

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 581.1

ИНТЕНСИВНОСТЬ ОСВЕЩЕНИЯ ВЛИЯЕТ НА СОСТАВ
ЖИРНЫХ КИСЛОТ СУММАРНЫХ ЛИПИДОВ ЛИСТЬЕВ
И КОРНЕЙ БАЗИЛИКА (*Ocimum basilicum* L.)

© 2023 г. Т. В. Иванова^а, *, А. С. Воронков^а

^а Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: itv_2006@mail

Поступила в редакцию 13.03.2023 г.

После доработки 23.03.2023 г.

Принята к публикации 26.03.2023 г.

Исследованы вегетативные органы базилика обыкновенного (*Ocimum basilicum* L.), выращенного в водной культуре при разных уровнях освещения (50, 100 и 150 мкмоль квантов ФАР/(м² с)) в течение 21 сут. В работе использовали популярный в агрокультуре сорт базилика “Фиолетовый бархат”, имеющий интенсивно окрашенные листья. Определяли биомассу, содержание воды и состав жирных кислот (ЖК) суммарных липидов в листьях и корнях растений и содержание малонового диальдегида и хлорофиллов (*a*, *b*) в надземной части растений. Показана чувствительность состава ЖК и морфофизиологических показателей (биомассы и содержания хлорофилла в листьях) растений *O. basilicum* к интенсивности освещения. Наибольший эффект вызывал режим интенсивности освещения 150 мкмоль/(м² с). Видовой состав ЖК *O. basilicum* при всех режимах освещения был шире в липидах корней, однако более выраженные изменения в качественном составе ЖК наблюдались в листьях. Фотозависимая регуляция компонентного состава ЖК *O. basilicum* проявлялась в увеличении доли ненасыщенных ЖК, особенно полиеновых, что приводило к повышению индекса ненасыщенности (ИН) этерифицированных ЖК липидов. Наибольшие показатели ИН получены при освещении 150 мкмоль/(м² с). При этом с увеличением интенсивности освещения происходило достоверное увеличение активности ω-3 и ω-9-десатураз, что свидетельствует в пользу их светозависимой активации. Таким образом, повышение интенсивности освещения до определенных величин прямо пропорционально влияет на физиологические показатели *O. basilicum*. Максимальные показатели продуктивного роста и реализация адаптационных механизмов зеленых и подземных частей растений базилика соответствуют освещению 150 мкмоль/(м² с).

Ключевые слова: *Ocimum basilicum*, адаптация, активность десатураз, жирные кислоты с очень длинной цепью, интенсивность освещения

DOI: 10.31857/S0015330323600249, **EDN:** WWYTNQ

ВВЕДЕНИЕ

Возрастающая потребность в натуральной пище способствует усовершенствованию различных искусственных систем для производства сельскохозяйственной продукции. С целью повышения эффективности необходима оптимизация и контроль всех условий выращивания культурных растений. Одним из главных факторов, контролирующих рост, морфогенез и сроки достижения отдельных этапов развития растений, является свет — его качество, интенсивность и длительность облучения. Выращивание растений в закрытом грунте с использованием различных технологий возделывания позволяет влиять на метаболизм растений и регулировать его для получения необходимых характеристик. Повышение эффективности выращивания растений в светокультуре во многом

связано с внедрением прогрессивных технологий, предусматривающих, в частности, оптимизацию светового режима, позволяющего регулировать метаболизм с помощью различного состава и интенсивности света. В качестве освещения широко используют современные источники света на основе светодиодов, люминесцентные, натриевые, ртутные, индукционные лампы с высоким световым потоком в необходимой для растений синей и красной областях спектра [1, 2]. Однако, в тепличных хозяйствах по-прежнему широко применяются хорошо зарекомендовавшие себя и дешевые люминесцентные лампы. Адаптация к световому режиму затрагивает различные уровни организации растения, в первую очередь — пигментный комплекс и образующие его структуры, которые обеспечивают поглоще-

ние и превращение энергии [3, 4]. При оптимальном освещении активируются ростовые процессы, увеличивается биомасса и пищевая ценность растительной продукции. В зависимости от интенсивности, инсоляция может быть для растения как благоприятным фактором, увеличивающим продуктивность растения в целом, так и неблагоприятным — обладающим повреждающим эффектом. Свет высокой интенсивности является основным стрессовым фактором, который отрицательно влияет на функцию фотосинтетического аппарата [5]. В тепличных хозяйствах используют освещение люминесцентными лампами относительно низкой интенсивности (50–200 мкмоль квантов ФАР/(м² с)). Известно, что в формировании устойчивости растений к различным биотическим и абиотическим факторам среды важная роль принадлежит липидам [6]. Адаптация организма растения в значительной степени обусловлена стабильностью липидных компонентов клеточных мембран. Способность клеток растений формировать и поддерживать необходимую текучесть мембран при выращивании в условиях разной освещенности является необходимой составляющей устойчивости растения в целом.

Структура и функции мембран во многом определяются составом жирных кислот (ЖК) липидов. Изменение состава ЖК липидов высших растений связывают с изменениями физических свойств биологических мембран, поддержанием их жидкокристаллического состояния, активностью мембранных ферментов и, в итоге, с ростом и развитием растений. Одним из механизмов адаптивного ответа растений на абиотические стрессовые факторы является модуляция ЖК-состава мембранных липидов. Исследования подобных изменений в составе суммарных липидов вегетативных частей растений позволяют определить границы воздействия внешних факторов, таких как световой режим, дающих максимальный экономический эффект и не приводящих к повреждению клеток растений.

Одной из популярных культур, которую выращивают в открытом и закрытом грунте, является базилик — *Ocimum basilicum* L. [7]. К главным полезным потребительским свойствам базилика можно отнести образование в его биомассе эфирных масел. Также базилик — удобное экспериментальное растение для исследования процессов приспособляемости организма к изменяющимся условиям среды. Выбор объекта нашего исследования связан с особой пластичностью данного растения, быстро реагирующего на изменение интенсивности и спектрального состава света [2, 3]. Лучше всего изучен ЖК состав липидов семян *O. basilicum* [8, 9], в то время как наиболее интересные органы с точки зрения адапционных реакций целого растения — листья и корни — исследованы слабо. Представляет интерес изучение действия интенсивности света на ЖК мембранных липидов

при одновременном сопоставлении его с ростовыми и фотосинтетическими характеристиками растений. Тем не менее, данных о действии современных источников облучения на рост и развитие, активность фотосинтетического аппарата и адаптационные возможности растений и, в конечном итоге, на урожайность, все еще недостаточно.

Цель работы — сравнительное изучение разных режимов интенсивности (50, 100 и 150 мкмоль/(м² с)) освещения люминесцентными лампами на ЖК-состав суммарных липидов, морфофизиологические параметры (биомасса, сухое вещество), реакцию фотосинтетического аппарата (содержание хлорофиллов *a* и *b*) и показателя окислительно-восстановительного гомеостаза (количество малонового диальдегида) вегетативных органов (листьев и корней) базилика обыкновенного (*O. basilicum*) сорта “Фиолетовый бархат”, выращенного в водной культуре.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования. В качестве объекта исследования было использовано растение *O. basilicum* L. — однолетнее лекарственное пряно-ароматическое растение из семейства Яснотковые (*Lamiaceae*) сорта “Фиолетовый бархат” (агрофирма “Седек”). Семена высевали в контейнеры с влажным перлитом и при появлении всходов добавляли разбавленную (0.5 нормы) питательную среду Hoagland [10]. На фазе второй пары настоящих листьев проростки *O. basilicum* переносили в сосуды с питательной средой Hoagland с модификациями (10 мМ KNO₃, 7.4 мМ KH₂PO₄, 4.1 мМ MgSO₄ · 7H₂O, 4.2 мМ Ca(NO₃)₂ · 4H₂O, 1.77 мМ MnSO₄ · 5H₂O, 8.87 мМ H₃BO₃, 1.0 мМ ZnSO₄ · 7H₂O, 0.32 мМ CuSO₄ · 5H₂O, 0.026 мМ (NH₄)₆Mo₇O₂ · 4H₂O, 28.7 мМ FeSO₄ · 7H₂O; pH 6.5 ± 0.2) и выращивали две недели в камере фитотрона в условиях 12-часового фотопериода и освещения люминесцентными лампами L36W/765 (“Philips”, Польша) при интенсивности света — 50 мкмоль/(м² с), температуре воздуха 22 ± 3°C и относительной влажности воздуха 65 ± 5%. Спектр излучения люминесцентных ламп был измерен на спектрометре USB2000 (“OceanOptics”, США) и имел два максимума — в синей (445 нм) и красной (583 нм) областях. Интенсивность освещения люминесцентных ламп измеряли люксметром Li-250A (“Li-COR”, США). Питательную среду в сосудах меняли каждые 5–6 сут. По окончании срока выращивания часть *O. basilicum* фиксировали как исходные (контроль). Далее растения разделили на три группы и поместили в условия различной интенсивности освещения (50 мкмоль/(м² с), 100 мкмоль/(м² с) и 150 мкмоль/(м² с)) и продолжали выращивать в течение 21 сут.

Определение морфофизиологических и некоторых биохимических параметров. Биомассу листьев *O. basilicum* определяли гравиметрическим методом с точностью до 0.01 мг (Scout STX “ОНАУС”, США). Для определения количества сухого вещества навески листьев и корней *O. basilicum* помещали в нумерованные бюксы и держали в сушильном шкафу при температуре 70°C до достижения постоянной массы.

Содержание хлорофиллов (*a*, *b*) определяли по методу Lichtenthaler [11]. Для этого проводили экстракцию пигментов 80% ацетоном в 3–4-кратной повторности до полного обесцвечивания образцов при +4°C. Определение оптической плотности экстрактов вели при длинах волн 470, 648 и 663 нм на спектрофотометре Genesys 10 uv (“Thermo Fisher Scientific”, США).

Содержание малонового диальдегида (МДА) определяли, используя метод Heath и Packer [12], который основывается на формировании окрашенного комплекса МДА с тиобарбитуровой кислотой при нагревании. Концентрацию продуктов реакции определяли спектрофотометрически при измерении оптической плотности на спектрофотометре Genesys 10 uv (“Thermo Fisher Scientific”, США) при длинах волн 532 нм и 600 нм. В качестве стандарта использовали раствор 1,1,3,3-tetramethoxypropane (108383 “Sigma”, Германия) в деионизированной воде.

Определение состава ЖК суммарных липидов. ЖК-состав липидов *O. basilicum* исследовали отдельно для листьев и корней. Пробы фиксировали в кипящем изопропанол, содержащем 0.001% ионола (butylated hydroxytoluene 34750 “Sigma-Aldrich”, Германия) в качестве антиоксиданта в течение 30 мин (предварительно смыв хлороформом поверхностные воска). Для анализа использовали средние листья с черешками без стеблей и корни целиком. Растительный материал механически гомогенизировали в ступке и полностью экстрагировали суммарные липиды с использованием хлороформа и метанола в двух системах — нейтральной и кислой [13]. Экстракт доводили до объема 200 мл в мерной колбе и добавляли аммиак до нейтральной реакции. Далее аликвоту экстракта суммарных липидов подвергали щелочному гидролизу в 4% этанольном растворе NaOH, неомыляемые вещества отделяли гексаном методом декантации и более в работе не использовали. После омыления раствор доводили до кислой реакции, ЖК экстрагировали гексаном и конвертировали в метиловые эфиры ЖК (МЭЖК) кипячением с обратным холодильником с использованием метанола и ацетилхлорида. МЭЖК выделяли гексаном, выпаривали на ротационном испарителе и добавляли минимальный объем растворителя. Для получения чистых МЭЖК использовали фракционирование методом препаративной ТСХ на промытых

ацетоном с метанолом (1 : 1) пластинах 150 × 150 мм (“Силуфол”, Чехия) в системе гексан : диэтиловый эфир : уксусная кислота — 8 : 2 : 0.1 до верха пластинок в закрытой стеклянной камере. Зону чистых МЭЖК обнаруживали в УФ-свете при длине волны 365 нм на пластине с 0.001% водно-спиртовом растворе дихлорфлуоресцеина, нанесенном дисперсным путем. Обнаруженные МЭЖК переносили с пластины на стеклянный фильтр и экстрагировали чистым хлороформом, который далее замещали гексаном [14].

Идентификацию и количественное определение МЭЖК проводили методом ГЖХ-МС [15] на приборе Agilent 7890FGC (“Agilent Technologies Inc.”, США) с 60-метровой капиллярной колонкой с внутренним диаметром 0.25 мм. Условия разделения МЭЖК: давление газа-носителя (гелия) в инжекторе — 191 кПа; рабочее давление газа в колонке — 245 кПа; расход газа — 1 мл/мин; линейная скорость газа-носителя в колонке — 18 см/с; объем раствора образца — 1 мкл (около 10 мкг МЭЖК); делитель потока — 1 : 5, температура испарителя 260°C. Программа градиента температуры колонки: от 130 до 170°C со скоростью 6.5°C/мин, от 170 до 215°C со скоростью 2.75°C/мин, выдержка при 215°C в течение 25 мин, от 215 до 240°C со скоростью 40°C/мин и выдержка при 240°C в течение 50 мин. Рабочая температура МС-детектора — 240°C. Для идентификации индивидуальных видов МЭЖК и расчета их количественного содержания в смесях использовали расширенный пакет встроенных рабочих программ MSD ChemStation с библиотекой спектров NIST [16].

Индекс ненасыщенности (ИН), характеризующий относительное содержание ненасыщенных ЖК в общем составе всех этерифицированных ЖК, вычисляли по формуле $ИН = \sum P_i e_i / 100$, где P_i — содержание P_i -ой ЖК (%), e_i — число двойных связей в i -той ЖК [13]. Активность десатураз оценивали как стеароил- (СДО), олеоил- (ОДО) и линолеилдесатуразные (ЛДО) отношения, рассчитанные, как описано ранее [15].

Данные получены в трех биологических и 3–5 аналитических повторностях. Представленные в таблицах и на графиках данные отображают средние арифметические значения и их стандартные отклонения. В качестве статистической обработки данных использовали однофакторный дисперсионный анализ. Разными буквами указаны достоверно отличающиеся величины при $P < 0.05$ (тест Тьюки).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биомасса и сухое вещество *O. basilicum*. Обнаружено, что растения *O. basilicum*, культивируемые в течение 21 сут на интенсивности света 50 и

Таблица 1. Влияние различной интенсивности освещения на морфофизиологические и некоторые биохимические параметры контрольных и опытных растений *O. basilicum* L.

Параметры	Контроль	Экспозиция 21 сут		
		50 мкмоль/(м ² с)	100 мкмоль/(м ² с)	150 мкмоль/(м ² с)
Надземные части				
Сырая масса, г	1.62 ± 0.29 ^c	6.07 ± 1.25 ^b	7.38 ± 0.96 ^b	9.38 ± 0.93 ^a
Сухое вещество в листьях, %	6.65 ± 0.29 ^b	6.78 ± 0.31 ^b	7.51 ± 0.28 ^a	7.57 ± 0.34 ^a
МДА, нмоль/г сырой массы	8.01 ± 0.33 ^c	9.34 ± 0.31 ^c	13.08 ± 0.62 ^b	24.21 ± 1.56 ^a
Отношение хлорофиллов, <i>a/b</i>	2.92 ± 0.06 ^c	3.14 ± 0.07 ^b	3.37 ± 0.05 ^b	3.47 ± 0.02 ^a
Корни				
Сырая масса, г	0.45 ± 0.09 ^d	1.73 ± 0.43 ^c	2.29 ± 0.38 ^b	3.32 ± 0.34 ^a
Содержание сухих веществ, %	6.54 ± 0.49 ^b	9.81 ± 0.42 ^a	8.81 ± 1.21 ^a	8.97 ± 0.44 ^a

Примечание. Разными буквами указаны достоверно отличающиеся величины при $P < 0.05$.

100 мкмоль/(м² с), характеризовались более низкими значениями биомассы, которая достоверно увеличивалась у растений, выращенных при интенсивности света 150 мкмоль/(м² с) (табл. 1). При всех вариантах освещения растения *O. basilicum* показали увеличение сырой массы листьев и корней по сравнению с контрольным в ≈ 4 раза. Аналогичная картина наблюдалась и для корней — их масса увеличилась в 5.1 и 7.4 раз на интенсивности освещения 100 и 150 мкмоль/(м² с) соответственно. В итоге, биомасса листьев и корней, фотоиндуцированных светом 150 мкмоль/(м² с) в 1.5 и в 1.9 раз, соответственно, оказалась выше, чем растения такого же возраста, но выращенные при 50 мкмоль/(м² с). Содержание сухого вещества вегетативных органов было достоверно выше при интенсивности освещения 100 и 150 мкмоль/(м² с). Можно заключить, что для большего накопления биомассы растений базилика наиболее благоприятным из изученных является режим интенсивности освещения 150 мкмоль/(м² с).

Содержание хлорофиллов *a* и *b* в листьях *O. basilicum* L. Содержание хлорофилла *a* было значительно выше, чем хлорофилла *b*, во всех вариантах интенсивности освещения (рис. 1). Только трехкратное увеличение интенсивности света (относительно 50 мкмоль/(м² с)) способствовало достоверному увеличению содержания суммы хлорофиллов *a* и *b* в опытных растениях (рис. 1). За 21 сутки экспозиции эти показатели повысились по отношению к контрольным значениям в среднем в ≈ 1.2 (при интенсивности света 50 и 100 мкмоль/(м² с)) и 1.58 раза — 150 мкмоль/(м² с). Наиболее значительное повышение содержания хлорофилла *a* в листьях базилика наблюдали в условиях интенсивности света 150 мкмоль/(м² с), о чем свидетельствует и величина отношения хлорофиллов *a/b* (табл. 1).

Содержание МДА в листьях базилика. При инкубации растений на свету разной интенсивности количество МДА увеличивалось прямо пропорционально этому показателю. Контрольные и опытные растения, выращенные при интенсивности освещения 50 мкмоль/(м² с), достоверно не отличались по содержанию МДА (табл. 1). Максимальные значения концентрации МДА зарегистрированы при культивировании растений при 150 мкмоль/(м² с).

Состав и содержание жирных кислот суммарных липидов в корнях и листьях *O. basilicum*. Суммарные липиды листьев контрольных растений были представлены 16 видами индивидуальных C₁₂₋₂₀

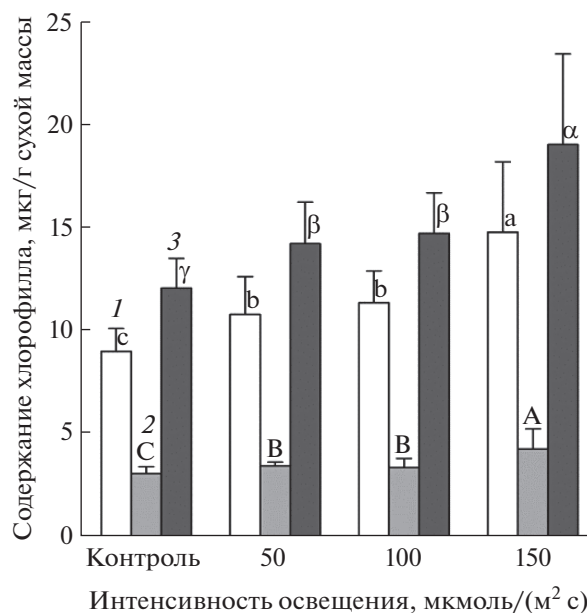


Рис. 1. Содержание хлорофиллов *a* (1), *b* (2) и их сумма (3) в листьях *O. basilicum* L., выращенного при разной интенсивности освещения. Разными буквами отмечены достоверные отличия при $P < 0.05$.

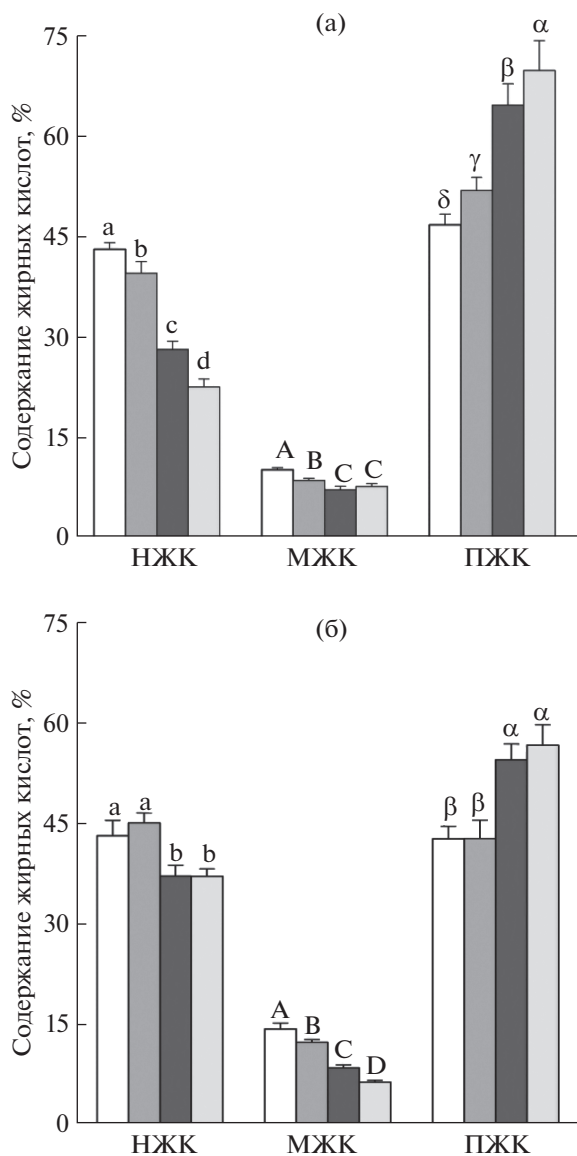


Рис. 2. Содержание насыщенных и ненасыщенных жирных кислот суммарных липидов в листьях (а) и корнях (б) *O. basilicum* L., выращенного при разной интенсивности освещения. 1 – контроль, 2 – 50 мкмоль/(м² с), 3 – 100 мкмоль/(м² с), 4 – 150 мкмоль/(м² с). Разными буквами отмечены достоверные отличия при $P < 0.05$.

ЖК. Главными были пальмитиновая (16:0), линолевая (9,12-18:2) и α-линоленовая (9,12,15-18:3) ЖК (табл. 2), относительное содержание которых в сумме составляло более 80% от общего количества всех ЖК. Необходимо также отметить пальмитолеиновую (9-16:1), стеариновую (18:0), олеиновую (9-18:1) и *цис*-вакценовую кислоты (11-18:1), которые относятся к минорным, т.к. доля каждой из вышеперечисленных была от ≈1 до 5% от общего количества всех ЖК. Остальные ЖК были найдены в количестве менее 1%.

Суммарные липиды корней контрольных растений *O. basilicum* были представлены 18 видами

индивидуальных C₁₂₋₂₄ ЖК. Главными, как и в липидах листьев, были 16:0, 9,12-18:2, 9,12,15-18:3 (табл. 2), в сумме дающие немногим менее 70% от общего количества всех ЖК. Минорные 18:0, 9-18:1 и 11-18:1 в липидах корней *O. basilicum* содержались в количестве от ≈5 до 10% от общего количества всех ЖК. Также следует отметить пентадекановую (15:0) и арахидоновую (20:0) ЖК, доля которых в суммарных липидах корней была 1.31 и 2.97%, соответственно. Остальные индивидуальные ЖК были найдены в количестве, которое не превышало 1% от всех ЖК.

Условия различной интенсивности освещения (50 мкмоль/(м² с), 100 мкмоль/(м² с) и 150 мкмоль/(м² с)) привели к некоторым изменениям качественного состава ЖК суммарных липидов листьев *O. basilicum*. Так, растения, которые выращивали 21 день при интенсивности освещения 50 мкмоль/(м² с), достоверно отличались от контрольных только увеличением доли миристиновой (14:0), *цис*-гексадеценовой (7-16:1) и 20:0 ЖК (табл. 2), доля остальных ЖК оставалась неизменной. Липиды листьев *O. basilicum*, росшего при интенсивности освещения 100 мкмоль/(м² с), показали снижение количества индивидуальных видов ЖК до 12, достоверное уменьшение доли лауриновой (12:0), 14:0, 15:0. 16:0, 7-16:1, 20:0 и увеличение 9,12,15-18:3 ЖК относительно контроля (табл. 2). Суммарные липиды листьев *O. basilicum*, подвергавшегося интенсивности освещения 150 мкмоль/(м² с), имели в составе 15 индивидуальных видов ЖК, достоверное увеличение 9,12,15-18:3, 20:0 и эйкозадиеновой (11,14-20:2) ЖК, а также уменьшение доли 12:0, 14:0, 15:0. 16:0, 7-16:1, 18:0 относительно контроля (табл. 2). Таким образом, мы видим, что с увеличением интенсивности освещения в липидах листьев *O. basilicum* уменьшается доля отдельных насыщенных (НЖК) и совсем немного мононенасыщенных ЖК (МЖК), а также сильно увеличивается количество полиненасыщенных ЖК (ПЖК) (рис. 2а), а также происходит изменение качественного состава ЖК суммарных липидов (табл. 2).

Различная интенсивность освещения привела также к изменениям в составе ЖК липидов корней *O. basilicum*. При интенсивности освещения 50 мкмоль/(м² с) изменения коснулись лишь минорных ЖК. Так, достоверно уменьшалось содержание 15:0 и увеличивалось содержание бегеновой (22:0) ЖК относительно контроля (табл. 2). Рост *O. basilicum* при интенсивности освещения 100 мкмоль/(м² с) достоверно увеличил количество 12:0, 9,12-18:2, а также уменьшил долю 14:0, 15:0 и нонадекановой (19:0) ЖК. Интенсивность освещения 150 мкмоль/(м² с) в течение 21 дня достоверно увеличила количество только 9,12-18:2 при достоверном уменьшении 14:0, 15:0, 18:0, 9-18:1 и 20:0 относительно контроля в липидах корней

Таблица 2. Состав и содержание этерифицированных жирных кислот липидов листьев и корней *O. basilicum* L., выращенных при разной интенсивности освещения, % от суммы МЭЖК

Жирные кислоты	Листья				Корни			
	контроль	50 мкмоль/(м ² с)	100 мкмоль/(м ² с)	150 мкмоль/(м ² с)	контроль	50 мкмоль/(м ² с)	100 мкмоль/(м ² с)	150 мкмоль/(м ² с)
12:0	0.18 ± 0.02 ^a	0.19 ± 0.03 ^a	0.13 ± 0.02 ^b	0.07 ± 0.03 ^b	0.15 ± 0.04 ^B	0.16 ± 0.04 ^B	0.32 ± 0.08 ^A	0.19 ± 0.03 ^B
14:0	0.39 ± 0.10 ^b	0.59 ± 0.09 ^a	0.12 ± 0.04 ^c	0.14 ± 0.01 ^c	1.02 ± 0.11 ^A	1.28 ± 0.15 ^A	0.39 ± 0.01 ^B	0.38 ± 0.03 ^B
15:0	0.32 ± 0.08 ^a	0.39 ± 0.09 ^a	0.14 ± 0.02 ^b	0.17 ± 0.01 ^b	1.31 ± 0.06 ^A	0.91 ± 0.05 ^B	0.45 ± 0.01 ^C	0.49 ± 0.04 ^C
16:0	36.56 ± 2.61 ^a	32.93 ± 3.35 ^a	24.22 ± 2.19 ^b	18.37 ± 0.07 ^c	26.84 ± 4.81 ^A	27.24 ± 4.54 ^A	25.64 ± 0.56 ^A	28.54 ± 4.20 ^A
7-16:1	0.31 ± 0.02 ^b	0.37 ± 0.03 ^a	0.26 ± 0.03 ^c	0.31 ± 0.01 ^b	0.36 ± 0.14 ^A	0.32 ± 0.18 ^A	0.22 ± 0.06 ^A	0.36 ± 0.19 ^A
9-16:1	3.55 ± 0.61 ^a	3.19 ± 0.91 ^a	3.36 ± 0.72 ^a	3.23 ± 0.04 ^a	0.21 ± 0.07 ^A	0.19 ± 0.08 ^A	0.17 ± 0.02 ^A	0.24 ± 0.06 ^A
7,10-16:2	0.04 ± 0.01 ^a	0.04 ± 0.02 ^a	—	0.03 ± 0.01 ^a	—	—	—	—
10-17:1	0.04 ± 0.03 ^a	0.05 ± 0.03 ^a	—	—	—	—	—	0.06 ± 0.03
18:0	4.72 ± 0.63 ^a	3.92 ± 0.79 ^a	3.29 ± 0.28 ^a	2.66 ± 0.05 ^b	9.88 ± 2.46 ^B	10.58 ± 2.74 ^A	6.74 ± 1.34 ^{BC}	5.05 ± 1.35 ^C
7-18:1	0.45 ± 0.10 ^a	0.35 ± 0.10 ^a	—	—	—	—	—	—
9-18:1	4.35 ± 0.42 ^a	3.35 ± 0.67 ^a	3.53 ± 0.47 ^a	4.08 ± 0.78 ^a	8.29 ± 1.83 ^A	7.59 ± 1.48 ^A	7.96 ± 0.27 ^A	5.48 ± 0.59 ^B
11-18:1	1.43 ± 0.41 ^a	1.23 ± 0.60 ^a	—	—	5.28 ± 1.06 ^A	4.05 ± 0.26 ^A	—	—
9,12-18:2	12.02 ± 1.86 ^a	11.92 ± 2.46 ^a	13.22 ± 0.43 ^a	13.54 ± 0.16 ^a	21.02 ± 4.19 ^B	20.22 ± 3.61 ^B	36.52 ± 4.64 ^A	33.28 ± 3.19 ^A
9,12,15-18:3	34.68 ± 2.83 ^b	39.92 ± 3.92 ^b	51.44 ± 2.86 ^a	56.21 ± 3.39 ^a	21.64 ± 3.77 ^A	22.49 ± 2.81 ^A	17.95 ± 2.37 ^A	23.37 ± 2.41 ^A
19:0	—	—	—	—	0.70 ± 0.25 ^A	0.67 ± 0.38 ^{AB}	0.38 ± 0.11 ^B	—
20:0	0.93 ± 0.45 ^c	1.53 ± 0.35 ^a	0.25 ± 0.15 ^d	1.12 ± 0.05 ^b	2.97 ± 0.48 ^{AB}	3.83 ± 0.57 ^A	2.30 ± 0.21 ^B	1.58 ± 0.13 ^C
11-20:1	—	—	—	—	0.09 ± 0.03 ^A	0.10 ± 0.06 ^A	0.10 ± 0.05 ^A	0.15 ± 0.08 ^A
11,14-20:2	0.03 ± 0.02 ^b	0.03 ± 0.02 ^b	0.04 ± 0.03 ^{ab}	0.07 ± 0.01 ^a	—	—	—	—
21:0	—	—	—	—	0.07 ± 0.01 ^A	0.10 ± 0.02 ^A	0.07 ± 0.02 ^A	0.08 ± 0.03 ^A
22:0	—	—	—	—	0.10 ± 0.02 ^B	0.17 ± 0.04 ^A	0.11 ± 0.04 ^{AB}	0.09 ± 0.02 ^B
23:0	—	—	—	—	0.02 ± 0.01 ^A	0.03 ± 0.01 ^A	0.03 ± 0.02 ^A	0.04 ± 0.01 ^A
24:0	—	—	—	—	0.05 ± 0.02 ^A	0.07 ± 0.02 ^A	0.65 ± 0.04 ^A	0.62 ± 0.21 ^A
ΣЖКОДЦ	0.96 ± 0.10 ^b	1.55 ± 0.25 ^a	0.29 ± 0.35 ^c	1.19 ± 0.12 ^b	3.30 ± 0.29 ^B	4.36 ± 0.41 ^A	3.29 ± 0.32 ^B	2.56 ± 0.38 ^C

Примечание. Разными буквами указаны достоверно отличающиеся величины при $P < 0.05$.

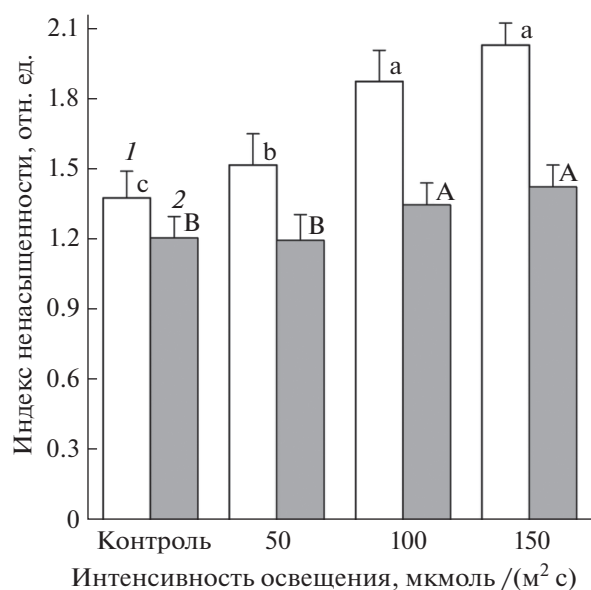


Рис. 3. Индекс ненасыщенности суммарных липидов листьев (1) и корней (2) *O. basilicum* L., выращенного при разной интенсивности освещения. Разными латинскими буквами отмечены достоверные отличия при $P < 0.05$.

O. basilicum. Из вышесказанного видно, что рост *O. basilicum* при различной интенсивности освещения несущественно изменил количественные соотношения между ЖК липидов корней, затронув, в основном, минорные НЖК, а наибольшие изменения зарегистрированы у МЖК и ПЖК (рис. 26).

Изменения в качественном и количественном составе ЖК наглядно демонстрируют интегральный показатель — индекс ненасыщенности (ИН) (рис. 3). Так, ИН липидов листьев *O. basilicum* был достоверно выше при интенсивности освещения 100 и 150 мкмоль/(м² с), чем при интенсивности освещения 50 мкмоль/(м² с) (рис. 3). Похожую тенденцию можно увидеть и у ИН липидов корней *O. basilicum*.

Активность десатураз в корнях и листьях *O. basilicum*. Потребность в адаптации растения к повышенным уровням инсоляции вызывает изменение состояния клеточных мембран, благодаря чему клетки листьев поддерживают необходимые параметры текучести своих мембран. Изменение степени ненасыщенности происходит за счет участия ферментов. Исследовано изменение активности ω-3, ω-6 и ω-9-десатураз, которые осуществляют реакции десатурации ЖК в положениях 3, 6 и 9, соответственно. Об их интенсивности можно судить по коэффициентам стеарил-десатуразного (СДО), олеил-десатуразного (ОДО) и линолеил-десатуразного (ЛДО) отношений (табл. 3). Значения ОДО более высокие, чем СДО, и в целом имеет близкие величины как для листьев, так и для корней *O. basilicum*. Сравнение значений ОДО и ЛДО в листьях показывает, что ω-6-ацил-липидная десатураза катализирует введение второй двойной связи в 9-18:1 интенсивнее, чем ω-3-ацил-липидная десатураза — введение третьей двойной связи в 9,12,15-18:3 (табл. 3). Причем, увеличение интенсивности света приводит к достоверному увеличению значений СДО и ЛДО, что позволяет свидетельствовать в пользу светозависимой активации десатураз (табл. 3). Для корней *O. basilicum* максимальные значения ЛДО обнаружены при освещенности 50 мкмоль/(м² с), активность остальных десатураз в зависимости от интенсивности освещения меняется аналогично их активности в листьях.

ОБСУЖДЕНИЕ

Высокое содержание биологически активных соединений большинства пряно-ароматических растений, в том числе и базилика, определило их значение не только как источник вкусовых добавок, но и как лечебно-физиологических активаторов, действующих на гормональном уровне регуляции нервной и пищеварительной системы человека. В культуре возделывается несколько видов

Таблица 3. Зависимость активности десатураз (по показателям СДО, ОДО и ЛДО) *O. basilicum* L., выращенного при различной интенсивности освещения

Десатуразное отношение	Листья				Корни			
	контроль	50 мкмоль/(м² с)	100 мкмоль/(м² с)	150 мкмоль/(м² с)	контроль	50 мкмоль/(м² с)	100 мкмоль/(м² с)	150 мкмоль/(м² с)
СДО	0.48 ± 0.03 ^{bc}	0.46 ± 0.02 ^c	0.52 ± 0.02 ^b	0.61 ± 0.03 ^a	0.46 ± 0.02 ^B	0.42 ± 0.02 ^C	0.54 ± 0.02 ^A	0.52 ± 0.01 ^A
ОДО	0.92 ± 0.04 ^a	0.94 ± 0.04 ^a	0.95 ± 0.04 ^a	0.95 ± 0.04 ^a	0.84 ± 0.03 ^B	0.85 ± 0.04 ^B	0.87 ± 0.03 ^{AB}	0.91 ± 0.03 ^A
ЛДО	0.74 ± 0.03 ^b	0.77 ± 0.02 ^{ab}	0.80 ± 0.03 ^{ab}	0.81 ± 0.03 ^a	0.51 ± 0.02 ^A	0.53 ± 0.03 ^A	0.33 ± 0.01 ^C	0.41 ± 0.02 ^B

Примечание. Разными буквами указаны достоверно отличающиеся величины при $P < 0.05$.

базилика (*Ocimum L.*) среди которых наибольшее распространение получил базилик обыкновенный (*O. basilicum*). Базилик любит солнечные теплые участки, поэтому для круглогодичного получения стабильного урожая в нашем климате эту зеленую овощную культуру выращивают, в основном, в закрытом грунте. Повышение эффективности производства этой светолубивой культуры во многом связано с внедрением прогрессивных технологий, предусматривающих, в частности, оптимизацию светового режима. Высокая биологическая и энергетическая эффективность источников искусственного света в конечном счете определяют экономический эффект светокультуры растений и возможность более широкого ее использования в тепличных хозяйствах [17]. Кроме того, будучи быстрорастущим и обладая высокой экологической пластичностью, *O. basilicum* является удобным модельным объектом для изучения физиолого-биохимических механизмов ответа на воздействия физических факторов среды.

При определении биологической эффективности источника искусственного света в качестве основных критериев оценки берется показатель интенсивности фотосинтеза и скорости роста — основные физиологические процессы, определяющие продуктивность растений. Фотосинтез и рост — два основных процесса жизнедеятельности растений, от сбалансированности которых зависит конечный урожай растений. Очень важным представляется установление верхнего предела интенсивностей света, обеспечивающего наиболее благоприятное протекание физиологических процессов. В адаптации растений к кратковременным и длительным изменениям инсоляции участвуют разные механизмы. Продолжительное действие слабого или интенсивного света приводит к формированию новых фотосинтезирующих структур, влияет на анатомо-морфологические показатели листа, содержание и состав пигментов, количество хлорофиллов и светособирающих пигмент-белковых комплексов. Свет высокой интенсивности является основным стрессовым фактором, который отрицательно влияет на функцию фотосинтетического аппарата. В условиях светового стресса, когда чрезмерно поглощенная световая энергия не может быть использована в фотохимических реакциях, возникает фотоингибирование, сопровождающееся снижением интенсивности фотосинтеза, образованием активных форм кислорода (АФК), фотоокислением пигментов и разрушением структуры хлоропластов [18]. Если интенсивность света слишком высока, это приводит к повышенному содержанию АФК, которое, помимо повреждающего действия, может выполнять и сигнальную функцию, запуская механизмы регуляции обменных процессов [5].

В нашей работе, прежде всего, важно было проследить связь различных режимов освещенности с

изменениями содержания биомассы, сухого вещества фотосинтетических показателей *O. basilicum*, а также со стресс-устойчивостью растений (содержание МДА) при длительном выращивании на люминесцентном свете (табл. 1). *O. basilicum*, выросший при интенсивностях 50, 100 и 150 мкмоль/(м² с), имел прирост биомассы листьев и корней в 4–6 и в 4–7 раз, соответственно, по сравнению с контрольными. Полученные данные хорошо согласуются с литературными, где показан прирост биомассы за аналогичное время в среднем в 4–11 раз [5]. Растения постоянно адаптируют свой рост и физиологию к вариативным условиям окружающей среды [19]. Свет модулирует рост растений и адаптацию к физическим воздействиям среды на протяжении всего его развития [20]. Улучшение светового режима повышало накопление биомассы и пищевую ценность многих зеленых растений [21, 22]. Незначительные достоверные изменения в содержании сухого вещества в листьях и корнях *O. basilicum* позволяют говорить об отсутствии физиологически значимого обезвоживания, т.е. условия эксперимента не являлись стрессовыми (табл. 1), и растения прекрасно откликались на выбранные дозировки интенсивности света, показывая хорошие результаты в росте и наборе массы.

Показатели, отражающие содержание фотосинтетических пигментов, являются важными индикаторами физиологического состояния растений [2]. В листьях базилика наблюдали светозависимое повышение содержания хлорофиллов (*a*, *b*), что указывало на интенсификацию процессов фотосинтеза в растениях [21, 23]. Содержание хлорофилла *a* в листьях не только значительно превосходило содержание хлорофилла *b*, но и отличалось более высокой интенсивностью накопления в зависимости от интенсивности освещения (рис. 1). Соотношение хлорофиллов *a* и *b* и доля хлорофиллов, участвующих в светосборе, — функционально взаимосвязанные величины, и поэтому они изменяются в более узких пределах, чем их общее содержание. Накопление хлорофилла обычно происходит вследствие повышения его концентрации на фоне уменьшения числа пластид и увеличения их размеров [24]. Рост величины *a/b* в эксперименте (табл. 1) может свидетельствовать в пользу приближения ассимиляции CO₂ по типу C₄ [22]. Фотодыхание в типе C₄ почти компенсировано, и такие растения значительно эффективнее фиксируют CO₂, следовательно, возможность производства сухой биомассы увеличивается в 2.5–6 раз по сравнению с растениями C₃-типа [25]. Увеличение общего количества хлорофиллов (рис. 1) указывает на повышение фотосинтетической продуктивности при незначительном окислительном стрессе. На основании полученных результатов можно говорить об отсутствии

негативного влияния данных излучений, исключая стрессорное воздействие на растения. Таким образом, выявлены закономерности формирования продуктивности *O. basilicum* в условиях различной интенсивности облучения. Исследование структурно-функциональных показателей фотосинтетического аппарата и ростовых процессов в зависимости от условий освещения показало, что повышение интенсивности света в изучаемых пределах приводит к большему накоплению биомассы.

Растения нередко испытывают стресс в результате избыточного поглощения световой энергии. В большинстве случаев это вызывало усиление образования АФК. Одним из неблагоприятных последствий перекисного окисления липидов считают образование МДА в результате обусловленного свободными радикалами разрыва ПЖК. Являясь токсичным соединением, МДА способен взаимодействовать со свободными аминокеттогруппами белков и фосфолипидов, что приводит к нарушению работы клеточных мембран, и по накоплению МДА можно судить об устойчивости растений к внешним воздействиям [26]. Содержание МДА — удобный модулятор окислительного стресса, который позволяет проверить адаптационный потенциал растений в лабораторных условиях. Одной из главных мишеней АФК является фотосинтетический аппарат растений, в том числе и молекулы хлорофилла. Другой мишенью для АФК служат мембранные липиды, в результате перекисного окисления которых образуется МДА. Измерение содержания МДА в листьях растений считается одним из критериев развития окислительного стресса при действии различных стресс-факторов [27]. Повышение интенсивности освещения до 150 мкмоль/(м² с) хоть и приводило к некоторому увеличению содержания МДА в листьях опытных растений до ≈24 нмоль/г сырой массы, однако, эти значения не являются стрессовыми для базилика [5]. Если оценивать количество МДА относительно доли ПЖК в суммарных липидах листьев при разных режимах освещенности (табл. 1, рис. 2а), то имеет место нивелирование этого увеличения. Относительно стабильное содержание МДА указывает на высокую адаптационную способность растений в эксперименте. Можем заключить, что для накопления биомассы и фотосинтезирующих пигментов растениями *O. basilicum* в условиях эксперимента режим освещенности 150 мкмоль/(м² с) был наиболее благоприятным.

В целом, ЖК-состав липидов базилика изучен недостаточно. Наиболее подробно исследованы семена, содержащие в качестве главных ЖК 16:0, 18:0, 9-18:1, 9,12-18:2 и 9,12,15-18. Кроме того, в семенах в содержании менее 1% обнаружены 14:0, 9-16:1, 20:0, 22:0 и др. [8, 28, 29]. ЖК семян растений

входят в состав нейтральных триацилглицеринов, в то время как липиды вегетативных частей представлены, в основном, полярными составляющими — фосфо-, глико- и галактолипидами, входящими в состав мембран клеток и клеточных компартментов.

Устойчивость растений к действию разнообразных факторов среды обуславливается структурно-функциональной перестройкой клеток, связанной с изменениями на молекулярном уровне в зависимости от генотипа растений. Считается, что липиды клеточных мембран играют ключевую роль в процессах адаптации и формировании устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды. Эта устойчивость коррелирует с наличием в клеточных мембранах ПЖК. Для ответа на вопрос о том, в какой мере фотоиндуцированная перестройка имеет место быть, мы обратились к анализу последствий действия света и исследовали состав ЖК липидов листьев и корней базилика одновременно с динамикой образования водорастворимых продуктов перекисного окисления ПЖК. Несмотря на устоявшееся мнение об участии липидов в формировании адаптивных реакций растений к действию различных факторов среды [30], влияние изменений уровней инсоляции на липиды листьев и корней исследованы явно недостаточно. Адаптивные изменения ЖК-состава мембранных липидов под действием внешних факторов известны давно и интенсивно изучаются [31, 32], однако вопрос о молекулярных механизмах этого процесса до последнего времени остается открытым. Существуют несколько гипотез, объясняющих накопление ПЖК. Так, считается, что воздействие внешних факторов может вызывать повышение активности пресинтезированных десатураз [32]. Альтернативная схема предполагает, что при этом может замедляться синтез насыщенных ЖК *de novo*, в то же время активность десатураз остается без изменений, в результате чего соотношение НЖК и ПЖК смещается в сторону последних [33]. В этих моделях ведущая роль в запуске адаптационных механизмов отводится мембранам и их физиологическому состоянию, выраженному вязкостью или текучестью, зависящих от степени ненасыщенности ЖК в мембранных липидах. Образование ПЖК меняет конфигурацию липидов, в результате мембраны восстанавливают свою текучесть. Рассматривая текучесть мембран в качестве основного параметра, позволяющего клеткам адекватно воспринимать сигналы об изменении параметров окружающей среды, можно констатировать существование сенсоров, реагирующих на изменение физиологического состояния мембран независимо от природы стрессового сигнала.

Обнаруженная нами тенденция увеличения доли ненасыщенных ЖК в суммарных липидах листьев и корней *O. basilicum* при повышении уровней инсоляции выращивания согласуется с

основными положениями теории адаптации растений к воздействию различных факторов среды. Важнейшим фактором адаптации растительных клеток к различной интенсивности освещения является регуляция процессов ферментативной десатурации липофильных соединений. Благодаря регулированию скорости десатурации ЖК, входящих в состав фосфолипидов в клеточных мембранах, происходит сдвиг ее микровязкости, т.к. именно ЖК относятся к самым быстро обновляемым компонентам молекул мембранных фосфолипидов. При действии внешних факторов могут происходить перегруппировки различных групп ЖК: изменяется степень их ненасыщенности, длина цепи, позиционное расположение двойных связей, количество полярных групп [34]. Ключевым звеном адаптации растений является защита мембран от физических факторов среды, включающая изменения их липидного и ЖК-состава. Поддержание вязкости мембран обусловлено изменениями степени ненасыщенности мембранных липидов вследствие реакций, необходимых для поддержания их физических свойств [30, 31, 35]. Судя по составу ЖК липидов *O. basilicum*, существенно поменялся вклад ЖК в поддержание вязкости мембран, ответственных за общую ненасыщенность липидов, особенно за счет ПЖК (рис. 2, 3). Что касается МЖК, то, по нашим данным, не прослеживается зависимости их содержания от интенсивности света в процессе роста, особенно для листьев (рис. 2а). В корнях наблюдается некоторое снижение количества МЖК при усилении интенсивности света до 100 и 150 мкмоль/(м² с).

Необходимо отметить также изменения в группе ЖК с числом атомов углерода ≥ 20 , именуемых ЖК с очень длинной цепью (ЖКОДЦ). Так, в липидах листьев и корней *O. basilicum*, Σ ЖКОДЦ была достоверно максимальной при выращивании с интенсивностью освещения 50 мкмоль/(м² с), при этом наблюдался рост насыщенных компонентов (табл. 2). Интенсивность освещения 150 мкмоль/(м² с) не приводила к достоверному изменению в Σ ЖКОДЦ липидов листьев *O. basilicum* относительно контроля, при этом наблюдался достоверной рост доли ненасыщенных ЖК в них. В липидах корней *O. basilicum* Σ ЖКОДЦ достоверно уменьшалась с увеличением интенсивности освещения только за счет насыщенных ЖК. Известно, что ЖКОДЦ присутствуют на фосфатидилинозитолфосфатах в виде ацильных фрагментов и обладают отличительными биофизическими свойствами в виде повышения липидной гидрофобности и перехода из жидкой фазы в гелевую [36]. Можно полагать, что контроль за (не-)насыщенностью ЖК является механизмом, включающимся в комплекс процессов, связанных с адаптацией фотосинтезирующего аппарата к инсоляции. Кроме того, ЖКОДЦ приписывают функции регуляции дифференцировки и ограничения роста клеток

путем включения их в состав мембранных липидов [37]. ЖКОДЦ и их производные могут контролировать рост органов, ограничивая пролиферацию клеток и, таким образом, размеры органов растений: синтез ЖКОДЦ в эпидермисе необходим для надлежащего контроля пролиферации клеток у *Arabidopsis thaliana* с участием цитокининов [38]; они также могут участвовать в поддержании транспорта полярных ауксинов во время формирования паттерна тканей во время развития растений [39].

Суммируя литературные и полученные нами данные, можно заключить, что *O. basilicum* сравнительно легко приспосабливается к изменению интенсивности света благодаря адаптивным перестройкам в мембранах клеток [40]. Наряду с другими параметрами, состав ЖК липидов мембран также зависит от освещения. Изучая вопрос о механизме процесса адаптации как одну из реакций приспособления к новым условиям можно предположить, что происходит перестройка ЖК-состава, состоящая в том, что путем десатурации образуются липиды, обогащенные ПЖК. Это приводит к формированию структуры фотосинтетического аппарата, обеспечивающей активное его функционирование в новых условиях. Таким образом, изменения соотношения ЖК суммарных липидов вегетативных органов *O. basilicum* являются важной составляющей фотоиндуцированных адаптивных перестроек мембран. *O. basilicum* обладает хорошими возможностями для адаптации к повышению уровней освещенности на биохимическом уровне, изменяя текучесть мембран и мембранных компартментов, участвующих в механизмах реализации устойчивости растений к различным факторам внешней среды. Можно заключить, что *O. basilicum* успешно адаптируется, выбирая приспособительную стратегию изменения количественного ЖК-состава суммарных липидов в ответ на увеличение интенсивности освещения. Формирование фотоиндуцированного механизма адаптации растений базилика может быть непосредственно связано с изменениями в молекулярной структуре ЖК клеточных мембран и модуляцией активности десатураз.

ВЫВОДЫ

На основании полученных результатов можно сделать вывод, что интенсивность освещения влияет на морфометрические, физиологические и биохимические характеристики вегетативных органов — листьев и корней — *O. basilicum*. Были выявлены закономерности изменений ЖК-состава мембранных липидов и формирования продуктивности у растений базилика в процессе приспособляемости к условиям различной интенсивности облучения. Можно заключить, что максимальные показатели продуктивного роста и реализация

адаптационных механизмов зеленых и подземных частей растений базилика соответствуют освещению 150 мкмоль/(м² с). Степень повреждения *O. basilicum* при действии данного фактора, определяемая по содержанию МДА, незначительна. Повышение ИН ЖК мембранных липидов можно считать одним из признаков успешной адаптации к повышенным интенсивностям освещенности. Таким образом, в результате проведенного исследования, нами выявлены закономерности модификации пула ЖК в суммарных липидах при адаптации к различным режимам освещения.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 122042700043-9). Авторы выражают благодарность кандидату биологических наук Стеценко Ларисе Алексеевне за участие в выполнении работы на всех этапах.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов. Авторы заявляют, что у них нет конфликтных интересов. Авторы внесли равный вклад в работу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. De Keyser E., Dhooche E., Christiaens A., Van Labeke M.-C., Huylenbroeck J.V. LED light quality intensifies leaf pigmentation in ornamental pot plants // *Sci. Hortic.* 2019. V. 253. P. 270. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.04.006>
2. Pashkovskiy P., Vereshchagin M., Kreslavski V., Ivanov Y., Kumachova T., Ryabchenko A., Voronkov A., Kosobryukhov A., Kuznetsov V., Allakhverdiev S.I. Effect of phytochrome deficiency on photosynthesis, light-related genes expression and flavonoid accumulation in *Solanum lycopersicum* under red and blue light // *Cells.* 2022. V. 11. P. 3437. <https://doi.org/10.3390/cells11213437>
3. Lobiuc A., Vasilache V., Oroian M., Stoleru T., Burducea M., Pintilie O., Zamfirache M.M. Blue and red LED illumination improves growth and bioactive compounds contents in acyanic and cyanic *Ocimum basilicum* L. microgreens // *Molecules.* 2017. V. 22. P. 2111. <https://doi.org/10.3390/molecules22122111>
4. Kreslavski V.D., Los D.A., Schmitt F.J., Zharmukhamedov S.K., Kuznetsov V.V., Allakhverdiev S.I. The impact of the phytochromes on photosynthetic processes // *BBA-Bioenerg.* 2018. V. 1859. P. 400. <https://doi.org/10.1016/j.bbabio.2018.03.003>
5. Stetsenko L.A., Pashkovsky P.P., Voloshin R.A., Kreslavski V.D., Kuznetsov V.V., Allakhverdiev S.I. Role of anthocyanin and carotenoids in the adaptation of the photosynthetic apparatus of purple- and green-leaved cultivars of sweet basil (*Ocimum basilicum*) to high-intensity light // *Photosynthetic.* 2020. V. 58. P. 890. <https://doi.org/10.32615/ps.2020.048>
6. Voronkov A.S., Ivanova T.V., Kumachova T.K., Kozhevnikova A.D., Tsydendambaev V.D. Polyunsaturated and very-long-chain fatty acids are involved in the adaptation of maloideae (Rosaceae) to combined stress in the mountains // *Chem. Biodivers.* 2020. V. 17. e1900588. <https://doi.org/10.1002/cbdv.201900588>
7. Fernandes F., Pereira E., Cirić A., Soković M., Calhella R.C., Barros L., Ferreira I.C. *Ocimum basilicum* var. *purpurascens* leaves (red rubin basil): a source of bioactive compounds and natural pigments for the food industry // *Food Funct.* 2019. V. 10. P. 3161. <https://doi.org/10.1039/C9FO00578A>
8. Idris A.A., Nour A.H., Ali M.M., Erwa I.Y., Ishag O.A.O., Nour A.H. Physicochemical properties and fatty acid composition of *Ocimum basilicum* L. seed oil // *AJPSCS.* 2020. V. 8. P. 1. <https://doi.org/10.9734/ajopacs/2020/v8i130104>
9. Mostafavi S., Asadi-Gharneh H.A., Miransari M. The phytochemical variability of fatty acids in basil seeds (*Ocimum basilicum* L.) affected by genotype and geographical differences // *Food Chem.* 2019. V. 276. P. 700. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2018.10.027>
10. Hoagland D.R., Arnon D.I. The water-culture method for growing plants without soil. // *Soil Sci.* 1950. V. 48. P. 4.
11. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: pigment of photosynthetic biomembranes // *Method. Enzymol.* 1987. V. 148. P. 350.
12. Heath R.L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation // *Arch. Biochem. Biophys.* 1968. V. 125. P. 189.
13. Voronkov A.S., Ivanova T.V., Kumachova T.K. The features of the fatty acid composition of *Pyrus* L. total lipids are determined by mountain ecosystem conditions // *Plant Physiol. Bioch.* 2022. V. 170. P. 350. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.12.021>
14. Ivanova T.V., Voronkov A.S., Kumachova T.K.H., Tsydendambaev V.D. Distinguishing features of fatty acid content and composition in total lipids of *Malus orientalis* Uglitzk. pericarp // *Russ. J. Plant Physiol.* 2020. V. 67. P. 463. <https://doi.org/10.1134/S1021443720030127>
15. Voronkov A., Ivanova T. Significance of lipid fatty acid composition for resistance to winter conditions in *Asplenium scolopendrium* // *Biology.* 2022. V. 11. P. 507. <https://doi.org/10.3390/biology11040507>
16. Voronkov A.S., Ivanova T.V., Kuznetsova E.I., Kumachova T.Kh. Adaptations of *Malus domestica* Borkh. (Rosaceae) fruits grown at different altitudes // *Russ. J. Plant Physiol.* 2019. V. 66. P. 922. <https://doi.org/10.1134/S1021443719060153>
17. Xin P., Li B., Zhang H., Hu J. Optimization and control of the light environment for greenhouse crop production // *Scientific Rep.* 2019 V. 9. P. 8650. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44980-z>
18. Allakhverdiev S.I., Kreslavski V.D., Klimov V.V., Los D.A., Carpentier R., Moharty P. Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis // *Photosynth. Res.* 2008. V. 98. P. 541. <https://doi.org/10.1007/s11120-008-9331-0>
19. Mareri L., Parrotta L., Cai G. Environmental Stress and Plants // *Int. J. Mol. Sci.* 2022. V. 23. P. 5416. <https://doi.org/10.3390/ijms23105416>

20. Galvão V., Fankhauser C. Sensing the light environment in plants: photoreceptors and early signaling steps // Curr. Opin. Neurobiol. 2015. P. 46.
<https://doi.org/10.1016/j.conb.2015.01.013>
21. Carvalho S.D., Schwieterman M.L., Abraham C.E., Colquhoun T.A., Foltá K.M. Light quality dependent changes in morphology, antioxidant capacity, and volatile production in sweet basil (*Ocimum basilicum*) // Front. Plant Sci. 2016. V.7. P. 1328.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01328>
22. Зотов В.С., Большевичева Ю.В., Ханчаева С.А., Терехова И.В., Шубин В.В., Юрина Н.П., Кульчин Ю.Н. Влияние спектрального состава освещения на выход биомассы, флуоресценцию хлорофилла фотосистемы 2 и общее содержание эфирных масел у *Ocimum basilicum* // Прикладная биохимия и микробиология. 2020. Т. 56. С. 283.
<https://doi.org/10.31857/S0555109920030174>
23. Kosobryukhov A.A., Kreslavski V.D., Khramov R.N., Brakkova L.R., Shchelokov R.N. Effect of additional low intensity luminescence radiation 625 nm on plant growth and photosynthesis // Biotronics. 2000. V. 29. P. 23.
24. Feng L., Raza M.A., Li Z., Chen Y., Khalid M.H.B., Du J., Liu W., Wu X., Song C., Yu L., Zhang Z., Yuan S., Yang W., Yang F. The influence of light intensity and leaf movement on photosynthesis characteristics and carbon balance of soybean // Front. Plant Sci. 2019. V. 9. P. 1952.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01952>
25. Турманидзе Н.М., Долидзе К.Г. Результаты изучения динамики содержания пластидных пигментов в листьях чайного растения // Фундаментальные исследования. 2014. Т. 9. С. 2009.
26. Liang X., Qian R., Wang D., Liu L., Sun C., Lin X. Lipid-derived aldehydes: new key mediators of plant growth and stress responses // Biology. 2022. V. 11. P. 1590.
<https://doi.org/10.3390/biology11111590>
27. Kurganova L.N., Veselov A.P., Goncharova T.A., Sinitsyna Yu.V. Lipid peroxidation and antioxidant systems of protection against heat shock in pea (*Pisum sativum* L.) chloroplasts // Russ. J. Plant Physiol. 1997. V. 44. P. 630.
28. Angers P., Morales M.R., Simou J.E. Fatty acid variation in seed oil among *Ocimum* species // JAOCS. 1996. V. 73. P. 393.
29. Malik M.S., Sattar A., Khan S.A. The fatty acids of indigenous resources from possible industrial applications. part xvii: the fatty acid composition of the fixed seed oils of *Ocimum basilicum* and *Ocimum album* seeds // Pakistan J. Sci. Ind. Res. 1989. V.32. P. 207.
30. Тарчевский И.А. Метаболизм растений при стрессе. Казань: ФЭН. 2001. 448 с.
31. Los D., Murata N. Structure and expression of fatty acid desaturases // Biochem. Biophys. Acta. 1998. V. 1394. P. 3.
32. Лось Д.А. Десатуразы жирных кислот. М.: Научный мир, 2014. 373 с.
33. Farkas T. Adaptation of fatty acid composition to temperature – a study on carp (*Cyprinu scarpio* L.) liver slices // Comp. Biochem. Physiol. 1984. V. 79. P. 531.
34. Millar A.A., Smith M.A., Kunst L. All fatty acid and not equal: discrimination in plant membrane lipids // Trends Plant Sci. Rev. 2000. V. 5. P. 95.
[https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(00\)01566-1](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(00)01566-1)
35. Ntambi J.M. Regulation of stearyl-CoA desaturase by polyunsaturated fatty acid and cholesterol // J. Lipid Res. 1999. V. 40. P. 1549.
36. Paz Ramos A., Lague P., Lamoureux G., Lafleur M. Effect of saturated very long-chain fatty acids on the organization of lipid membranes: a study combining 2H NMR spectroscopy and molecular dynamics simulations // J. Phys. Chem. B. 2016. V. 120. P. 6951.
<https://doi.org/10.1021/acs.jpcc.6b04958>
37. Bach L., Gissot L., Marion J., Tellier F., Moreau P., Satiat-Jeunemaitre B., Palauqui J.-C., Napier J.A., Faure J.-D. Very-long-chain fatty acids are required for cell plate formation during cytokinesis in *Arabidopsis thaliana* // J. Cell Sci. 2011. V. 124. P. 3223.
<https://doi.org/10.1242/jcs.074575>
38. Nobusawa T., Okushima Y., Nagata N., Kojima M., Sakakibara H., Umeda M. Synthesis of very-long-chain fatty acids in the epidermis controls plant organ growth by restricting cell proliferation // PLoS Biol. 2013. V. 11. e1001531.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001531>
39. Roudier F., Gissot L., Beaudoin F., Haslam R., Michaelson L., Marion J., Molino D., Lima A., Bach L., Morin H., Tellier F., Palauqui J.-C., Bellec Y., Renne C. et al. Very-long-chain fatty acids are involved in polar auxin transport and developmental patterning in *Arabidopsis* // Plant Cell. 2010. V. 22. P. 364.
<https://doi.org/10.1105/tpc.109.071209>
40. Tarchoun I., Baatour O., Harrathi J., Hamdaoui G., Lachaa M., Ouerghi Z., Marzouk B. Effect of two sodium salts on fatty acid and essential oil composition of basil (*Ocimum basilicum* L.) // Acta Physiol. Plant. 2013. V. 35. P. 2365.
<https://doi.org/10.1007/s11738-013-1271-4>