

РЕГУЛЯЦИЯ МЕТАБОЛИЗМА ТЕПЛИЧНЫХ РАСТЕНИЙ ЛИСТОВОГО САЛАТА (*LACTUCA SATIVA* L.) ВОЗДЕЙСТВИЕМ УФ РАДИАЦИИ**И.Г. ЗАХОЖИЙ, Р.В. МАЛЫШЕВ, О.В. ДЫМОВА,
Г.Н. ТАБАЛЕНКОВА, Т.К. ГОЛОВКО****(ФГБУН Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения РАН)**

*Исследована возможность повышения биологической ценности салатной продукции в условиях защищенного грунта путем кратковременного облучения растений ультрафиолетовой радиацией. опыты проводили в условиях зимних теплиц на двух сортах листового салата (*Lactuca sativa* L.) с красноокрашенными листьями (с. Барбадос и с. Скороход) и с. Афицион с зеленоокрашенными листьями. Установлено, что экспозиция растений к УФ излучению по предложенной схеме, в суммарной дозе 35.9 кДж/м² (40% УФ–А, 60% УФ–Б), не оказала существенного влияния на высоту растений, накопление надземной биомассы, удельную поверхностную плотность листьев и содержание сухого вещества. Урожайность салата составила 5.1, 5.3 и 4.5 кг/м² для сортов Барбадос, Скороход и Афицион в контроле и 4.6, 5.4 и 4.1 кг/м² в опыте. Листья красноокрашенных сортов салата в условиях дополнительного облучения УФ содержали на 15–25 % больше хлорофиллов и каротиноидов и характеризовались значительно меньшим накоплением растворимых углеводов по сравнению с листьями растений в контроле. Содержание фотосинтетических пигментов и сахаров в листьях салата с. Афицион в контроле и опыте не отличалось. Экспозиция растений к УФ излучению привела к активации синтеза и накопления фенольных соединений, суммарное содержание полифенолов в листьях салата с. Афицион, Барбадос и Скороход составило 10.9, 15.7 и 16.2 мг GAE/г сухой массы, что на 18, 26 и 23 % выше, чем в контроле. В листьях красноокрашенных сортов салата под воздействием УФ отмечено интенсивное накопление антоцианов. Результаты проведенных исследований свидетельствуют, что включение в технологический процесс выращивания листовых овощей досвечивания растений ультрафиолетом, с высокой долей УФ–Б излучения, является перспективным способом повышения пищевой ценности зеленых культур в условиях защищенного грунта.*

Ключевые слова: *Lactuca sativa* L., защищенный грунт, урожайность, фотосинтетические пигменты, антоцианы, фенольные соединения, УФ–А и УФ–Б излучение.

Введение

Листовой салат – одна из основных овощных культур, используемых населением многих стран для потребления в пищу в сыром виде. Биомасса салата содержит витамины, растворимые сахара, клетчатку, органические и ненасыщенные жирные кислоты, макро– и микроэлементы полезные для поддержания здоровья

человека. Мировое производство салатных культур, по данным «Продовольственной и сельскохозяйственной организации объединенных наций» на 2014 год, составляет 25 млн. т, а посевы занимают около 1.2 млн. га. Значительное количество салатной продукции выращивают в защищенном грунте, особенно на севере Европы. Полученные нами ранее данные об урожайности и содержании полезных веществ в зеленых растениях свидетельствуют о перспективности их выращивания в условиях теплиц для пополнения диеты человека в зимний период [1, 2]. Вместе с тем, было установлено, что листовой салат, по сравнению с базиликом, кинзой, рукколой накапливает меньше растительных веществ, проявляющих антирадикальную активность. Показано также, что большая часть антиоксидантной составляющей экстрактивных веществ из биомассы зеленых культур обусловлена присутствием растительных фенолов. Употребление в пищу растений богатых полифенолами рассматривается как один из способов коррекции и профилактики повреждений биологических структур, вызываемых окислительным стрессом [4]. Следует добавить, что пищевая ценность растительных фенолов не ограничивается их антиоксидантными свойствами. Они обладают адаптогенной, иммуномодулирующей, гепатопротекторной активностью и другими терапевтическими свойствами [20].

Поскольку среди листовых овощных растений наибольшей популярностью у населения пользуется салат, нами была исследована возможность повышения биологической ценности биомассы данной культуры путем кратковременного облучения растений ультрафиолетовой радиацией (УФ). Несмотря на то, что ультрафиолетовое излучение (280–400 нм) занимает лишь небольшую долю в спектре солнечного излучения, достигающего поверхности Земли, оно оказывает существенное влияние на растительные организмы. В природных условиях УФ улавливается растениями, участвует в регуляции их роста и метаболизма [17]. Низкие интенсивности УФ регулируют фотоморфогенез, способствуют повышению устойчивости растений, накоплено в биомассе фенольных соединений [9]. Высокие интенсивности УФ-радиации потенциально опасны для растений: повреждают биомолекулы, вызывают окислительный стресс, ингибируют фотосинтез, тормозят рост, снижают урожайность [14, 8, 10]. Потеря урожайности у чувствительных видов и сортов сельскохозяйственных культур при двукратном повышении естественного уровня УФ может достигать 30 % [3].

Поступающий к растениям в остекленных теплицах естественный солнечный свет практически лишен коротковолновых лучей. УФ-Б радиация отсутствует и в спектре светильников, которыми оснащаются современные теплицы.

Нами была поставлена задача, выяснить возможность управления метаболизмом растений салата и, в частности, накоплением соединений фенольной природы без потери урожайности и качества продукции.

Объект и методы

В качестве объекта исследований использовали салат листовой (*Lactuca sativa* L.) трех сортов: Афицион, Барбадос и Скороход. Сорт Афицион, раннеспелый, розетка листьев средних размеров, раскидистая, листья светло-зеленые. Сорт Барбадос, скороспелый, розетка листьев средних размеров, полураскидистая, листья имеют красноватую окраску. Сорт Скороход,

раннеспелый, розетка средних размеров, полураскидистая, листья имеют интенсивную антоциановую окраску.

Опыты проводили в условиях зимних теплиц ООО «Пригородный» (г. Сыктывкар) в апреле–мае. Семена высевали в пластиковые горшочки (по три штуки на горшочек) с известкованным верховым торфом, в который добавляли 10% опилок и заправляли удобрением «Акварин–12» (1 кг на 1 м³ торфяного субстрата). Рассадку салата выращивали в рассадном отделении при температуре 20–26°C и влажности воздуха от 40 до 75% в течение 14 дней от появления всходов. Затем сосуды с растениями устанавливали на культивационные желоба. На 1 м² площади стола размещали 44 сосуда. Растения культивировали при естественной освещенности, долгота дня в период проведения опыта изменялась от 15 часов в начале опыта до 18 часов 30 мин к его завершению. Средняя интенсивность потока фотосинтетически активной радиации (ФАР) над посевом в светлое время суток составляла около 250 мкмоль/м²с. Суммарное среднесуточное количество ФАР поступающей к посеву составляло 13.2 моль/м² в апреле и 18.3 моль/м² в мае. Температура воздуха в теплице изменялась в пределах 20–26 °С. Относительная влажность воздуха варьировала от 40 до 75%, концентрация CO₂ составляла 400–500 ppm. Минеральные элементы поступали из питательного раствора в необходимом для роста количестве.

Начиная с 25 дня после появления всходов, растения ежедневно экспонировали под лампами «ЛЭР–40 М» (ГУП Республики Мордовия Лисма, Россия), спектр которых содержал УФ–А (315–400 нм) и УФ–Б радиацию (280–315 нм) (рис. 1).

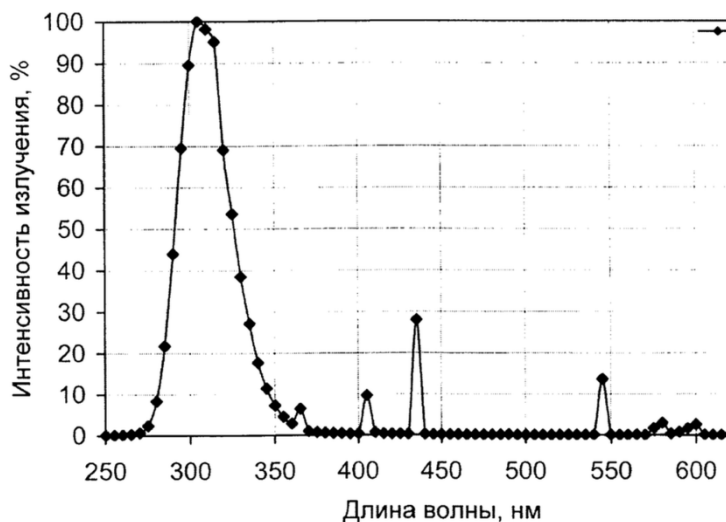


Рис. 1. Спектр излучения лампы «ЛЭР–40 М». Данные производителя

Интенсивность потока УФ излучения измеряли с помощью радиометра «ТКА–ПКМ» (ООО НТП «ТКА», Россия). Продолжительность экспозиции и интенсивность УФ подбирали в предварительных экспериментах, чтобы избежать заметных внешних изменений растений (потеря тургора, появление признаков

фотохимического повреждения, торможение роста). Интенсивность УФ–А радиации составляла 1.7 ± 0.1 Вт/м², УФ–Б – 2.7 ± 0.2 Вт/м². Время экспозиции увеличивали постепенно от 2 до 15 мин. Суммарное время воздействия к окончанию эксперимента составило 131 мин, суммарная доза УФ–А – 13.9 кДж/м², УФ–Б – 22 кДж/м². Контрольные растения произрастали в тех же условиях, что и экспериментальные, но без дополнительного облучения УФ лампами.

Таблица 1

Схема опыта по обработке растений листового салата УФ излучением с применением установки на основе ламп «ЛЭР–40 М»

Возраст растений, дни от всходов	0–24	25	26	27–33	35–38
Продолжительность экспозиции растений к УФ излучению, мин/день	0	2	4	10	15
Доза УФ–А за весь период, кДж/м ²	0	0.2	0.6	7.8	13.9
Доза УФ–Б за весь период, кДж/м ²	0	0.3	1.0	12.3	22.0
Доза УФ–А+ УФ–Б за весь период, кДж/м ²	0	0.5	1.6	20.1	35.9

К концу эксперимента (возраст растений – 38 дней), перед уборкой урожая, определяли морфометрические показатели растений (высота, площадь и удельная поверхностная плотность листьев), массу надземной части. Одновременно осуществляли отбор проб растительного материала для проведения химических анализов. Для анализа содержания сахаров, свободных аминокислот, фенольных соединений и антирадикальной активности среднюю пробу листьев 15 растений замораживали в жидком азоте и подвергали лиофильной сушке. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях измеряли в ацетоновых экстрактах спектрофотометрически [5] из замороженных в жидком азоте образцов. Содержание и качественный состав растворимых сахаров определяли с привлечением метода ВЭЖХ после экстракции углеводов 70% этанолом. Количественный анализ аминокислот проводили методом жидкостной ионообменной хроматографии на автоматическом аминокислотном анализаторе «AAA 400» (INGOS–Laboratory Instruments, Чехия). Выделение свободных аминокислот осуществляли исчерпывающей экстракцией 40% этанолом. Для определения содержания фенольных соединений и антирадикальной активности экстракцию растительных образцов осуществляли метанолом. Определение содержания растворимых фенольных соединений проводили с использованием реактива Фолина–Дениса [16]. Содержание фенолов выражали в эквивалентах галловой кислоты (GAE), в пересчете на единицу массы растительного материала. Количественный анализ антоцианов осуществляли спектрофотометрическим методом [11], содержание антоцианов выражали в эквивалентах цианидин–3–глюкозида (Cyd–3–glu), в пересчете на единицу массы. Определение антирадикальной активности экстрактов проводили в тесте с 2,2–дифенил–1–пикрилгидразилом (ДФПГ). Антирадикальную активность (EC₅₀) вычисляли как

концентрацию пробы растительного материала в реакционной смеси, необходимую для ингибирования 50 % содержащегося в растворе ДФПГ [15].

В таблицах и на рисунках приведены средние арифметические значения со стандартным отклонением. Значимость различий между независимыми выборками оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента. *P*-величину рассчитывали для уровня значимости $\alpha = 0.05$.

Результаты и обсуждение

Листовой салат в условиях производственной теплицы формирует посеvy высотой около 25 сантиметров. В контрольных условиях урожайность салата в зависимости от сорта составляла 4.5 – 5.3 кг/м² (рис. 2). Наибольшую урожайность имел с. Барбадос, наименьшую – с. Скороход. Растения салата с. Афицион несколько превосходили сорта с красноокрашенными листьями по накоплению сухого вещества (табл. 2).

В литературе имеются сведения о возможности существенного подавления УФ радиацией роста [19] и накопления надземной биомассы растениями листового салата [12]. Степень негативного воздействия коротковолнового излучения на продуктивность салата находится в тесной взаимосвязи с диапазоном длин волн в УФ области [18]. С уменьшением длины волны (увеличением энергии квантов) УФ излучения происходит увеличение ингибирования роста и накопления надземной биомассы.

Экспозиция растений к УФ–А + УФ–Б излучению в дозе 36 кДж/м² по разработанной нами схеме не повлияла на продуктивность растений в условиях производственной теплицы (рис. 2). Нами не было выявлено статистически значимого влияния ультрафиолетового излучения на высоту растений, накопление надземной биомассы, удельную поверхностную плотность листьев и содержание сухого вещества (табл. 2). Важно отметить, что все сорта сохраняли нормальную окраску, форму, целостность и состояние поверхности листьев, характерную для растений в контроле, т.е. характеризовались высокими показателями качества.

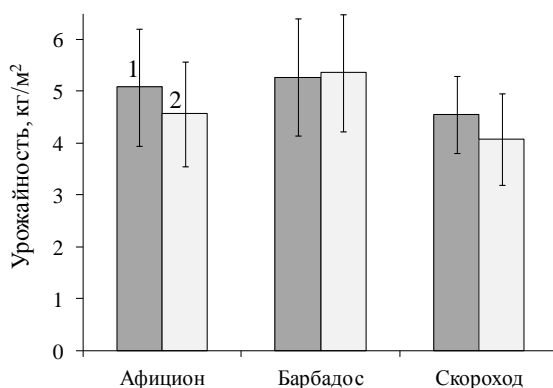


Рис. 2. Урожайность листового салата в контроле (1) и опыте (2) по досвечиванию растений лампами «ЛЭР–40 М»

Таблица 2

Морфофизиологические характеристики надземной части растений салата (n=15)

Сорт	Вариант	Высота, см	Сырая масса, г/растение	Содержание сухого в-ва, %	УППЛ, г/дм ²
Афицион	-УФ	25.8±2.0	38.5±8.5	4.9±0.5	0.16±0.01
	+УФ	24.7±1.6	35.8±7.8	4.9±0.3	0.17±0.03
Барбадос	-УФ	25.4±1.6	39.9±8.5	4.3±0.4	0.15±0.02
	+УФ	24.9±1.7	40.6±8.6	4.4±0.6	0.15±0.02
Скорород	-УФ	24.7±2.3	34.4±5.6	4.4±0.4	0.14±0.02
	+УФ	24.2±1.0	31.8±6.4	4.2±0.3	0.13±0.02

Сорта салата Барбадос и Скорород с окрашенными листьями содержали заметно больше (на 10–20 %) фотосинтетических пигментов, чем с. Афицион с зелеными листовыми пластинками (табл.3). Обработка растений красноокрашенных сортов салата УФ излучением приводила к увеличению содержания зеленых и желтых пигментов на 15–25 %, тогда как у листьев с. Афицион изменений в содержании фотосинтетических пигментов и каротиноидов не выявлено. Нами показано отсутствие изменений в соотношении зеленых и желтых пигментов у растений в опыте и контроле. Интересно отметить, что в опытах, проведенных другими авторами на большом количестве сортов салата с зеленоокрашенными и красноокрашенными листьями, также была выявлена различная реакция растений (в зависимости от окраски листьев) на воздействие УФ радиации [7]. Причем у зеленоокрашенных сортов под воздействием коротковолнового излучения отмечали повышенное накопление хлорофиллов и каротиноидов, в то время как содержание этих пигментов у сортов с красноокрашенными листьями снижалось.

Таблица 3

Содержание фотосинтетических пигментов в листьях салата, мг/г сухой массы

Сорт	Вариант	Хл (a+b)	Хл (a/b)	Каротиноиды
Афицион	-УФ	8.5 ± 0.7	2.7 ± 0.3	1.7 ± 0.2
	+УФ	8.5 ± 0.6	2.8 ± 0.1	1.9 ± 0.2
Барбадос	-УФ	9.6 ± 0.9	2.7 ± 0.3	2.0 ± 0.2
	+УФ	11.1 ± 2.0	2.6 ± 0.2	2.4 ± 0.4
Скорород	-УФ	10.3 ± 0.9	3.0 ± 0.2	2.2 ± 0.2
	+УФ	13.1 ± 0.7*	3.0 ± 0.2	2.8 ± 0.1*

* – различия между контролем и опытом достоверны при $\alpha = 0.05$

В наших опытах содержание растворимых углеводов (моно- и дисахаридов) в листьях растений варьировало в зависимости от сорта (табл. 4), наименьшим накоплением сахаров отличался с. Скорород. У сортов салата с

красноокрашенными листьями в общем пуле сахаров преобладали моносахариды, соотношение моносахара/дисахариды в листьях с. Афицион было примерно одинаковое. Экспозиция растений к УФ приводила к статистически значимому снижению фонда растворимых углеводов в листьях салата с. Барбадос и с. Скороход. Уменьшение пула растворимых углеводов может быть следствием снижения фотосинтетической активности листьев, повышения дыхания и более активного включения сахаров в состав полисахаридов или их усиленным метаболизмом в процессах синтеза низко- и высокомолекулярных фенольных соединений. Учитывая отсутствие значимых эффектов УФ на рост и накопление биомассы, последнее предположение представляется наиболее вероятным.

Таблица 4

Содержание растворимых сахаров в листьях салата, мг/г сухой массы

Сорт	Вариант	Моносахариды	Дисахариды	Сумма сахаров	<u>Моносахариды</u> <u>Дисахариды</u>
Афицион	–УФ	40.8 ±2.4	54.3 ±1.5	95.1 ±0.3	0.8
	+УФ	48.0 ±5.8	47.3 ±0.8*	95.3 ±5.0	1.0
Барбадос	–УФ	79.0 ±2.5	17.4 ±0.2	96.4 ±2.7	4.5
	+УФ	61.1 ±2.9*	13.7 ±1.1*	74.9 ±4.0*	4.5
Скороход	–УФ	46.5 ±1.4	11.9 ±0.6	64.9 ±0.7	3.9
	+УФ	36.7 ±1.7*	8.5 ±0.3*	46.9 ±1.7*	4.3

* – различия между контролем и опытом достоверны при $\alpha = 0.05$

Исходя из представлений о защитных реакциях растений от воздействия ультрафиолета [6], мы ожидали проявления изменений в фенольном метаболизме растений. Выявлено достоверное увеличение содержания антоцианов в листьях растений сорта Барбадос и Скороход (табл. 5) при воздействии УФ излучения. Антоцианы – окрашенные флавоноиды имеют максимумы поглощения в зеленой и УФ области спектра. Накапливаясь в вакуолях клеток эпидермы листьев, они экранируют мезофилл, защищая тем самым фотосинтетический аппарат растений от повреждения высокоэнергетическими УФ лучами. Суммарное содержание веществ фенольной природы под воздействием УФ увеличивалось в листьях всех исследованных сортов, но у красноокрашенных сортов в большей мере (на 22–26 %), чем у с. Афицион (на 18 %). Судя по величине EC_{50} , характеризующей концентрацию экстракта в реакционной смеси, необходимую для ингибирования 50 % содержащегося в растворе ДФПГ, антирадикальная активность экстрактов из листьев, экспонируемых к УФ растений, была выше, чем у растений в контрольных условиях. Прослеживается прямая связь между накоплением в листьях фенольных соединений и антирадикальной активностью экстрактов ($r = -0.99$). Фенольные соединения служат эффективными ловушками свободных радикалов, благодаря способности к взаимодействию их гидроксильных групп, связанных с атомами углерода ароматического кольца, с неспаренным электроном радикала.

Содержание фенольных соединений и антирадикальная активность экстрактивных веществ листьев салата

Сорт	Вариант	Сумма фенолов, мг GAE/г сухой массы	Антоцианы, мг Cvd-3-glu/г сухой массы	EC ₅₀ , мг/см ³
Афицион	-УФ	9.2±0.3	следы	0.67
	+УФ	10.9±0.1*	следы	0.56
Барбадос	-УФ	12.5±0.1	1.23±0.01	0.50
	+УФ	15.7±0.3*	1.64±0.03*	0.40
Скорород	-УФ	13.0±0.3	0.82±0.04	0.48
	+УФ	16.2±0.5*	1.14±0.04*	0.37

* – различия между контролем и опытом достоверны при $\alpha = 0.05$

В растениях фенольные соединения могут синтезироваться двумя путями – по шикиматному и ацетатно–малонатному пути. Одними из ключевых соединений в шикиматном пути биосинтеза фенолов служат ароматические аминокислоты фенилаланин и тирозин. При дезаминировании фенилаланина и тирозина под воздействием фенилаланин–аммиак–лиазы и тирозин–аммиак–лиазы образуются транс–коричная и транс–гидроксикоричная кислоты – метаболические предшественники множества фенольных соединений. Воздействие на растения салата УФ излучения приводит к экспрессии генов фенилаланин–аммиак–лиазы и увеличению активности данного фермента [12]. Имеются данные, свидетельствующие о том, что синтез и накопление полифенолов могут существенно модулироваться величиной пула свободных ароматических аминокислот [13]. Содержание фенилаланина в листьях растений в контроле составляло 36, 46 и 82 мкг/г сухой массы, тирозина – 60, 49 и 86 мкг/г сухой массы для сортов Афицион, Барбадос и Скорород соответственно. Пул этих аминокислот в наземной биомассе экспонируемых к УФ растениях был ниже (рис. 3).

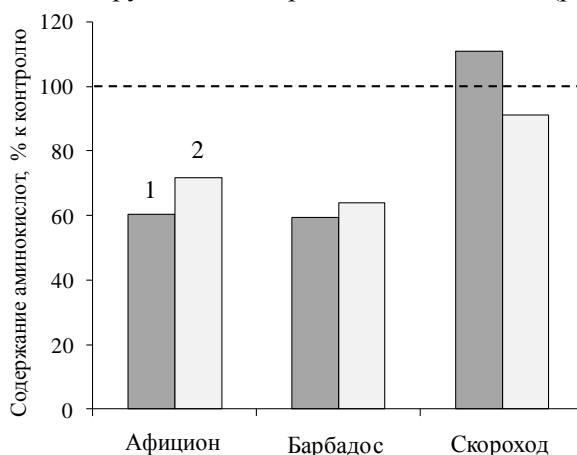


Рис. 3. Влияние УФ излучение на содержание ароматических аминокислот в листьях салата. 1 – фенилаланин; 2 – тирозин

Наиболее значительно, на 30–40%, содержание фенилаланина и тирозина снизилось у растений с. Афицион и с. Барбадос. Менее выраженный эффект наблюдали у растений с. Скороход, характеризующегося наибольшим содержанием фенольных соединений. Мы полагаем, что снижение содержания фенилаланина и тирозина является следствием вовлечения этих ароматических аминокислот в метаболизм фенольных соединений, проявляющих УФ–протекторную функцию.

Таким образом, в результате проведенной работы нами подобраны и экспериментально обоснованы доза УФ (А+Б) радиации и режим облучения растений ультрафиолетом, не оказывающие негативное влияние на урожайность и показатели товарного качества листового салата при его выращивании в условиях защищенного грунта. Установлено, что экспозиция растений салата к УФ излучению в суммарной дозе около 36 кДж/м² с преобладанием УФ–Б лучей, оказывает положительное влияние на накопление в надземной биомассе биологически активных веществ (каротиноидов, антоцианов и полифенолов), проявляющих антиоксидантную активность.

Включение в технологию культивирования листовых овощей досвечивания растений ультрафиолетом, содержащим УФ–Б лучи, является перспективным способом повышения пищевой ценности зеленой продукции, получаемой в защищенном грунте в зимнее время. Может служить примером решения проблем прецизионного растениеводства XXI века, основанного на широком использовании инновационных технологий.

Работа выполнена в рамках темы «Физиология и стресс–устойчивость фотосинтеза растений и пойкилогидрических фотоавтотрофов в условиях Севера» (№ НИОКТР АААА–А17–117033010038–7)

Библиографический список

1. Головки Т.К., Табаленкова Г.Н., Далькэ И.В., Захожий И.Г., Григорай Е.Е., Буткин А.В. Продукционный процесс и пищевая ценность зеленных культур защищенного грунта // Гавриш, 2010. №5. С. 32–35.
2. Головки Т.К., Табаленкова Г.Н., Захожий И.Г., Буткин А.В., Григорай Е.Е. Антиоксидантная активность и витаминная ценность зеленных культур защищенного грунта // Аграрный вестник Урала, 2010. № 9. С. 60–63.
3. Канаши Е.В., Осипов Ю.А. Диагностика физиологического состояния и устойчивости растений к действию неблагоприятных факторов среды (на примере УФ–радиации). Методические рекомендации. Спб, 2008. 35 с.
4. Меньщикова Е.Б., Ланкин В.З., Кандалинцева Н.В. Фенольные антиоксиданты в биологии и медицине / Lap Lambert Academic Publishing, 2012. 496 стр. [Электронный ресурс] URL: <http://biophenols.ru/wp/wp-content/uploads/2014/05/Phenolic-antioxidants-Menschikova-Lankin2012.pdf> (свободный).

5. Методика измерений массовой доли пигментов спектрофотометрическим методом (фиксация и экстракция диметилкетонем). Свидетельство об аттестации методики измерений № 88–17641–077–01.00076–2014.

6. Соловченко А.Е., Мерзляк М.Н. Экранирование видимого и УФ излучения как механизм фотозащиты у растений // Физиология растений, 2008. Т. 55. № 6. С. 803–822.

7. Caldwell C. R., Britz S. J. Effect of supplemental ultraviolet radiation on the carotenoid and chlorophyll composition of green house-grown leaf lettuce (*Lactuca sativa* L.) cultivars // Journal of Food Composition and Analysis, 2006. Vol. 19. Issue 6–7. P. 637–644.

8. Fedina I. S., Velitchkova M. Y. Physiological Responses of Higher Plants to UV–B Radiation. Climate Change and Crops, Environmental Science and Engineering/ S.N. Singh, ed. Springer–Verlag Berlin Heidelberg, 2009. P. 283–305.

9. Frohnmeyer H., Staiger D. Ultraviolet–B Radiation–Mediated Responses in Plants. Balancing Damage and Protection // Plant Physiology, 2003. Vol. 133, №. 4. P. 1420–1428.

10. Kumari R., Prasad M. N.V., Waloszek A., Strzalka K. Structural and functional aspects of photosynthetic apparatus under UV–B stress // Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology/ Golovko T.K. e.a., eds. Syktyvkar, 2014. P. 335–357.

11. Lee J., Durst R., Wrolstad R. Determination of total monomeric anthocyanin pigment content of fruit juices, beverages, natural colorants, and wines by the pH differential method: Collaborative Study // Journal of AOAC International, 2005. P. 1269–1278.

12. Lee M., Son J.E., Oha M. Growth and phenolic compounds of *Lactuca sativa* L. grown in a closed-type plant production system with UV–A, –B, or –C lamp // Journal of the Science of Food and Agriculture. 2014. Vol. 94. Issue 2. P. 197–204.

13. Manela N., Oliva M., Ovidia R., Sikron–Persi N., Ayenew B., Fait A., Galili G., Perl A., Weiss D., Oren–Shamir M. Phenylalanine and tyrosine levels are rate-limiting factors in production of health promoting metabolites in *Vitis vinifera* cv. Gamay Red cell suspension // Frontiers in Plant Science, 2015. Vol. 6. P. 538–551.

14. Nogues S., Allen D.J., Baker N.R. Potential effects of UV–B on photosynthesis and photosynthetic productivity of higher plants// Environmental UV Radiation: Impact on Ecosystems and Human Health and Predictive Models / Ghetti F.e.a., eds. Springer, 2006. P. 137–146.

15. Pyrzyńska K., Pekal A. Application of free radical diphenylpicrylhydrazyl (DPPH) to estimate the antioxidant capacity of food samples // Analytical Methods, Issue 17. P. 4288–4295.

16. Singleton V. L., Rossi J. A. Colorimetry of Total Phenolics with hosphomolybdc–Phosphotungstic Acid Reagents // American Journal of Enology and Viticulture, 1965. Vol. 16. Issue 3. P. 144–158.

17. Teramura A.H., Sullivan J.H. Effect of UV–B radiation on photosynthesis and growth of terrestrial plants // Photosynthesis Research, 1994. V. 39. P. 463–473.

18. Tsormpatsidis E., Henbest R.G.C. , Davis F.J., Battey N.H., Hadley P., Wagstaffe A. UV irradiance as a major influence on growth, development and secondary

products of commercial importance in Lollo Rosso lettuce 'Revolution' grown under polyethylene films // *Environmental and Experimental Botany*, 2008. Vol. 63. Issue . 1–3. P. 232–239.

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

20. *Watson R.R., Preedy V., Zibadi S.* Polyphenols in Human Health and Disease. / Academic Press. 2013. 1488 p. [Электронный ресурс] URL: <https://www.elsevier.com/books/polyphenols-in-human-health-and-disease/watson/978-0-12-398456-2> (ограниченный доступ).

REGULATION OF GREENHOUSE LETTUCE (*LACTUCA SATIVA* L.) METABOLISM BY TREATING PLANTS WITH UV RADIATION

I.G. ZAKHOZHIIY, R.V. MALYSHEV, O.V. DYMOVA,
G.N. TABALENKOVA, T.K. GOLOVKO

(Federal State Budgetary Scientific Institution – Institute of Biology of the Komi Scientific Centre, the Ural Branch of RAS)

*The authors have studied possible ways of increasing the biological value of lettuce under protected soil conditions by short-term UV radiation of the plants. The experiments have been carried out under greenhouse conditions using two lettuce cultivars (*Lactuca sativa* L.) with red leaves (the Barbados and Skorokhod cultivars) and green leaves (the Afitsion cultivar). It has been determined that the exposure of plants to UV radiation at a total dose of 35.9 kJ/m² (40% UV-A, 60% UV-B) have shown insignificant effect on the plants' height, the accumulation of top biomass, specific area of leaves and dry mass. The lettuce yield constituted 5.1, 5.3 u 4.5 kg/m² for the Barbados, Skorokhod and Afitsion cultivars in the control specimen, and 4.6, 5.4 u 4.1 kg/m² in the experiment specimen. The leaves of red lettuce exposed to additional UV radiation have had higher content of chlorophylls and carotenoids – by 15–25%, and featured lower accumulation of soluble carbohydrates as compared to the control specimen. The content of photosynthetic pigments and sugars in lettuce leaves of the Afitsion cultivar have proved to be the same in the control and experiment specimen. The exposure of plants to UV radiation has led to the activation of synthesis and accumulation of phenolic compounds; total content of polyphenols in lettuce leaves of the Afitsion, Barbados and Skorokhod cultivars has accounted for 10.9, 15.7 u 16.2 mg GAE/g DM that is by 18, 26 and 23% higher as compared with the control specimen. Red lettuce leaves exposed to UV effect have shown intensive accumulation of anthocyanins. The study results indicate that using supplementary exposure of plants to UV light with high proportion of UV-B radiation in the leaf vegetable growing process is one of the promising ways of increasing the nutritional quality of green crops grown under greenhouse conditions.*

Key words: *Lactuca sativa* L., protected soil, yield, photosynthetic pigments, anthocyanins, phenolic compounds, UV-A and UV-B radiation.

References

1. Golovko T.K., Tabalenkova G.N., Dalke I.V., Zakhozhiy I.G., Grigoray E.E., Butkin A.V. Produktsionnyy protsess i pishcheyaya tsennost zelenykh kultur zashchishchennogo grunta [Production process and nutritional value of green crops grown in protected soil] // Gavrish. 2010. No.5. P. 32–35.
2. Golovko T.K., Tabalenkova G.N., Dalke I.V., Zakhozhiy I.G., Grigoray E.E. Antioksidantnaya aktivnost i vitaminnaya tsennost zelenykh kultur zashchishchennogo grunta [Antioxidant activity and vitamin value of green crops grown in protected soil] // Agrarnyy vestnik Urala. 2010. No. 9. P. 60–63.
3. Kanash E.V., Osipov Yu.A. Diagnostika fiziologicheskogo sostoyaniya i ustoychivosti rasteniy k deystviyu neblagopriyatnykh faktorov sredey (na primere UF-radiatsii). Metodicheskiye rekomendatsii [Diagnosing the physiological state and resistance of plants to the action of adverse environmental factors (as exemplified by UV radiation). Guidelines]. SPb. 2008. 35 p.
4. Menschikova E.B., Lankin V.Z., Kandalintseva N.V. Fenolnyye antioksidanty v biologii i meditsine [Phenolic antioxidants in biology and medicine] / Lap Lambert Academic Publishing. 2012. 496 str. [Electronic resource] URL: <http://biophenols.ru/wp/wp-content/uploads/2014/05/Phenolic-antioxidants-Menschikova-Lankin2012.pdf>.
5. Metodika izmereniy massovoy doli pigmentov spektrofotometricheskim metodom (fiksatsiya i ekstraktsiya dimetilketonom) [Methodology for measuring the mass fraction of pigments by spectrophotometric method (fixation and extraction with dimethyl ketone)]. Certificate of the attestation of the measurement procedure No. 88–17641–077–01.00076–2014.
6. Solovchenko A.E., Merzlyak M.N. Ekranirovaniye vidimogo i UF izlucheniya kak mekhanizm fotozashchity u rasteniy [Screening of visible and UV radiation as a mechanism of photoprotection in plants] // Fiziologiya rasteniy. 2008. Vol. 55. No. 6. P. 803–822.
7. Caldwell C. R., Britz S. J. Effect of supplemental ultraviolet radiation on the carotenoid and chlorophyll composition of green house-grown leaf lettuce (*Lactuca sativa* L.) cultivars // Journal of Food Composition and Analysis, 2006. Vol. 19. Issue 6–7. P. 637–644.
8. Fedina I. S., Velitchkova M. Y. Physiological Responses of Higher Plants to UV-B Radiation. Climate Change and Crops, Environmental Science and Engineering/ S.N. Singh, ed. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2009. Pp. 283–305.
9. Frohnmeyer H., Staiger D. Ultraviolet-B Radiation-Mediated Responses in Plants. Balancing Damage and Protection // Plant Physiology, 2003. Vol. 133, No. 4. P. 1420–1428.
10. Kumari R., Prasad M. N.V., Waloszek A., Strzalka K. Structural and functional aspects of photosynthetic apparatus under UV-B stress // Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology/ Golovko T.K. e.a., eds. Syktyvkar, 2014. P. 335–357.
11. Lee J., Durst R., Wrolstad R. Determination of total monomeric anthocyanin pigment content of fruit juices, beverages, natural colorants, and wines by the pH

differential method: Collaborative Study // Journal of AOAC International, 2005. P. 1269–1278.

12. Lee M., Son J.E., Oha M. Growth and phenolic compounds of *Lactuca sativa* L. grown in a closed-type plant production system with UV–A, –B, or –C lamp // Journal of the Science of Food and Agriculture. 2014. Vol. 94. Issue 2. P. 197–204.

13. Manela N., Oliva M., Ovadia R., Sikron–Persi N., Ayenew B., Fait A., Galili G., Perl A., Weiss D., Oren–Shamir M. Phenylalanine and tyrosine levels are rate-limiting factors in production of health promoting metabolites in *Vitis vinifera* cv. Gamay Red cell suspension // Frontiers in Plant Science, 2015. Vol. 6. P. 538–551.

14. Nogues S., Allen D.J., Baker N.R. Potential effects of UV–B on photosynthesis and photosynthetic productivity of higher plants // Environmental UV Radiation: Impact on Ecosystems and Human Health and Predictive Models / Ghetti F.e.a., eds. Springer, 2006. P. 137–146.

15. Pyrzynska K., Pekal A. Application of free radical diphenylpicrylhydrazyl (DPPH) to estimate the antioxidant capacity of food samples // Analytical Methods, Issue 17. P. 4288–4295.

16. Singleton V. L., Rossi J. A. Colorimetry of Total Phenolics with hosphomolybdc–Phosphotungstic Acid Reagents // American Journal of Enology and Viticulture, 1965. Vol. 16. Issue 3. P. 144–158.

17. Teramura A.H., Sullivan J.H. Effect of UV–B radiation on photosynthesis and growth of terrestrial plants // Photosynthesis Research, 1994. Vol. 39. P. 463–473.

18. Tsormpatzidis E., Henbest R.G.C. , Davis F.J., Battey N.H., Hadley P., Wagstaffe A. UV irradiance as a major influence on growth, development and secondary products of commercial importance in Lollo Rosso lettuce ‘Revolution’ grown under polyethylene films // Environmental and Experimental Botany, 2008. Vol. 63. Issue . 1–3. P. 232–239.

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

20. Watson R.R., Preedy V., Zibadi S. Polyphenols in Human Health and Disease. / Academic Press. 2013. 1488 p. [Electronic resource] URL: <https://www.elsevier.com/books/polyphenols-in-human-health-and-disease/watson/978-0-12-398456-2>.

Захожий Илья Григорьевич – к. б. н., науч. сотр. Лаборатории экологической физиологии растений Института биологии Коми НЦ УрО РАН (167982, Россия, г. Сыктывкар, ГСП–2, ул. Коммунистическая, 28; тел.: (8212) 24–96–87, e-mail: zakhozhiy@ib.komisc.ru).

Малышев Руслан Владимирович – к. б. н., науч. сотр. Лаборатории экологической физиологии растений Института биологии Коми НЦ УрО РАН (167982, Россия, г. Сыктывкар, ГСП–2, ул. Коммунистическая, 28; тел.: (8212) 24–96–87, e-mail: malrus@ib.komisc.ru).

Дымова Ольга Васильевна – к. б. н., ст. науч. сотр. Лаборатории экологической физиологии растений Института биологии Коми НЦ УрО РАН

(167982, Россия, г. Сыктывкар, ГСП–2, ул. Коммунистическая, 28; тел.: (8212) 24–96–87, e-mail: dymovao@ib.komisc.ru).

Табаленкова Галина Николаевна – д. б. н., вед. науч. сотр. Лаборатории экологической физиологии растений Института биологии Коми НЦ УрО РАН (167982, Россия, г. Сыктывкар, ГСП–2, ул. Коммунистическая, 28; тел.: (8212) 24–96–87, e-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru).

Головко Тамара Константиновна – д. б. н., проф., зав. Лабораторией экологической физиологии растений Института биологии Коми НЦ УрО РАН (167982, Россия, г. Сыктывкар, ГСП–2, ул. Коммунистическая, 28; тел.: (8212) 24–96–87, e-mail: golovko@ib.komisc.ru).

Иуа G. Zakhozhiy – PhD (Bio), Researcher, the Laboratory of Ecological Plant Physiology, Institute of Biology, Komi Scientific Centre, the Ural Division, the Russian Academy of Science (167982, Russia, Syktyvkar, GSP – 2, Kommunisticheskaya Str., 28; e-mail: zakhozhiy@ib.komisc.ru).

Ruslan V. Malyshev – PhD (Bio), Researcher, the Laboratory of Ecological Plant Physiology, Institute of Biology, Komi Scientific Centre, the Ural Division, the Russian Academy of Science (167982, Russia, Syktyvkar, GSP – 2, Kommunisticheskaya Str., 28; e-mail: malyshev@ib.komisc.ru).

Olga V. Dymova – PhD (Bio), Senior Researcher, the Laboratory of Ecological Plant Physiology, Institute of Biology, Komi Scientific Centre, the Ural Division, the Russian Academy of Science (167982, Russia, Syktyvkar, GSP – 2, Kommunisticheskaya Str., 28; e-mail: dymovao@ib.komisc.ru).

Galina N. Tabalenkova – DSc (Bio), Key Researcher, the Laboratory of Ecological Plant Physiology, Institute of Biology, Komi Scientific Centre, the Ural Division, the Russian Academy of Science (167982, Russia, Syktyvkar, GSP – 2, Kommunisticheskaya Str., 28; e-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru).

Tamara K. Golovko – DSc (Bio), Professor, Head of the Laboratory of Ecological Plant Physiology, Institute of Biology, Komi Scientific Centre, the Ural Division, the Russian Academy of Science (167982, Russia, Syktyvkar, GSP – 2, Kommunisticheskaya Str., 28; e-mail: golovko@ib.komisc.ru).