності, що веде до окислювального пошкодження.

Центральне місце в кріптохромному сигналінгу займає світлозалежне розщеплення конститутивного білка, що бере участь в фотоморфогенезі (constitutive photomorphogenic 1, COP1). Фоторецептор Cry2 функціонує, в основному, при низьких інтенсивностях синього світла. На відміну від Cry1, Cry2 швидко руйнується під дією УФ-А, синього і зеленого світла. При опроміненні синім світлом низької інтенсивності цей рецептор інгібує елонгацію гіпокотиля. Обидва кріптохрома - Cry1 і Cry2 - є основними регуляторами ранніх генів індукованих синім світлом [24].

Кріптохроми також діють на циркадні ритми [25]. Фототропіни і кріптохроми чутливі так само до UVA і синього випромінювання [26], але є деякі докази того, що кріптохроми також можуть частково інактивуватися зеленим світлом [27, 28].

На відміну від кріптохромів, фототропіни відіграють допоміжну роль в регуляції транскрипції чутливих до синього світла генів. Тільки обмежене число генів знаходиться під їх контролем.

Фототропіни поглинають в області від синього до УФ-А випромінювання [29], відповідають за рух хлоропластів і відкривання продихів фототропізми, беруть участь в ряді процесів, які оптимізують інтенсивність фотосинтезу і стимулюють зростання [30]. При поглинанні кванта синього / УФ-А випромінювання молекулою фототропіна відбувається утворення ковалентної зшивки між хромофором та апопротеїном фоторецептора, що призводить до зміни конформації молекули і запуску сигнального каскаду [31 - 33]. При цьому, частина фототропінів звільняється від зв'язку з мембраною і виходить в цитозоль, взаємодіючи з білками-посередниками передачі сигналу [34].

Фототропіни Phot1 і Phot2 - мембранні рецептори синього світла. У паростках Arabidopsis обидва фототропіни контролюють фототропізм. Phot1 і Phot2 володіють різною фотосенсорною чутливістю до синього світла. Це призводить до оптимізації фотосинтезу, що сприяє росту рослин в умовах низької освітленості [24]. Phot1 (мол. маса 120 кДа), який є протеїнкіназою, функціонує при різних інтенсивностях синього світла, в той час як Phot2 функціонує тільки при опроміненні інтенсивним синім світлом. Цей рецептор грає основну роль в хлоропластній реакції уникнення інтенсивного світла і разом з Cry1 захищає рослини від надмірного освітлення [23]. Припускають, що в мембрані фототропіни утворюють гетеродімер і порушення функціонування одного з фототропінів призводить до порушення фототропізму.

Додатково до трьох основних фоторецепторів (фітохроми, кріптохроми і фототропіни) недавно виявлені фоторецептори синього світла: ZTL (Zeitlupe), FKF1 (FLAVIN-BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX) і LKP2 (LOV KELCH PROTEIN 2). Припускають, що сімейство білків ZTL/FKF1/LKP2 бере участь в регуляції добових ритмів і фотоперіодічності цвітіння, контролюючи залежну від синього світла деградацію білків [35].

Сімейство протеїнів ZTL / ADO, що містять LOV-домен (чутливий до синього світла і УФ-А), відповідають за спрямовану деградацію компонентів, пов'язаних з циркадними ритмами і цвітінням [19]. Адитивність і синергізм різних реакцій рослин на світло, а також різні взаємодії між фоторецепторами забезпечують не тільки високу чутливість рослин до світлових сигналів середовища і їх змін, а також компенсацію функцій одних фоторецепторів іншими [13, 36, 37] і складну, не завжди передбачувану реакцію рослинного організму на варіювання параметрами освітлення [38].

Припускають, що сімейство білків ZTL / FKF1 / LKP2 бере участь в регуляції добових ритмів і фотоперіодічності цвітіння, контролюючи залежну від синього світла деградацію білків [35, 39].

Для поглинання світла в УФ-А/синьої частині спектру CRY1-3 використовують метенілтетрагідрофолат (MTHF) і флавінаденінді- нуклеотид (FAD), PHOT1-2 і білки сімейства ZTL як хромофор використовують флавінмононуклеотид (FMN).

Фоторецептор в області УФ-В (280-320 нм) - це ядерний білок UVR8 (UV RESISTANCE LOCUS 8) [40] – один із останніх з відкритих фоторецепторів рослин. Існування фоторецепторів, які поглинають в області УФ-В і в зеленій частині спектру електромагнітного випромінювання було передбачене в [41]. Це відкриття стало початком для подальшого дослідження УФ-В- сигналінгу в рослинах [42].

UVR8 (фоторецептор УФ-В) має пік поглинання в області 280-300 нм [43]. При поглинанні кванта світла неактивний димер переходить в активний мономер і через регуляцію експресії генів запускає як загальні процеси фотоморфогенезу (наприклад, розгортання сім'ядолей), так і важливі механізми захисту від ультрафіолетового опромінення і репарацію ушкоджень, що викликані ультрафіолетом (активація експресії генів фотоліаз в світлозалежних відновлюючих пошкодженнях ДНК, що викликані УФ опроміненням) [13].

Фоторецептор UVR8 реагує на УФ-світло з піком чутливості при ~ 290 нм [44]. Рецептори УФ, в цілому, є порівняно новим класом фоторецепторів. Так, (UltraViolet Resistance Locus 8) був відкритий на початку 2000-х рр. [45]. UVR8 відповідальний за

рецепцію ультрафіолету в області 280- 315 нм. Роль хромофора грає один з 7 залишків триптофану - Trp285 [46]. У відповідь на дію ультрафіолету змінюється конформація залишку Trp285, а разом з нею змінюється і конформація всього білка таким чином, що з гомодимеру утворюється дві мономерних молекули [47].

Гомодимер UVR8 мономеризується під дією УФ-В радіації, поглинутої хромофором на основі триптофану. Важливу роль у функціональній активності фоторецептора УФ-В грає взаємодія його з білком COP1. Утворений мономер UVR8, взаємодіючи безпосередньо з COP1, починає передачу сигналу УФ-В. Мономер UVR8 редимеризується через взаємодію з RUP1 і RUP2. При цьому руйнується комплекс UVR8-COP1, що інактивує шлях передачі сигналів, і відновлюється гомодимер UVR8, здатний до повторного сприйняття УФ-В (рис. 2). Поглинувши ультрафіолетове випромінювання (УФ-В), гомодимер UVR8 дисоціює в мономери. Потім мономер UVR8 асоціюється з COP1, що в кінцевому підсумку призводить до активації генів, чутливих до ультрафіолетового випромінювання.

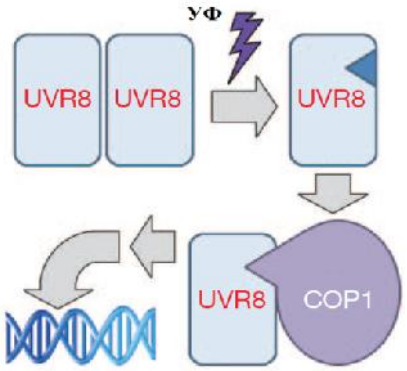

Рис. 2. Схематична діаграма ультрафіолетового зондування білка UVR8 [43]

Фізіологічна роль UVR8 пов'язана зі зміною експресії генів, акліматизацією і стійкістю до УФ-В, гальмуванні зростання гіпокотиля.

Як відомо, тетрагідроптеріни не флуоресціюють, і, отже, не можуть передавати світловий сигнал шляхом диполь-дипольного перенесення енергії по Ферстеровському механізму. Тетрагідроптеріни, скоріш за все, не утворюють триплетні форми і збуджені стани з тривалим часом життя. Можна припустити, що передача світлового сигналу відбувається в результаті зміни конформації молекули, у відповідь на яку, ймовірно, відбуваються структурні зміни і в апобілку УФ-В-рецептора. Наприклад, як в білку UVR8 [48].

У присутності УФ-В випромінювання рослини виробляють ряд пігментів і інших вторинних метаболітів, які виступають в якості сонцезахисних засобів для забезпечення захисту від пошкодження ультрафіолетовим випромінюванням [49]. Зокрема, утворення флавоноїдів і антоціанів зростає після впливу УФ-В [50, 51] і візуальне сприйняття насиченості забарвлення листя і квітів посилюється [52]. Рослини також зберігають компактну форму з впливом УФ-світла [53], і формують більш жорсткі і більш міцні листя [54]. Вплив УФ-В випромінювання збільшує також концентрацію ефірних масел в травах.

Вплив ультрафіолетової радіації на рослини в діапазоні 280-320 нм охоплює всі рівні біоорганізації [55], а також сигнальну, регуляторну та енергетичну функції [56].

Чутливість вищих рослин до сонячного ультрафіолетового випромінювання істотно залежить від гено- і екотіпу, етапу онтогенезу. Так, із 300 досліджуваних генотипів рослин близько 66% виявилися чутливими, 25% - середнє чутливими і тільки 9% - нечутливими до УФ-В радіації [57]. Стійкість до впливу УФ-В випромінювання в посушливих умовах зростання може зазнати впливу відбору і посилюватися в наступних поколіннях рослин [58]. У видів, що проростають в умовах підвищеного фону УФ-В радіації - тропічних широтах і альпійському поясі - зі зростанням рівня ультрафіолету зростає і толерантність до його впливу [59].

Одне з найбільш вагомих наслідків підвищення рівня УФ-В опромінення - це пошкодження репродуктивної функції рослин. Генеративні тканини репродуктивних органів - археспоріальна і спорогенна тканини пиляків і сім'яжбруньок, чоловічий і жіночий гаметофіт - надійно захищені покривами з УФ-В поглинаючими властивостями, зокрема, оцвітиною, тканинами пильовика і маточки [60]. За деякими даними, стінка пильовика поглинає до 98% ультрафіолетового випромінювання. Разом з тим, відомо, що додаткове опромінення УФ-В може пригнічувати ріст і розвиток рослин, надавати генотоксичні ефекти на меристему, впливати на запилення, знижувати кількість виробленого пилку і насіннєву продуктивність рослин [61].

Опромінення проростків рослин ячменю ультрафіолетом УФ-В впливає на ріст і розвиток статевих елементів колоса: прискорює диференціацію спорогенних тканин пильовика і чоловічого гаметофіту, яка супроводжується зростанням асинхронності мікрогаметогенезу, гетерогенності пилкових зерен і збільшенням стерильності пилкових зерен [62]. Високі дози ультрафіолету сприяють зниженню рівня стерильності пилку завдяки інтенсифікації гаплонтного клітинного відбору. Вплив ультрафіолету на репродуктивну систему рослини виражається в генотоксичних (через пошкодження ДНК клітин ме-

ристеми) і фотоіндукуючих діях (через прискорення цвітання і диференціації гаметофітом).

Основною мішенню впливу ультрафіолету є, як відомо, пилкові зерна вітрозапилюваних рослин. У багатьох видів покритонасінних додаткове УФ-В опромінення викликає редукцію довжини пилкових трубок, а у чутливих генотипів навіть слабкі потоки УФ-В (50-70мВт/м^2) можуть пригнічувати проростання пилку.

Ультрафіолетове опромінення проростків ячменю індукує зростання числа хромосомних аберацій в вегетативній та генеративній меристемах [63]. Динаміка утворення хромосомних аберацій в кореневій меристемі проявляла зворотну залежність від дози опромінення. У діапазоні малих доз ультрафіолету індуковані пошкодження зберігалися протягом всього онтогенезу рослин. При збільшенні дози опромінення активізувалися цитолітичні процеси в передмейотичній інтерфазі і ранньому мейозі, що призводило до зменшення кількості патологій в гаметогенезі. При максимальній експозиції ультрафіолету фертильність пилкових зерен відновлювалася. Отримані дані підтверджують ідею про позитивну роль клітинного відбору в механізмах відновлення і адаптації рослин до мутагенних чинників. Клітинна конкуренція в умовах опромінення обмежує мутагенез, регулює стан і чисельність клітинних популяцій і сприяє відновленню фертильності рослин.

УФ-В радіація, потік якої постійно збільшується внаслідок виснаження озонового шару в атмосфері, пошкоджує ДНК, білки, мембранні структури клітин і здійснює мутагенну дію на живі організми. В процесі еволюції у рослин розвинулися системи сприйняття УФ-В і ефективні захисні механізми. В [64] розглянуті об'єкти, які є молекулярними мішенями для УФ-В радіації, цитофізіологічної реакції рослин на опромінення, його вплив на продуктивність сільськогосподарських культур. Обговорюються шляхи трансдукції сигналу, індукованого УФ-В опроміненням в рослинних клітинах, вплив УФ-В на мікроорганізми і їх взаємодію з рослинами.

В роботі [65] експериментально визначена мінімальна сумарна середньоденна енергетична експозиція УФ-випромінювання сонця, складова складає 99-160 Дж/см^2 (в залежності від культури), необхідна для підвищення продуктивності рослин під флуоресцентними плівками.

Вплив УФ-В радіації на рослинні клітини.

Однією з найбільш чутливих мішеней УФ-радіації є ДНК. УФ-радіація поглинається ДНК з максимумом близько 260 нм (УФ-С). В УФ-В-області спостерігається істотне зниження поглинання, мале поглинання відбувається при 320 нм. У опромінених клітинах виникає значна кількість фотопродуктів [66], які можуть призводити до утворення мутацій в процесі подальшої реплікації. Виникає кілька типів мутацій, включаючи транзиції і трансверсії. Можуть утворюватися також розриви ниток ДНК і зшивання ДНК з білками [67]. Утворення димерів відбувається ще при 365 нм, при більшій довжині хвиль їх не виявлено [68]. Короткохвильове УФ-випромінювання високої інтенсивності призводить до передчасного старіння листя [69].

Ступінь радіаційного пошкодження ДНК визначається рівнем оксигенації клітин, системою антиоксидантного захисту, станом компактизації хроматину і швидкістю репарації. Аналогічним чином діє опромінення УФ-В спектру (320-280 нм). Воно збуджує електронні оболонки атомів, викликає в нуклеїнових кислотах різноманітні хімічні реакції, які призводять до мутацій [70]. Серед них найбільше значення мають гідратація цитозину і утворення циклобутанових димерів піримідинових основ. Полімерази не зчитують інформацію з ланцюга ДНК, що містить димер, що веде до блокування транскрипції генів і реплікації ДНК. Подібні пошкодження клітинного апарату закінчуються загибеллю клітин [71].

Утворення димерів лежить в основі всіх порушень життєдіяльності рослин. Це головний мутагенний ефект УФ-В опромінення. Крім того, фотоінактивація білків в результаті поглинання ультрафіолету триптофаном, веде до фотохімічних порушень регуляторних, ферментативних, транспортних функцій білків, без чого неможливі нормальні біологічні процеси в рослинному організмі [72]. Ще однією особливістю дії ультрафіолетового світла на ДНК є поява зшивок ДНК-білок. Зшивки з віком накопичуються і перешкоджають нормальній функції макромолекул. Утворення комплексів ДНК-білок спостерігається як в умовах короткохвильового опромінення, так і в умовах природного старіння. Дисбаланс в системі фотосинтетичного апарату рослини виникає при впливі високих потоків УФ-В радіації. На стадії старіння рослини засвоєння поглиненої енергії світла менш ефективні, що збільшує фотопошкодження фотосинтетичного апарату. Захисними механізмами виступають ферментативні і неферментативні системи дезактивації активних форм кисню, які грають ключову роль в запобіганні фотопошкоджень окисного характеру [73].

Старіння і експресія генів групи SAG підвищуються в листях Arabidopsis під впливом УФ-В. У відповідь на короткохвильове випромінювання клас сигнальних молекул ROS (reactive oxygen species), що беруть участь в регуляції розвитку і стресових реакціях, активують експресію генів SAG, викликають прискорене старіння листя [74]. Аналогічне

старіння викликає обробка листя інгібіторами каталази [75].

Вплив УФ-опромінення на хвороби рослин.

Підвищені рівні УФ-В опромінення ускладнюють деякі хвороби рослин. У рослин цукрових буряків, заражених і, які отримували 6,9 кДж·м$^{-2}$·день$^{-1}$ УФ-В, виявляли значне зниження вмісту хлорофілу в листках, а також сирої і сухої ваги загальної біомаси. В іншому дослідженні три сорти огірків отримували щоденну дозу УФ-В опромінення величиною 11,6 кДж·м$^{-2}$ ·день$^{-1}$ УФ-В в теплиці до і/або після зараження і аналізувалися з точки зору розвитку хвороби [76]. Два з трьох сортів виявилися більш стійкими до хвороби, а третій - сприйнятливим. Передінфекційна обробка УФ-В опроміненням приводила до більш інтенсивного розвитку хвороби у сприйнятливого сорту і одного з стійких до хвороби сортів. Постінфекційна обробка не міняла розвитку хвороби. Посилений розвиток хвороби в УФ-В опромінених рослинах було виявлено тільки на сім'ядолях, але не на справжніх листках, вказуючи, що вплив УФ-В випромінювання на розвиток хвороби в огірку коливається в залежності від сорту, періоду УФ-В опромінення і віку тканини.

Дослідження в вегетаційних камерах з озоновим фільтром для ослаблення УФ-В випромінювання сонця показали істотне зменшення чистого фотосинтезу на поверхні листя і в усій рослині у саджанців соняшнику [66].

Стрес від високої інтенсивності УФ-опромінення впливає на фенілпропаноїдний і флавоноїдний шляхи у рослин, викликаючи індукцію і наступну акумуляцію УФ-абсорбуючих флавоноїдів. Вважається, що флавоноїди синтезуються як захисні пігментні агенти в рослинах [77].

Стресові навантаження часто призводять до виникнення флавоноїдної мутації, яка ідентифікована у багатьох рослин [78, 79].

В умовах світлового стресу, коли надлишково поглинена світлова енергія не може бути використана в фотохімічних реакціях, відбувається фотоінгібірування. Процес супроводжується фотоокисленням пігментів, деструкцією каротиноїдів, знебарвленням хлорофілів і руйнуванням структур хлоропластів [80]. Інтенсивне світло викликає у рослин значні зміни в експресії багатьох генів, локалізованих в різних компартментах клітини [81]. Клітини справляються з високою інтенсивністю світла індукцією або репресією генів. Так, встановлено, що світло високої інтенсивності індукує експресію генів білків - близько 100 генів в геномі активуються в умовах світлового стресу, значна частина яких (70%) активується також посухою. Світло високої інтенсивності індукує експресію низки транскрипційних факторів, в той же час, в цих умовах експресія багатьох генів, пов'язаних з біосинтезом пігментів, пригнічується [9]. Механізми, за допомогою яких сприймається надмірне освітлення, а також, яким чином інформація передається в ядро, щоб ініціювати генетично детерміновану реакцію, невідомі. Встановлено, що з експресією генів фотосинтезу, локалізованих в геномах хлоропластів та ядра, корелюють редокс-стан пула пластохинонів [82].

Висновки

1. Проведений аналітичний огляд літературних джерел показав, що окрім видимої частини спектру оптичного випромінювання, інтенсивність багатьох фізіологічних процесів, формування рослин і продуктивність культур істотно визначається довгохвильовим і середньохвильовим ультрафіолетом.

2. Довгохвильове УФ-випромінювання в невеликих дозах (кілька відсотків від загального потоку (ФАР)) корисно для більшості рослин. Воно стимулює синтез деяких речовин, затримує «витягування» рослин, стимулює зростання, підвищує продуктивність культур. Синє і УФ-А випромінювання поглинає кріптохроми і фототропіни. Кріптохроми беруть участь в регуляції деетиолоізації, в налаштуванні циркадних ритмів і індукції цвітіння. Кріптохроми контролюють також біосинтез антоціанів і каротиноїдів, продихну провідність, відіграють вирішальну роль у відповідних реакціях на світло високої інтенсивності, що веде до окислювальних пошкоджень. Фототропіни впливають на такі відповідні реакції рослин як рух хлоропластів, фототропізм і відкриття продихів, а також беруть участь в ряді процесів, які оптимізують інтенсивність фотосинтезу і стимулюють їх зростання.

3. Середньохвильове УФ-випромінювання (УФ-В) в малих дозах при певних умовах приносить позитивні результати при вирощуванні рослин в закритому грунті. Можна домогтися прискорення зростання, збільшення розмірів плодів, цвітіння в більш ранні терміни. Фоторецептори в області УФ-В (280-300нм) - це ядерний білок UVR8. Фізіологічна роль UVR8 пов'язана із зміною експресії генів, акліматизацією і стійкістю до УФ-В випромінювання, інгібування зростання гіпокотиля. Вплив УФ-В випромінювання формує більш міцні і жорсткі листя, компактну форму рослин, збільшує концентрацію ефірних масел в травах, підвищує стійкість до впливу короткохвильового УФ-випромінювання.

4. Короткохвильове випромінювання має здатність руйнувати і змінювати біологічні молекули, тому УФ-С є небезпечним для рослин. УФ-С випромінювання викликає також фотоліз води, утворюючи вільні радикали і перекис водню, який окислює і руйнує молекули, що призводить до відмирання живих клітин. Однак, для окремих рослин при використанні дуже малих доз випромінювання цього діапазону можна отримувати позитивні результати,

що стосуються швидкості їх зростання. Найбільш чутливою мішенню УФ-С є ДНК, яка поглинає випромінювання з максимумом близько 260 нм. У опромінених клітинах можуть з'явитися мутації, а також утворитися розриви ниток ДНК і зшивки ДНК з білками.

5. Негативний вплив на рослину може викликати також підвищений рівень УФ-В опромінення, яке може пригнічувати ріст і розвиток рослин, надавати генотоксичні ефекти на меристему, впливати на запилення і знижувати насіннєву продуктивність, а також ускладнювати деякі хвороби рослин.

6. На підставі отриманих результатів можна зробити висновок, що опромінювальні установки для вирощування рослин у закритому ґрунті повинні містити частку УФ-випромінювання в довгохвильовій і середньохвильовій області спектру, частка якого не повинна перевищувати 3-4% від рівня ФАР, при цьому для конкретних культур вона повинна уточнюватися.

7. Одним з напрямків досліджень в нашому випадку є створення опромінювальних установок для теплиць, і необхідно розширити вивчення впливу УФ-радіації на продуктивність різних культур, підвищення їх стійкості до хвороб і до інших зовнішніх впливів.

Література

1. Гродзинський Д.М., Дмитрієв О.П., Гуща М.І., Коломієць О.Д., Кравець О.А., Рашидов Н.М. УФ-В радіація і рослини: механізми ушкодження та захисту. – Київ, 2007. – 149 с.

2. Тихомиров А.А., Шарупич В.П., Лисовский Г.М. Светокультура растений. – Новосибирск: Изд-во Сибирского отделения Российской Академии Наук, 2000. – 213 с.

3. Самойлова К.А. Клеточные и молекулярные механизмы биологических эффектов УФ-излучения. – Киев : Наук. думка, 1982. – 246 с.

4. Червінський Л. С. Вимоги до спектрального складу штучних джерел оптичного випромінювання для вирощування рослин у спорудах закритого грунту / Л. С. Червінський, О. І. Романенко // Енергетика і автоматика. - 2016. - № 3. - С. 88-95. - Режим доступу: http://nbuv.gov.ua/UJRN/eia_2016_3_12.

5. О влиянии дополнительного ультрафиолетового облучения на продуктивность и пищевую ценность овощей в условиях защищенного грунта / Н.А. Голубкина, М.В. Добровольский, Л.Б. Прикупец, Н.Н. Протасова // Светотехника. – 1994. – №6. – С. 2 – 5.

6. Yemelin A. A., Prikupets L. B., and Tarakanov I. G. Spectral Aspect when Using Light-Emitting Diode Irradiators for Salad Plant Cultivation under Photoculture Conditions // Light & Engineering.- 2015. – V.23. - N 4 . – P. 55-62

7. Caldwell M.M. Plant response to solar ultraviolet radiation // Encyclopedia of Plant Physiology / Eds O.L. Lange, P.S.Nobel, C.B.Osmond, H.Ziegler. – Berlin : Springer-Verlag, 1981. – V. 12A. – P. 169-197.

8. Стржижовский А.Д. Влияние ультрафиолетовой радиации повышенной интенсивности на растения:вероятные последствия разрушения стратосферного озона // Радиац. биология. Радиоэкология. –1999. – 6, № 39. – С. 683–692.

9. Коновалова И.О. Определение оптимальных параметров светодиодного освещения листовых овощных культур применительно к витаминной космической оранжерее // Диссертация на соискание учѐной степени кандидата биологических наук, Москва 2016.

10. Kakani V.G., Reddy K.R., Zhao D., Salaja K. Field crop responses to ultraviolet-B radiation: a review. Agricultural and Forest Meteorology, 2003, 120: 191-218.

11. Курочкина О.А. Предпосевная обработка семян яровой пшеницы ультрафиолетовыми лучами. Канд. дис. Курган, 2009.

12. Юрина Н. П., Мокерова Д. В., ОдинцоваМ. С. Светоиндуцируемые стрессовые белки пластид фототрофов // Физиология растений.- 2013 - Т.60,№ 5,г,С.611-624 .

13. Heijde M, Ulm R UV-B photoreceptor-mediated signalling in plants // Trends Plant Sci. 2012 Apr;17(4):230-7. doi: 10.1016/j.tplants.2012.01.007. Epub 2012 Feb 9.

14. Головацкая И.Ф. Морфогенез растений и его регуляция. Часть 1: Фоторегуляция морфогенеза растений : учеб. пособие. – Томск : Издательский Дом Томского государственного университета, 2016. – 172 с.

15. Фрайкин Г.Я. Фоторецепторы светорегулируемых биологических процессов // Альманах мировой науки .- 2016 № 1-1 (4) - С. 30-32.

16. Somers D.E., Devlin P.F., Kay S.A. Phytochromes and cryptochromes in the entrainment of the Arabidopsis circadian clock // Science. – 1998. – Vol. 282. – P. 1488–1490.

17. Mockler T.C., Guo H., Yang H. et al. Antagonistic actions of Arabidopsis cryptochromes and phytochrome B in the regulation of floral induction // Development. – 1999. – Vol. 126. – P. 2073-2082.

18. Cashmore A.R., Jarillo J.A., Wu Y.-J., Liu D. Cryptochromes: blue light receptors for plants and animals // Science. – 1999. – Vol. 284. – P. 760-765.

19. Devlin P.F., Kay S.A. Cryptochromes are required for phytochrome signaling to the circadian clock but not for rhythmicity // Plant Cell. – 2000. – Vol. 12. – P. 2499-2510.

20. Mazzella M.A., Cerdan P.D., Staneloni R.J., Casal J.J. Hierarchical coupling of phytochroes and cryptochromes reconciles stability and light modulation

of Arabidopsis development // Development. – 2001. – Vol. 128. – P. 2291-2299.

21. Yanovsky M.J., Kay S.A. Living by the calendar: how plants know when to flower // Nat. Rev. Mol. Cell Biol. – 2003. – Vol. 4. – P. 265-275.

22. Casal J., Yanovsky M. Regulation of gene expression by light // Int. J. Dev. Biol. – 2005. – Vol. 49. – P. 501-511.

23. Kleine T., Kindgren P., Benedict C., Hendrickson L., Strand A. Genome-wide gene expression analysis reveals a critical role for Cryptochrome1 in the response of Arabidopsis to high irradiance // Plant Physiol. 2007. V. 127. P. 1391–1406.

24. Goh C.H. Phototropins and chloroplast activity in plant blue light signaling // Plant Signal Behav. 2009. V. 4. P. 693–695.

25. Cashmore, A. R. Cryptochromes: enabling plants and animals to determine circadian time // Cell. – 2003. – V. 114. – P.537–543.

26. Christie, J.M., Salomon M., Nozue K., et al. LOV (light, oxygen, or voltage) domains of the blue-light photoreceptor phototropin (nph1): Binding sites for the chromophore flavin mononucleotide // Proc. Natl. Acad. Sci. – USA, 1999. – Vol. 96. – P. 8779–8783.

27. Sellaro, P., M. Crepy, S. A. Trupkin, E. Karayekov, A. S.Buchovsky, C. Constanza Rossi, et al..Cryptochrome as a sensor of the blue/green ratio of natural radiation in Arabidopsis // Plant Physiol. – 2010. – V.154. – P.401–409.

28. Huché-Thélier L., L. Crespel J. Le Gourrierec P. Morel, S. Sakr, and N. Leduc. Light signaling and plant responses to blue and UV radiations—Perspectives for applications in horticulture // Environ. Exp. Bot. - 2016.-V.121. – P.22–38.

29. Devlin P., Christie J., Terry M. Introduction to photomorphogenesis: Many hands make light work // Journal of Experimental Botany. – 2007. – Vol. 58, No. 12. – P. 3071–3077,

30. Christie J.M. Phototropin blue-light receptors // Annual Review of Plant Biology. – 2007. – Vol. 58. – P. 21–45.

31. Christie J.M., Briggs W.R. Blue light sensing in higher plants // The Journal of Biological Chemistry. – 2001. – Vol. 276, №15. – P. 11457-11460.

32. Inoue S., Kinoshita T., Matsumoto M. et al. Blue light-induced autophosphorylation of phototropin is a primary step for signaling // PNAS. – 2008. – Vol. 105, №14. – P. 5626-5631.

33. Sullivana S., Thomsona C.E., Lamontb D.J. et al. In vivo phosphorylation site mapping and functional characterization of Arabidopsis phototropin // Molecular Plant. – 2008. – Vol.1, №1. – P. 178-194.

34. Sakamoto K., Briggs W.R. Cellular and subcellular localization of phototropin 1 // The Plant Cell. – 2002. – Vol. 14. – P. 1723-1735.

35. Bae G., Choi G. Decoding of light signals by plant phytochromes and their interacting proteins // Annu. Rev. Plant Biol. 2008. V. 59. P. 281–311.

36. Wu D., Hu Q., Yan Z., Chen W., Yan C., Huang X., Zhang J., Yang P., Deng H., Wang J., Deng X., Shi Y. Structural basis of ultraviolet-B perception by UVR8 // Nature. 2012. – V. 484, No 7393. – P. 214-219.

37. Devlin P.F., Yanovsky M.J., Kay S.A. A genomic analysis of the shade avoidance response in Arabidopsis // Plant Physiol. – 2003. – Vol. 133. – P. 1617-1629.

38. Theoharis Ouzounis, Behnaz Razi Parjikolaei, Xavier Fretté, Eva Rosenqvist and Carl-Otto Ottosen Predawn and high intensity application of supplemental blue light decreases the quantum yield of PSII and enhances the amount of phenolic acids, flavonoids, and pigments in Lactuca sativa // Frontiers in Plant Science Crop Science and Horticulture February 2015. – V.6 - Article 19

39. Ito S., Song Y.H., Imaizumi T. LOV domain-containing F-box proteins: light-dependent protein degradation modules in Arabidopsis // Mol. Plant. 2012. V. 5. P. 573–582.

40. Fraikin G.Ya., Strakhovskaya M.G., Rubin A.B. Biological photoreceptors of light-dependent regulatory processes // Biochemistry (Mosc.) 2013.V.78. P.1238 – 1253.

41. Rizzini, L., Favory J-J., Cloix C. et al. Perception of UV-B by the Arabidopsis UVR8 protein // Science. – 2011. – V. 332. – P. 103–106.

42. Heijde M., Ulm R. UV-B photoreceptor-mediated signalling in plants // Trends in Plant Science. – 2012. – Vol. 17. – P. 230–237.

43. Wu, M., Grahn E., Eriksson L.A., Strid A. Computational evidence for the role of Arabidopsis thaliana UVR8 as UV-B photoreceptor and identification of its chromophore amino acids // J. Chem. Inf. Model. – 2011. – Vol. 51. – P. 1287–1295.

44. Brown, B. A., L. R. Headland, and G. I. Jenkins. UV-B Action Spectrum for UVR8-Mediated HY5Transcript Accumulation in Arabidopsis. Photochem.Photobiol. 2009.- V. 85:1147–1155.

45. Kliebenstein D.J., Lim J.E., Landry L.G., Last R.L. Arabidopsis UVR8 regulates ultraviolet-B signal transduction and tolerance and contains sequence similarity to human regulator of chromatin condensation 1 // Plant Physiology. 2002. – V. 130, No 1. – P. 234-243.

46. Christie J.M., Arvai A.S., Baxter K.J., Heilmann M., Pratt A.J., O'Hara A., Kelly S.M., Hothorn M., Smith B.O., Hitomi K., Jenkins G.I., Getzoff E.D. Plant UVR8 Photoreceptor Senses UV-B by Tryptophan-Mediated Disruption of Cross-Dimer Salt Bridges // Science. - 2012. – V. 335, No 6075. – P. 1492–1496.

47. Cloix C., Jenkins G.I. Interaction of the Arabidopsis UV-B-specific signaling component UVR8 with

chromatin // Molecular Plant. 2008. – V. 1, No 1. – P. 118–128

48. Буглак А. А. Фотобиохимия птериновых коферментов 03.01.04 Биохимия Диссертация на соискание ученой степени кандидата химических наук Научный руководитель: кандидат биологических наук Т.А. Телегина Москва – 2016

49. Chalker-Scott, L. Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses // Photochem. Photobiol. 1999.70:1–9.

50. Tevini, M., and U. Iwanzik Wm Thoma. Some effects of enhanced UV-B irradiation on the growth and composition of plants // Planta. - 1981.153:388–394

51. Beggs, C., and E. Wellman. 1985. Analysis of light-controlled anthocyanin formation in coleoptiles of Zea mays L.: The role of UV-B, blue, red and far-red light // Photochem. Photobiol. 41:481–486.

52. Paul, N. D., J. M. Moore, and M. Huey. 2006. The potential benefits of three modified plastic crop covers in Hardy Ornamental Nursery Stock production: initial investigations on a grower holding (Garden Centre Plants, Preston). HDC Project PC19a Final report.

53. Gardner, G., C. Lin, E. M. Tobin, H. Loehrer, and D. Brinkman. Photobiological properties of the inhibition of etiolated Arabidopsis seedling growth by ultraviolet-B irradiation. Plant, Cell Environ. 2009. - 32:1573–1583.

54. Wargent J.J., Moore J.P., Ennos A. R. and Paul N.D. Ultraviolet Radiation as a Limiting Factor in Leaf Expansion and Development // Photochemistry and Photobiology. – 2009. – V. 85. – P.279–286.

55. Jordan B.R.The effect of ultraviolet"B radiation on plants: a molecular perspective // Adv. Bot. Res. –1996. – 122. – P. 97–162.

56. Brandle J.R., Campbell W.F., Sisson W.B., Caldwell M.M. Net photosynthesis, electron transport capacity,and ultrastructure of pisum sativum l. exposed to Ultraviolet"B Radiation // Plant Physiol. – 1977. – 60, № 1. – P. 165–169.

57. Канаш Е.В. Влияние УФ-Б радиации на агроэко-системы // Докл. РАСХН. – 2002. – 3. – С. 17–20.

58. Musil C.F. Accumulated effect of elevated ultraviolet"B radiation over multiple generations of the arid"environment annual Dimorphotheca sinuata DC. (Asteraceae) // Plant, Cell Environment. – 1996. – 19. – P. 1017–1027.

59. Акназаров О. Действие ультрафиолетовой радиации на рост, морфогенез и уровень гормонов высокогорных растений : Автореф. … дис. д"ра биол.наук. – Душанбе,1991. – 47 с..

60. Barnes P.W., Jordan P.W., Gold W.G., Flint S.D.,Caldwell M.M. Competition, morphology and canopy structure in wheat (Triticum aestivum L.) and wild oat (Avena fatua L.) exposed to enhanced ultraviolet"B radiation // Funct. Ecol. – 1988. – 2. – P. 319–330.

61. Koti S., Reddy K.R., Kakani V.G., Zhao D., Reddy V.R.Soybean (Glycine max) pollen germination characteris"tics, flower and pollen morphology in response toenhanced ultraviolet"B radiation // Ann. Bot. – 2004. –94, № 6. – P. 855–864.

62. Кравец Е.А., Д.М. Гродзинский, Н.И. Гуща Влияние УФБ облучения на репродуктивную функцию растений Hordeum vulgare L. Цитология и генетика. 2008. № 5

63. Кравец Е.А. Клеточные и тканевые механизмы восстановительных процессов у Hordeum distichum L. при воздействии облучения / Е.А. Кравец // Цитология и генетика. — 2009. — Т. 43, № 1. — С. 11-22. — Бібліогр.: 52 назв. — рос.

64. Дмитрієв О. П., Поляковський С. О. УФ-В Радіація і рослини 2007 р. УФ-В радиация и растения. Вестник Харьковского национального аграрного университета, 2007, 1(10): 7-23.

65. Минич А.С. Экологические и морфофизиологические особенности продуктивности растений под флуоресцентными пленками Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук Томск – 2011

66. Гигиенические критерии состояния окружающей среды 160 ультрафиолетовое излучение Официальыый научный обзор по воздействию УФ излучения на окружающую среду и состояние здоровья с упоминанием о глобальном истощении озонового слоя Всемирная организация здравоохранения Женева. – 1995. - 414 с.

67. Берестяна А.М. Особливості природного та радіаційно-індукованого старіння монокарпічних рослин // Науковий вісник Ужгородського університету Серія Біологія, Випуск 34, 2013: 11-21

68. Ермаков Е.И., Канаш Е.В. Современные проблемы УФ-В радиации в экофизиологии и растениводстве // С.-х. биология. – 2005. – №1. – С. 3-19.

69. Берестяна А. М. Епігенетичні аспекти радіаційного старіння рослин.- Дисертація канд. біол. наук: 03.00.01, НАН України, Ін-т клітин. біології та генет. інженерії. - Київ, 2015.- 250 с.

70. Nawkar G.M., Maibam P., Park L.H., at.al. UV-Induced Cell Death in Plants // International Journal of Molecular Sciences. – 2013. – 14, N1. – P. 1608-1628.

71. Campi M., Andrea L., Emiliani J. Participation of ChromatinRemodeling Proteins in the Repair of Ultraviolet-B-Damaged DNA // Plant Physiol. – 2012. – 158. – P. 981-995. .

72. Abney K.R., Kopsell D.A., Sams C.E., at.al. UV-B Radiation Impacts Shoot Tissue Pigment Composition in Allium fistulosum L. Cultigens // Scientific World Journal. – 2013. – 201. – P. 1-10.

73. Jiang L., Wang Y., Bjorn L.O., at.al. Sensing of UV-B radiation by plants // Plant Signal Behav. – 2012. – 7, N8. – P. 999- 1003.

74. Fortunati A., Tassone P., Damasso M. Neutron irradiation affects the expression of genes involved in the response to auxin, senescence and oxidative stress in Arabidopsis // Plant Signal Behav. – 2010. – 5, N8. – P. 959-967.

75. Zi-Shan Zhang, Li-Qiao Jin, Yu-Ting Li, Mikko Tikkanen, Qing-Ming Li, Xi-Zhen Ai, and Hui-Yuan Gaob.Ultraviolet-B Radiation (UV-B) Relieves Chilling-Light-Induced PSI Photoinhibition And Accelerates The Recovery Of CO2 Assimilation In Cucumber (Cucumis sativus L.) Leaves//Sci Rep. 2016; 6: 34455.

76. Orth AB, Teramum AH, & Sisler HD (1990). Effects of UV-B radiation on fungal disease development in Cucumis sativus. Am J Bot, 77: 1188-1192.

77. Коломиец К.Д. Биосинтез белков и радиационные эффекты в клетке. К.: Наукова думка, 1982. 182 с.

78. Берестяна А.М. Зміни рибонуклеазної активності опромінених УФ-В та рентгенівською радіацією сім'ядольних листків Linum usitatissimum у процесі старіння // Доповіді Національної академії наук. – 2014. – №12. – С. 142-151.

79. Тараканов И.Г., Яковлева О.С. Влияние красного света разных спектральных диапазонов на физиологические особенности и продуктивность растений базилика эвгенольного (Ocimum gratissimum L.) // Доклады ТСХА. - 2011. – Вып. 283(1). – С. 227-230.

80. Юрина Н. П., Мокерова Д. В., Одинцова М. С. Светоиндуцируемые стрессовые белки пластид фототрофов // Физиология растений, 2013, том 60, № 5, с. 611–624.

81. Dunaeva M., Adamska I. Identification of genes expressed in response to light stress in leaves of Arabidopsis thaliana using RNA differential display // Eur. J. Biochem. 2001. V. 268. P. 5521–5529

82. Акулинкина Д.В., Болычевцева Ю.В., Еланская И.В., Карапетян Н.В., Юрина Н.П. Ассоциация светоиндуцируемых стрессовых белков HLIA/HLIB с тримерами и мономерами фотосистемы 1 в клетках цианобактерии Synechocystis PCC // Биохимия.- 2015. – Т. 80 (10). - С.1522-1531.

Reference

1. Hrodzynskyi, D.M., Dmytriiev, O.P., Hushcha, M.I., Kolomiiets, O.D., Kravets, O.A., and Rashydov, N.M. (2007). UF-V radiatsiia i roslyny: mekhanizmy ushkodzhennia ta zakhystu. [Title of book]. Kyiv. [in Ukrainian].

2. Tihomirov, A.A., Sharupich, V.P., and Lisovskij, G.M. (2007). Svetokul'tura rastenij. [Title of book]. Novosibirsk: Izd-vo Sibirskogo otdelenija Rossijskoj Akademii Nauk. [in Russian].

3. Samojlova, K.A. (1982). Kletochnye i molekuljarnye mehanizmy biologicheskih jeffektov UF-izluchenija. [Title of book]. Kiev : Nauk. dumka. [in Ukrainian].

4. Chervinskyi, L.S., and Romanenko O.I. (2016). Vymohy do spektralnoho skladu shtuchnykh dzherel optychnoho vyprominiuvannia dlia vyroshchuvannia roslyn u sporudakh zakrytoho hruntu. [Title of article]. Enerhetyka i avtomatyka, 3, 88-95. [in Ukrainian].

5. Golubkina, N.A. Dobrovol'skij, M.V. Prikupec, L.B. and Protasova, N.N. (1994). O vlijanii dopolnitel'nogo ul'trafioletovogo obluchenija na produktivnost' i pishhevuju cennost' ovoshhej v uslovijah zashhishhennogo grunta. [Title of article]. Svetotehnika, 6, 2-5. [in Ukrainian].

6. Andrei A. Yemelin, Leonid B. Prikupets, and Ivan G. Tarakanov Spectral Aspect when Using Light-Emitting Diode Irradiators for Salad Plant Cultivation under Photoculture Conditions // Light & Engineering.- 2015. – V.23. - N 4 . – P. 55-62.

7. Caldwell M.M. Plant response to solar ultraviolet radiation // Encyclopedia of Plant Physiology / Eds O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, H. Ziegler. – Berlin : Springer-Verlag, 1981. – V. 12A. – P. 169-197.

8. Strzhizhovskij, A.D. (1999). Vlijanie ul'trafioletovoj radiacii povyshennoj intensivnosti na rastenija:verojatnye posledstvija razrushenija stratosfernogo ozona. [Title of article]. Radiac. biologija. Radiojekologij, 6(39), 683–692. [in Russian].

9. Konovalova, I.O. (2016). Opredelenie optimal'nyh parametrov svetodiodnogo osveshhenija listovyh ovoshhnyh kul'tur primenitel'no k vitaminnoj kosmicheskoj oranzheree. PhD dissertation (Social Communication). Institut mediko-biologicheskih problem Rossijskoj akademii nauk, Moskva. [in Russian].

10. Kakani V.G., Reddy K.R., Zhao D., Salaja K. Field crop responses to ultraviolet-B radiation: a review. Agricultural and Forest Meteorology, 2003, 120: 191-218.

11. Kurochkina, O.A. (2009). Predposevnaja obrabotka semjan jarovoj pshenicy ul'trafioletovymi luchami. PhD dissertation (Social Communication). Kurgan. [in Russian].

12. Jurina, N. P., Mokerova, D. V., and Odincova M. S. (2013). Svetoinduciruemye stressovye belki plastid fototrofov. [Title of article]. Fiziologija rastenij. 60(5), 611-624. [in Russian].

13. Heijde M, Ulm R UV-B photoreceptor-mediated signalling in plants // Trends Plant Sci. 2012 Apr;17(4):230-7. doi: 10.1016/j.tplants.2012.01.007. Epub 2012 Feb 9.

14. Golovackaja, I.F. (2016). Morfogenez rastenij i ego reguljacija. Chast' 1: Fotoreguljacija morfogeneza rastenij : ucheb. posobie. [Title of book]. Tomsk: Izdatel'skij Dom Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. [in Russian].

 © А.О. Семенов, Т.В. Сахно, Г.М. Кожушко

15. Frajkin, G. Ja. (2016). Fotoreceptory svetoreguliruemyh biologicheskih processov. [Title of article]. Al'manah mirovoj nauki, 1-1(4), 30-32.

16. Somers D.E., Devlin P.F., Kay S.A. Phytochromes and cryptochromes in the entrainment of the Arabidopsis circadian clock // Science. – 1998. – Vol. 282. – P. 1488–1490.

17. Mockler T.C., Guo H., Yang H. et al. Antagonistic actions of Arabidopsis cryptochromes and phytochrome B in the regulation of floral induction // Development. – 1999. – Vol. 126. – P. 2073-2082.

18. Cashmore A.R., Jarillo J.A., Wu Y.-J., Liu D. Cryptochromes: blue light receptors for plants and animals // Science. – 1999. – Vol. 284. – P. 760-765.

19. Devlin P.F., Kay S.A. Cryptochromes are required for phytochrome signaling to the circadian clock but not for rhythmicity // Plant Cell. – 2000. – Vol. 12. – P. 2499-2510.

20. Mazzella M.A., Cerdan P.D., Staneloni R.J., Casal J.J. Hierarchical coupling of phytochroes and cryptochromes reconciles stability and light modulation of Arabidopsis development // Development. – 2001. – Vol. 128. – P. 2291-2299.

21. Yanovsky M.J., Kay S.A. Living by the calendar: how plants know when to flower // Nat. Rev. Mol. Cell Biol. – 2003. – Vol. 4. – P. 265-275.

22. Casal J., Yanovsky M. Regulation of gene expression by light // Int. J. Dev. Biol. – 2005. – Vol. 49. – P. 501-511.

23. Kleine T., Kindgren P., Benedict C., Hendrickson L., Strand A. Genome-wide gene expression analysis reveals a critical role for Cryptochrome1 in the response of Arabidopsis to high irradiance // Plant Physiol. 2007. V. 127. P. 1391–1406.

24. Goh C.H. Phototropins and chloroplast activity in plant blue light signaling // Plant Signal Behav. 2009. V. 4. P. 693–695.

25. Cashmore A. R. Cryptochromes: enabling plants and animals to determine circadian time // Cell. – 2003. – V. 114. – P.537–543.

26. Christie J. M., Salomon M., Nozue K., et al. LOV (light, oxygen, or voltage) domains of the blue-light photoreceptor phototropin (nph1): Binding sites for the chromophore flavin mononucleotide // Proc. Natl. Acad. Sci. – USA, 1999. – Vol. 96. – P. 8779–8783.

27. Sellaro P., M. Crepy, S. A. Trupkin, E. Karayekov, A. S.Buchovsky, C. Constanza Rossi, et al..Cryptochrome as a sensor of the blue/green ratio of natural radiation in Arabidopsis // Plant Physiol. – 2010. – V.154. – P.401–409.

28. Huché-Thélier L., L. Crespel J. Le Gourrierec P. Morel, S. Sakr, and N. Leduc. Light signaling and plant responses to blue and UV radiations—Perspectives for applications in horticulture // Environ. Exp. Bot. - 2016.-V.121. – P.22–38.

29. Devlin P., Christie J., Terry M. Introduction to photomorphogenesis: Many hands make light work // Journal of Experimental Botany. – 2007. – Vol. 58, No. 12. – P. 3071–3077,

30. Christie J.M. Phototropin blue-light receptors // Annual Review of Plant Biology. – 2007. – Vol. 58. – P. 21–45.

31. Christie J.M., Briggs W.R. Blue light sensing in higher plants // The Journal of Biological Chemistry. – 2001. – Vol. 276, №15. – P. 11457-11460.

32. Inoue S., Kinoshita T., Matsumoto M. et al. Blue light-induced autophosphorylation of phototropin is a primary step for signaling // PNAS. – 2008. – Vol. 105, №14. – P. 5626-5631.

33. Sullivana S., Thomsona C.E., Lamontb D.J. et al. In vivo phosphorylation site mapping and functional characterization of Arabidopsis phototropin // Molecular Plant. – 2008. – Vol.1, №1. – P. 178-194.

34. Sakamoto K., Briggs W.R. Cellular and subcellular localization of phototropin 1 // The Plant Cell. – 2002. – Vol. 14. – P. 1723-1735.

35. Bae G., Choi G. Decoding of light signals by plant phytochromes and their interacting proteins // Annu. Rev. Plant Biol. 2008. V. 59. P. 281–311.

36. Wu D., Hu Q., Yan Z., Chen W., Yan C., Huang X., Zhang J., Yang P., Deng H., Wang J., Deng X., Shi Y. Structural basis of ultraviolet-B perception by UVR8 // Nature. 2012. – V. 484, No 7393. – P. 214-219.

37. Devlin P.F., Yanovsky M.J., Kay S.A. A genomic analysis of the shade avoidance response in Arabidopsis // Plant Physiol. – 2003. – Vol. 133. – P. 1617-1629.

38. Theoharis Ouzounis, Behnaz Razi Parjikolaei, Xavier Fretté, Eva Rosenqvist and Carl-Otto Ottosen Predawn and high intensity application of supplemental blue light decreases the quantum yield of PSII and enhances the amount of phenolic acids, flavonoids, and pigments in Lactuca sativa // Frontiers in Plant Science Crop Science and Horticulture February 2015. – V.6 - Article 19

39. Ito S., Song Y.H., Imaizumi T. LOV domain-containing F-box proteins: light-dependent protein degradation modules in Arabidopsis // Mol. Plant. 2012. V. 5. P. 573–582.

40. Fraikin G.Ya., Strakhovskaya M.G., Rubin A.B. Biological photoreceptors of light-dependent regulatory processes // Biochemistry (Mosc.) 2013.V.78. P.1238 – 1253.

41. Rizzini L., Favory J-J., Cloix C. et al. Perception of UV-B by the Arabidopsis UVR8 protein // Science. – 2011. – V. 332. – P. 103–106.

42. Heijde M., Ulm R. UV-B photoreceptor-mediated signalling in plants // Trends in Plant Science. – 2012. – Vol. 17. – P. 230–237.

43. Wu, M., Grahn E., Eriksson L.A., Strid A. Computational evidence for the role of Arabidopsis

thaliana UVR8 as UV-B photoreceptor and identification of its chromophore amino acids // J. Chem. Inf. Model. – 2011. – Vol. 51. – P. 1287–1295.

44. Brown B.A., Headland L.R., and Jenkins G.I. UV-B Action Spectrum for UVR8-Mediated HY5Transcript Accumulation in Arabidopsis. Photochem.Photobiol. 2009.- V. 85:1147–1155.

45. Kliebenstein D.J., Lim J.E., Landry L.G., Last R.L. Arabidopsis UVR8 regulates ultraviolet-B signal transduction and tolerance and contains sequence similarity to human regulator of chromatin condensation 1 // Plant Physiology. 2002. – V. 130, No 1. – P. 234-243.

46. Christie J.M., Arvai A.S., Baxter K.J., Heilmann M., Pratt A.J., O'Hara A., Kelly S.M., Hothorn M., Smith B.O., Hitomi K., Jenkins G.I., Getzoff E.D. Plant UVR8 Photoreceptor Senses UV-B by Tryptophan-Mediated Disruption of Cross-Dimer Salt Bridges // Science. - 2012. – V. 335, No 6075. – P. 1492–1496.

47. Cloix C., Jenkins G.I. Interaction of the Arabidopsis UV-B-specific signaling component UVR8 with chromatin // Molecular Plant. 2008. – V. 1, No 1. – P. 118–128

48. Buglak A. A. (2016). Fotobiohimija pterinovyh kofermentov. PhD dissertation (Social Communication). Federal'noe gosudarstvennoe uchrezhdenie «Federal'nyj issledovatel'skij centr «Fundamental'nye osnovy biotehnologii» Rossijskoj akademii nauk» Moskva. [in Russian].

49. Chalker-Scott, L. Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses // Photochem. Photobiol. 1999.70:1–9.

50. Tevini M., and U. Iwanzik Wm Thoma. Some effects of enhanced UV-B irradiation on the growth and composition of plants // Planta. - 1981.153:388–394

51. Beggs C., and E. Wellman. 1985. Analysis of light-controlled anthocyanin formation in coleoptiles of Zea mays L.: The role of UV-B, blue, red and far-red light // Photochem. Photobiol. 41:481–486.

52. Paul N. D., J. M. Moore, and M. Huey. 2006. The potential benefits of three modified plastic crop covers in Hardy Ornamental Nursery Stock production: initial investigations on a grower holding (Garden Centre Plants, Preston). HDC Project PC19a Final report.

53. Gardner G., C. Lin, E. M. Tobin, H. Loehrer, and D. Brinkman. Photobiological properties of the inhibition of etiolated Arabidopsis seedling growth by ultraviolet-B irradiation. Plant, Cell Environ. 2009. - 32:1573–1583.

54. Wargent J.J., Moore J.P., Ennos A. R. and Paul N.D. Ultraviolet Radiation as a Limiting Factor in Leaf Expansion and Development // Photochemistry and Photobiology. – 2009. – V. 85. – P.279–286.

55. Jordan B.R. The effect of ultraviolet"B radiation on plants: a molecular perspective // Adv. Bot. Res. –1996. – 122. – P. 97–162.

56. Brandle J.R., Campbell W.F., Sisson W.B., Caldwell M.M. Net photosynthesis, electron transport capacity,and ultrastructure of pisum sativum l. exposed to Ultraviolet"B Radiation // Plant Physiol. – 1977. – 60, № 1. – P. 165–169.

57. Kanash E.V. (2002). Vlijanie UF-B radiacii na agrojeko-sistemy. [Title of article]. Dokl. RASHN, 3, 17-20. [in Russian].

58. Musil C.F. Accumulated effect of elevated ultraviolet"B radiation over multiple generations of the arid"environment annual Dimorphotheca sinuata DC. (Asteraceae) // Plant, Cell Environment. – 1996. – 19. – P. 1017–1027.

59. Aknazarov O. (1991). Dejstvie ul'trafioletovoj radiacii na rost, morfogenez i uroven' gormonov vysokogornyh rastenij. PhD dissertation (Social Communication). Dushanbe. [in Tadzhikistani].

60. Barnes P.W., Jordan P.W., Gold W.G., Flint S.D.,Caldwell M.M. Competition, morphology and canopy structure in wheat (Triticum aestivum L.) and wild oat (Avena fatua L.) exposed to enhanced ultraviolet"B radiation // Funct. Ecol. – 1988. – 2. – P. 319–330.

61. Koti S., Reddy K.R., Kakani V.G., Zhao D., Reddy V.R.Soybean (Glycine max) pollen germination characteris"tics, flower and pollen morphology in response toenhanced ultraviolet"B radiation // Ann. Bot. – 2004. –94, № 6. – P. 855–864.

62. Kravec, E.A., Grodzinskij, D.M., and Gushha, N.I. (2008). Vlijanie UFB obluchenija na reproduktivnuju funkciju rastenij Hordeum vulgare L. [Title of article]. Citologija i genetika, 5, 9-15. [in Russian].

63. Kravec, E.A. (2009). Kletochnye i tkanevye mehanizmy vosstanovitel'nyh processov u Hordeum distichum L. pri vozdejstvii obluchenija. [Title of article]. Citologija i genetika, 43(1), 11-22. [in Russian].

64. Dmitriev, O. P., and Poljakovskij, S. O. (2007). UF-V radiacija i rastenija. [Title of article]. Vestnik Har'kovskogo nacional'nogo agrarnogo universiteta, 1(10), 7-23. [in Ukrainian].

65. Minich, A.S. (2011). Jekologicheskie i morfofiziologicheskie osobennosti produktivnosti rastenij pod fluorescentnymi plenkami. PhD dissertation (Social Communication). Tomsk. [in Russian].

66. Gigienicheskie kriterii sostojanija okruzhajushhej sredy. (1995). 160 Ul'trafioletovoe izluchenie. Oficialyshj nauchnyj obzor po vozdejstviju UF izluchenija na okruzhajushhuju sredu i sostojanie zdorov'ja s upominaniem o global'nom istoshhenii ozonovogo sloja. [Title of book]. Vsemirnaja organizacija zdravoohranenija, Zheneva. [in Geneva].

67. Berestiana, A.M. (2013). Osoblyvosti pryrodnoho ta radiatsiino-indukovanoho starinnia monokarpichnykh roslyn. [Title of article]. Naukovyi visnyk Uzhhorodskoho universytetu Seriia Biolohiia, 34, 11-21. [in Ukrainian].

68. Ermakov, E.I., and Kanash, E.V. (2005). Sovremennye problemy UF-V radiacii v jekofiziologii i rastenivodstve. [Title of article]. S.-h. biologija. 1, 3-19. [in Ukrainian].

69. Berestiana, A. M. (2015). Epihenetychni aspekty radiatsiinoho starinnia Roslyn. PhD dissertation (Social Communication). NAN Ukrainy, In-t klityn. biolohii ta henet. inzhenerii. Kyiv. [in Ukrainian].

70. Nawkar G.M., Maibam P., Park L.H., at.al. UV-Induced Cell Death in Plants // International Journal of Molecular Sciences. – 2013. – 14, N1. – P. 1608-1628.

71. Campi M., Andrea L., Emiliani J. Participation of Chromatin Remodeling Proteins in the Repair of Ultraviolet-B-Damaged DNA // Plant Physiol. – 2012. – 158. – P. 981-995. .

72. Abney K.R., Kopsell D.A., Sams C.E., at.al. UV-B Radiation Impacts Shoot Tissue Pigment Composition in Allium fistulosum L. Cultigens // Scientific World Journal. – 2013. – 201. – P. 1-10.

73. Jiang L., Wang Y., Bjorn L.O., at.al. Sensing of UV-B radiation by plants // Plant Signal Behav. – 2012. – 7, N8. – P. 999- 1003.

74. Fortunati A., Tassone P., Damasso M. Neutron irradiation affects the expression of genes involved in the response to auxin, senescence and oxidative stress in Arabidopsis // Plant Signal Behav. – 2010. – 5, N8. – P. 959-967.

75. Zi-Shan Zhang, Li-Qiao Jin, Yu-Ting Li, Mikko Tikkanen, Qing-Ming Li, Xi-Zhen Ai, and Hui-Yuan Gaob.Ultraviolet-B Radiation (UV-B) Relieves Chilling-Light-Induced PSI Photoinhibition And Accelerates The Recovery Of CO_2 Assimilation In Cucumber (Cucumis sativus L.) Leaves//Sci Rep. 2016; 6: 34455.

76. Orth A.B., Teramum A.H., & Sisler H.D. (1990). Effects of UV-B radiation on fungal disease development in Cucumis sativus. Am J. Bot, 77: 1188-1192.

77. Kolomiec, K.D. (1982). Biosintez belkov i radiacionnye jeffekty v kletke. [Title of book]. Kyiv: Naukova dumka. [in Ukrainian].

78. Berestiana, A.M. (2014). Zminy rybonukleaznoi aktyvnosti oprominenykh UF-V ta renthenivskoiu radiatsiieiu sim'iadolnykh lystkiv Linum usitatissimum u protsesi starinnia. [Title of article]. Dopovidi Natsionalnoi akademii nauk, 12, 142-151. [in Ukrainian].

79. Tarakanov, I. G., Jakovleva, O. S. (2011). Vlijanie krasnogo sveta raznyh spektral'nyh diapazonov na fiziologicheskie osobennosti i produktivnost' rastenij bazilika jevgenol'nogo (Ocimum gratissimum L.). [Title of article]. Doklady TSHA, 283(1), 227-230. [in Russian].

80. Jurina, N. P., Mokerova, D. V., and Odincova, M. S. (2013). Svetoinduciruemye stressovye belki plastid fototrofov. [Title of article]. Fiziologija rastenij, 60(5), 611–624.

81. Dunaeva M., Adamska I. Identification of genes expressed in response to light stress in leaves of Arabidopsis thaliana using RNA differential display // Eur. J. Biochem. 2001. V. 268. P. 5521–5529.

82. Akulinkina, D.V., Bolychevceva, Ju.V., Elanskaja, I.V., Karapetjan, N.V., Jurina, N.P. (2015). Associacija svetoinduciruemyh stressovyh belkov HLIA/HLIB s trimerami i monomerami fotosistemy 1 v kletkah cianobakterii Synechocystis PCC. [Title of article]. Biohimija, 80(10), 1522-1531.

Автор: СЕМЕНОВ Анатолій Олексійович
кандидат фізико-математичних наук, доцент кафедри товарознавства непродовольчих товарів Полтавського університету економіки і торгівлі
E-mail: asemen2015@gmail.com
ORCID: 0000-0003-3184-6925

Автор: САХНО Тамара Вікторівна
доктор хімічних наук, професор кафедри товарознавства непродовольчих товарів Полтавського університету економіки і торгівлі
E-mail: sakhno2001@gmail.com
ORCID: 0000-0001-7049-4657

Автор: КОЖУШКО Григорій Мефодійович
доктор технічних наук професор кафедри товарознавства непродовольчих товарів Полтавського університету економіки і торгівлі
E-mail: tovarovedkafedra@mail.ru
ORCID: 0000-0002-7306-4529

АНАЛИЗ РОЛИ УФ-ИЗЛУЧЕНИЯ НА РАЗВИТИЕ И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ КУЛЬТУР

А.А. Семенов, Т.В. Сахно, Г.М. Кожушко

Полтавский университет экономики и торговли, Полтава, Украина

В работе проведен анализ и систематизация результатов исследований действия УФ-излученя на физиологию растений и различные биологические эффекты, а также его влияние на болезни и продуктивность сельскохозяйственных культур. Сделаны выводы о целесообразности применения УФ-А и УФ-В излучения в облучательных установках для выращивания растений в закрытом грунте и развитие исследований, направленных на оптимизацию применения УФ-излучения для повышения продуктивности культур.

© А.О. Семенов, Т.В. Сахно, Г.М. Кожушко

Ключевые слова: *излучение, ультрафиолет, растения, фоторецепторы, фотосинтез, биорегуляция, продуктивность.*

ANALYSIS OF THE ROLE OF UV RADIATION ON DEVELOPMENT AND PRODUCTIVITY OF VARIOUS CROPS

A.O. Semenov, T.V. Sakhno, G.M. Kozhushko

Poltava University of Economics and Trade, Poltava, Ukraine

The article shows that by now a considerable experimental material has been accumulated about the biological effects that UV radiation exerts on agricultural crops.

The development of plants throughout the life cycle is regulated by photoreceptors. Plants are able to distinguish almost all characteristics of radiation - wavelength, duration of irradiation, direction, using three main classes of photoreceptors "recognizing" different wavelengths. Functionally interconnected these photoreceptors run the plant development programs and coordinate the circadian rhythms of their biological processes.

UV-A radiation and blue light absorb cryptochromes, phototropins-cryptochromes, phototropins and recently discovered ZTL photoreceptors. Cryptochromes are involved in regulating deethiolation, setting up circadian rhythms, and induction of flowering. Phototropins are responsible for such responses as chloroplast movement, phototropism and the discovery of stomata, and also participate in a number of processes that optimize the intensity of photosynthesis and stimulate growth.

The photoreceptor in the UV-B region (280-320 nm) is the nuclear protein UVR8. When the photon of radiation is absorbed, both the general processes of photomorphogenesis (for example, unfolding the cotyledons) and the important mechanisms of protection from UV irradiation are triggered. The physiological role of UVR8 is associated with changes in gene expression, acclimatization and resistance to UV-B radiation, and inhibition of hypocotyl growth. The effect of UV radiation on plants in the range of 280-320 nm covers all levels of bioregulation, as well as signaling, regulatory and energy functions. UV-B irradiation forms stronger and harder leaves, a compact form of plants, increases the concentration of essential oils in herbs, increases resistance to short-wave UV radiation.

UV-C radiation is hazardous to plants. The most sensitive target of UV-C is DNA, which absorbs radiation with a maximum of about 260 nm. In the irradiated cells, mutations can appear, as well as breaks in the DNA strand and the DNA-protein cross-linking.

A negative effect on the plant can also be caused by an increased level of UV-B irradiation, which can suppress the growth and development of plants, have genotoxic effects on the meristem, influence pollination and reduce seed production, and also complicate certain plant diseases.

The article draws conclusions about the advisability of UV-A and UV-B radiation in irradiation plants for growing plants in a closed ground and the development of studies aimed at optimizing the use of UV radiation to increase the productivity of specific crops.

Keywords: *radiation, ultraviolet, plants, photoreceptors, photosynthesis, bioregulation, productivity.*

 © А.О. Семенов, Т.В. Сахно, Г.М. Кожушко