

**ЖУК В.В.<sup>✉</sup>, МІХЄЄВ О.М., ОВСЯННИКОВА Л.Г.**

Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України,  
Україна, 03143, м. Київ, вул. Акад. Заболотного, 148, e-mail: vzhukv@gmail.com  
<sup>✉</sup>vzhukv@gmail.com

## **ФОТОМОРФОГЕНЕТИЧНА ВІДПОВІДЬ РОСЛИН ГОРОХУ (*PISUM SATIVUM* L.) НА ДІЮ УЛЬТРАФІОЛЕТОВОЇ РАДІАЦІЇ**

Еволюція рослин відбувалася за дії сонячної радіації, неодмінною складовою якої було і залишається ультрафіолетове (УФ) випромінювання. Значна частина його поглинається земною атмосферою, однак утворення в ній озонних дір внаслідок діяльності людства призводить до зростання кількості УФ-В- та УФ-С-променів, які досягають земної поверхні та здатні спричинити ушкодження рослинних організмів на різних рівнях їх організації. Зусилля сучасних дослідників переважно зосереджені на вивченні впливу УФ-В-радіації (УФ-В), яка переважає у спектрі УФ-променів, що проникають до рослин [1]. Зокрема, встановлено, що дія УФ-В на рослини може викликати деструкцію компонентів фотосинтетичного апарата, стимулювати утворення надмірної кількості активних форм кисню в клітинах, що досягають рівнів оксидного стресу, інгібувати ростові процеси, включати запрограмовану загибель клітин [2–4]. Встановлено, що фотоморфогенетична відповідь рослинної клітини на УФ-В опосередкована через фоторецептор UV RESISTANCE LOCUS8 (UVR8), який безпосередньо сприймає світловий сигнал [5]. Мономер UVR8 взаємодіє з убіквітиною лігазою CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC 1 (COP1) та індукує сигнал, що активує експресію гена CHALCONE SYNTHASE (CHS), який запускає монотерпеноїдний шлях синтезу флавоноїдів та алкалоїдів, що виконують захисні функції за дії стресового чинника середовища. Транскрипційний аналіз показав, що фоторецептор UVR8 є ключовим регулятором відповіді рослин на сонячну радіацію, а його функціонування потрібне для росту та розвитку рослин за тривалої дії ультрафіолетової радіації [6]. Морфогенетичну відповідь на короточасну дію УФ-В переважно вивчали в умовах модельних лабораторних дослідів на прикладі ростової реакції гіпокотилів огірка, що дозволило встановити фототропічний та інгібувальний ефект УФ-В [7]. Показано, що реакція гіпокотилів на УФ-В реєструється вже протягом

години після його дії. Однак тривалий ефект післядії УФ-В на рослини з використанням широкого діапазону доз все ще залишається нез'ясованим.

Дія УФ-С-опромінення (УФ-С) на рослини досліджена менше, ніж УФ-В. Так, показано, що навіть короточасне опромінення УФ-С проростків огірка (*Cucumis sativus* L.) спричиняло затримку росту гіпокотилів, а також зміни у спектрах абсорбції фотосинтетичних пігментів листків у *Arabidopsis thaliana* L., що свідчило про його значну руйнівну здатність [8, 9]. Дослідження одночасного впливу УФ-В та УФ-С на рослини не проводилися.

Нашими попередніми дослідженнями встановлено, що незначні дози УФ-С спричиняли гормезисний ефект, який проявлявся у стабілізації пігментного комплексу листків гороху та стимуляції активності ключових антиоксидантних ферментів [10]. Показано, що після дії невисоких доз УФ-С на рослини гороху у фазі вегетативного росту зростала активність аскорбатпероксидази (АПО), яка є утилізатором пероксиду водню, що належить до основної форми активного кисню в хлоропластах. Підвищення активності АПО зменшувало деструктивну дію УФ-С на пігменти фотосинтетичного комплексу клітин листкового мезофілу. Опромінення рослин невеликими дозами УФ-С адаптувало рослинний організм до сприйняття ним ультрафіолетової радіації у подальші періоди існування.

Метою цієї роботи було порівняльне дослідження фотоморфогенетичної відповіді рослин гороху на дію УФ-С і УФ-В з використанням широкого діапазону їх доз.

### **Матеріали і методи**

Рослини гороху (*Pisum sativum* L.) сорту Ароніс вирощували в умовах водної культури в скляних посудинах місткістю 0,5 л протягом 10 діб. У кожній посудині містилось по 15 рослин. Середньодобова температура у період росту рослин становила 25°C. Режим освітлення

складав 8 год темноти і 16 год світла інтенсивністю 2,2 кЛк. Рослини піддавали дії УФ-С-опромінювання, джерелом якого був опромінювач ОБМ-150 М з двома лампами Philips Special TUV 30 W, джерелом УФ-В-випромінювання були лампи Philips special fluorescent lamp 35 W. Потужність опромінення для УФ-В та УФ-С була однаковою та складала 6,0 Вт/м<sup>2</sup> на рівні верхніх листків пагона. Дози опромінення склали 0, 1, 2, 4, 8 та 15 кДж/м<sup>2</sup>. Повторність досліду 5-разова. Через 4, 7 і 11 діб після дії УФ-В і УФ-С проводили виміри довжини пагонів та коренів, а на 4 та 11 доби визначали сиру масу рослин гороху. Аналіз результатів досліджень проводили за допомогою системи ANOVA. На графіках наведено довірчі інтервали.

### Результати та обговорення

Встановлено, що опромінення рослин гороху УФ-С у дозі 4 кДж/м<sup>2</sup> пригнічувало ріст пагонів найзначніше через 4 доби, однак через 7 та 11 діб відбувалося відновлення росту пагонів до рівнів контролю (рис. 1 а). Дія УФ-В у такій же дозі не викликала достовірних змін росту пагона гороху. Збільшення дози УФ-С до 8 кДж/м<sup>2</sup> не спричиняло незворотного пригнічення росту пагонів гороху протягом 7 діб, однак на 11 добу ці пагони були значно нижчими, ніж контрольні. Зростання дози опромінення УФ-С до 16 кДж/м<sup>2</sup> призводило до різкого інгібування ростових процесів у гороху, яке було найзначнішим на 7 добу після дії променів. Дія УФ-В у дозі 8 кДж/м<sup>2</sup> затримувала ріст пагонів на 4 добу після опромінення, на 7 добу він дещо відновлювався, але на 11 добу був нижчим, порівняно до контролю. Подальше підвищення дози УФ-В променів не інгібувало ріст пагонів протягом 4 діб, однак на 7 добу після дії стресу висота пагонів гороху, які були опромінені УФ у високих дозах, зазнала значного зменшення. Опромінення рослин гороху УФ-В у дозах, нижчих за 4 кДж/м<sup>2</sup>, спричиняло незначне інгібування видовження пагонів гороху, яке повністю знімалося на 11 добу після впливу УФ.

Низькі дози УФ-С, які не перевищували 4 кДж/м<sup>2</sup>, не викликали затримки росту коренів гороху, на відміну від їх дії на пагони (рис. 1 г, д, е). Опромінення надземної частини гороху УФ-С у дозі 2 та 4 кДж/м<sup>2</sup> стимулювало ріст коренів, особливо на 4 добу після дії стресового чинника. Збільшення дози опромінення УФ-С

до 8 кДж/м<sup>2</sup> і вище викликало незначне пригнічення росту коренів на 4 добу після дії стресу з поступовим його відновленням на 7 і 11 добу. УФ-В-опромінення надземної частини рослин гороху у дозі 2 кДж/м<sup>2</sup> зменшувало швидкість росту коренів у довжину протягом усіх 11 діб досліду, однак підвищення дози до 4 кДж/м<sup>2</sup> не виявило подібного ефекту. Подальше збільшення дози УФ-В до 8 кДж/м<sup>2</sup> інгібувало видовження коренів на 4 добу, яке продовжувало відставати на 7 та 11 добу. Збільшення дози УФ-В до 16 кДж/м<sup>2</sup> залишило реакцію коренів незмінною, і їх довжина залишилася меншою, ніж у рослин контрольного варіанту. Виявлений у наших дослідах протилежний ефект дії УФ на ростові процеси у надземній та підземній частинах рослин гороху може бути зумовлений конкуренцією атрагуючих центрів, якими є меристеми, за ресурси метаболітів та енергії, що надходять із сім'ядолей.

УФ-В-опромінення у дозі 4 кДж/м<sup>2</sup> найзначніше сприяло збільшенню маси сирої речовини рослин гороху, однак подальше підвищення дози до 8 кДж/м<sup>2</sup> також не пригнічувало накопичення їх маси (рис. 2 а). Опромінення УФ-С в дозах вищих за 4 кДж/м<sup>2</sup>, незначно зменшувало ріст маси рослин на четверту добу. На 11 добу після опромінення УФ-С в дозах, не вищих за 8 кДж/м<sup>2</sup> виявлено стимуляцію росту маси. Опромінення УФ-В не сприяло наростанню маси рослин через 11 діб у всіх досліджених дозах крім 2 і 15 кДж/м<sup>2</sup>. Отже, дія УФ-В на ростові процеси у рослин гороху була менш довготривалою порівняно з УФ-С.

Пригнічення росту пагонів за дії УФ супроводжувалося посиленням росту коренів, що зумовлено регуляторною дією сигнальної мережі рослинного організму, яка керує розподілом трофічних потоків, транспортом речовин на далекі відстані [1]. Визначну роль у цих процесах відіграє конкуренція різних частин рослини за запаси асимілятів у сім'ядолях, які забезпечують гетеротрофне живлення молодих рослин.

Інгібувальна дія УФ на ростові процеси у надземній частині рослин гороху значною мірою зумовлювалася деструкцією фотосинтетичного комплексу клітин листкового мезофілу, однак ушкодження зазнали також апікальні меристеми та розташовані дифузно меристематичні клітини зон росту листків і стебла.

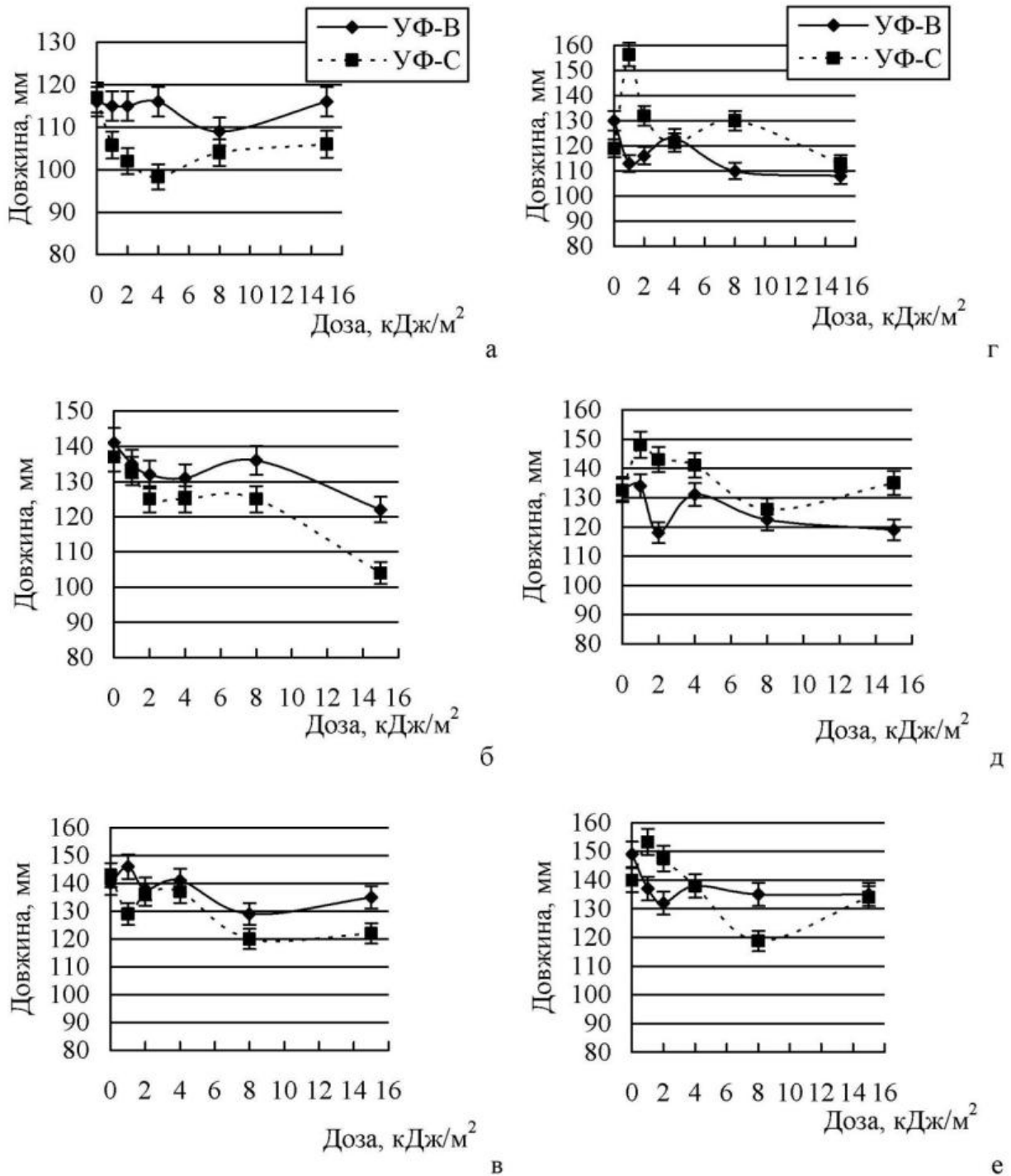


Рис. 1. Вплив ультрафіолетового опромінення на УФ-В і УФ-С на ріст пагонів (а – 4, б – 7, в – 11 доба після опромінення) та коренів гороху (г – 4, д – 7, е – 11 доба після опромінення).

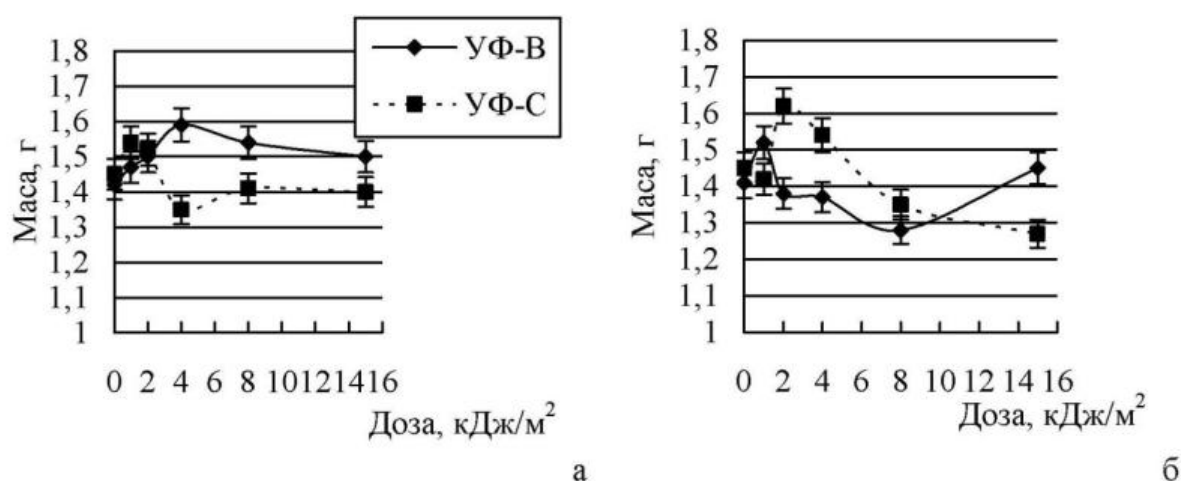


Рис. 2. Вплив ультрафіолетового опромінення на ріст маси рослин гороху: а – 4, б – 11 доби після дії УФ-В і УФ-С.

Інгібувальна дія УФ на ростові процеси у надзвичайності у дії УФ-В та УФ-С зумовлені різницею в енергетичних характеристиках квантів цих видів УФ. УФ-С промені мають більшу енергію порівняно з УФ-В та вони здатні глибше проникати у тканини і значніше руйнувати компоненти клітин.

Дослідниками встановлена деструктивна дія УФ-С на пластохінон, яка призводила до його окиснення і пошкодження фотосистеми II, деструкції ламелярних мембран [11]. Мішенню дії УФ-С вважають також мембранні структури мітохондрій, які здійснюють окисно-відновні процеси та генерують енергетичні потоки для забезпечення функціонування клітин. УФ-В переважно пошкоджує фотосинтетичний транспорт електронів шляхом деструктивної дії на D1 та D2 структурні білки хлоропластів [1]. Отже, відмінності у фізичних характеристиках УФ-С та УФ-В здатні зумовлювати різні ефекти їх дії на ростові процеси рослин гороху. Використаний нами широкий діапазон доз УФ-В та УФ-С дозволив визначити їх гормезисні та інгібуючі інтервали в умовах одного експерименту.

### Література

- Jenkins G.J. Signal transduction in responses to UV-B radiation // *Ann. Rev. Plant Biol.* – 2009. – V. 60. – P. 407–431.
- Falcone Ferreyra M.L., Casadevall R., D'Andrea L., AbdElgawad H., Beemster G.T., Casati P. AtPDCD5 Plays a role in programmed cell death after UV-B exposure in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* – 2016. – V. 170. – P. 2444–2460.
- Singh S., Mishra S., Kumari R., Agrawal S.B. Response of ultraviolet-B and nickel on pigments, metabolites and antioxidants of *Pisum sativum* L. // *J. Environ. Biol.* – 2009. – V. 30 (5). – P. 677–684.
- Singh R., Singh S., Tripathi R., Agrawal S.B. Supplemental UV-B radiation induced changes in growth, pigments and antioxidant pool of bean (*Dolichos lablab*) under field conditions // *J. Environ Biol.* – 2011. – V. 32. – P. 139–145.
- Morales L.O., Brosche M., Vainonen J., Jenkins G.J., Wargent J.J., Sipari N., Strid A., Lindfors A.V., Tagelberg R., Aphalo P.J. Multiple roles for UVRESISTANCE LOCUS 8 in regulating gene expression and metabolite accumulation in *Arabidopsis* under solar ultraviolet radiation // *Plant Physiol.* – 2013. – V. 161. – P. 744–759.

### Висновки

Встановлено, що дія УФ-С променів, на відміну від УФ-В, інгібувала ріст пагонів гороху у незначних дозах. Показано, що доза 8 кДж/м<sup>2</sup> була критичною для ростової реакції пагонів гороху, а її збільшення до 16 кДж/м<sup>2</sup> призводило до подальшої затримки їх росту на 7 добу після дії стресу. Опромінення УФ-С за однакових доз з УФ-В виявляло значніший інгібуючий вплив на ріст пагонів гороху. Уповільнення росту пагонів гороху після дії УФ-С спричиняло стимуляцію росту коренів, що зумовило зростання маси рослин. Короточасний негативний вплив УФ-С променів на рослини гороху був значнішим порівняно з УФ-В, однак для обох видів УФ доза 8 кДж/м<sup>2</sup> була пороговою, а її перевищення затримувало ростові процеси протягом тривалого періоду. Паралельне дослідження дії різних видів УФ на молоді рослини гороху виявило, що ступінь їх ушкодження та здатність до відновлення залежала від енергетичних характеристик УФ-В та УФ-С променів.

6. Hayes S., Sharma A., Fraser D.P., Trevisan M., Cragg-Barber C.K., Tavridov E., Fankhauser Ch., Jenkins G.J., Franklin K.A. UV-B Perceived by the UVR8 photoreceptor inhibits thermomorphogenesis // *Curr. Biol.* – 2017. – V. 27. – P. 120–123.
7. Shinkle J.R., Atkins A.K., Humphrey E.E., Rodgers Ch.W., Wheeler S.L., Barnes P.W. Growth and morphological responses to different UV waveband (*Cucumis sativum*) in cucumber and other dicotyledonous seedlings // *Physiol. Plant.* – 2004. – V. 120. – P. 240–248.
8. Shinkle J.R., Derickson D.L., Barnes P.W. Comparative physiology of growth responses two UV-B wavebands and UV-C in dim-red-light and white-light-grown cucumber (*Cucumis sativus*) seedlings: physiological evidence for photoreactivation // *Photochem. Photobiol.* – 2005. – V. 81. – P. 1069–1074.
9. Shinkle J.R., Edwards M.C., Koenig A., Shaltz A., Barnes P.W. Photomorphogenetic regulation of increases in UV-absorbing pigments in cucumber (*Cucumis sativus*) and *Arabidopsis thaliana* seedlings induced by different UV-B and UV-C wavelands // *Physiol. Plant.* – 2010. – V. 138. – P. 113–121.
10. Міхеєв О.М., Жук В.В., Овсянникова Л.Г., Гродзинський Д.М. Гормезисний вплив УФ-С опромінення на пігментний комплекс і антиоксидантні ферменти листків *Pisum sativum* L. // *Доповіді НАН України.* – 2016. – № 11. – С. 99–111.
11. Urban L., Charles F., de Miranda M.R., Aarof J. Understanding the physiological effects of UV-C light and exploiting its agronomic potential before and after harvest // *Plant Physiol. Biochem.* – 2016. – V. 105. – P. 1–11.

**ZHUK V.V., MIKHTEYEV A.N., OVSYANNIKOVA L.G.**

*Institute of Cell Biology and Genetic Engineering of Nat. Acad. Sci. of Ukraine,  
Ukraine, 03143, Kyiv, Akademika Zabolotnogo str., 148, e-mail: vzhukv@gmail.com*

#### **THE PHOTOMORPHOGENETIC REACTION OF PEA PLANTS (*PISUM SATIVUM* L.) ON ULTRAVIOLET IRRADIATION EFFECT**

**Aim.** The comparison of photomorphogenetic response of pea plants in wide dose range of UV-C and UV-B irradiation was studied. **Methods.** Pea plants (*Pisum sativum* L.) cultivar Aronis were grown in water culture during 10 days and then were irradiated by UV-B and UV-C irradiation in doses 1, 2, 4, 8 and 15 kJ/m<sup>2</sup>. The length of shoots and roots and fresh weight of pea plants were measured. **Results.** It is established that UV-C irradiation caused strong inhibition effect on shoot growth against UV-B in the same doses. It is shown that the dose of 8 kJ/m<sup>2</sup> was the threshold of the UV-B and UV-C effect. Dose above 8 kJ/m<sup>2</sup> caused growth inhibition. The dose of 2 kJ/m<sup>2</sup> caused the hormesis effect. Stem growth inhibition under the UV-C stimulated root growth. **Conclusions.** Comparative study of UV-B and UV-C irradiation demonstrated that the hormesis effect on plant growth was shown in the same dose of 2 kJ/m<sup>2</sup>. The inhibition effect of UV-C irradiation was stronger than UV-B in the same doses.

**Keywords:** UV-B, UV-C, *Pisum sativum* L., hormesis.