

СВЕТ В ПОСЛЕУБОРОЧНОЙ ФИЗИОЛОГИИ СОЧНЫХ ПЛОДОВ

Панфилова О.Ф.

*Российский государственный аграрный университет-МСХА
имени К.А. Тимирязева,
Москва, Россия, e-mail: panfilova.of@yandex.ru*

Снижение потерь и отходов продукции садоводства является первоочередной задачей в проблеме продовольственного обеспечения населения. Современные цепочки, длительность поставок и хранения продукции затрудняют сохранение качества сочных плодов, жизнедеятельность которых не прекращается в послеуборочный период. В обзорной статье рассмотрены современные представления о генетической и гормональной регуляции метаболизма при созревании и старении плодов, участии антиоксидантных систем, накоплении вторичных метаболитов и их роли в повышении лёжкости. Особое внимание уделено окраске и механическим свойствам плодов. Проанализировано влияние интенсивности и спектрального состава света на коммерческие качества продукции. Представлены разрабатываемые технологии сохранения качества продукции с использованием регулируемой световой среды. Показаны возможности использования ультрафиолетового и импульсного освещения для обеззараживания, активации биосинтеза флавоноидов, защиты от абиотических стрессов, в том числе повреждений при холодовом хранении и от вибраций. Использование узкополосного светодиодного освещения дало возможность более тонкого и направленного регулирования процессов формирования качества урожая и жизнедеятельности сочных плодов в послеуборочный период. Рассмотрено влияние света разного спектрального состава на экспрессию генов, участвующих в передаче световых сигналов, гормональный комплекс, изменения метаболома, накопление антиоксидантов, развитие и сохранение окраски плодов. Показана эффективность использования белых светодиодов с добавлением синего или красного участков спектра, в том числе регуляторного дальнего красного света.

Ключевые слова: антиоксиданты, послеуборочная физиология, светодиоды, старение, сочные плоды, срок хранения, лёжкость, метаболомика, световая регулировка, световой спектр.

Введение. Значительные послеуборочные потери и отходы сочных плодов усугубляют сельскохозяйственные проблемы, которые стоят перед человечеством. Принято считать, что примерно третья часть собранной продукции в мире не доходит до потребителя. Однако такая оценка не отражает чрезвычайных потерь, которые могут достигать 75 %, когда речь идёт о фруктах и овощах. При этом, не только не удовлетворяются

потребности населения в широком спектре питательных и физиологически активных веществ, но и создается угроза экологической устойчивости планеты. Эти проблемы в связи с глобальным изменением климата и ростом населения будут только усугубляться.

Современные цепочки поставок после сбора урожая измеряются сотнями и тысячами километров, а во времени могут быть растянуты на несколько месяцев. Процессы жизнедеятельности сочных плодов в это время не прекращаются. Происходит гормональный обмен, часто связанный с выделением этилена, дыхание, сопряжённое с расходом питательных веществ, сложные биохимические процессы, приводящие к потере полезных для человека веществ, испарение воды. Количественные потери сопровождаются снижением питательной ценности и привлекательности плодов. Последнее приводит к увеличению отходов из-за несоответствия требованиям покупателей к размерам, вкусу, консистенции, окраске, аромату, характеру поверхности и другим свойствам.

Наиболее надёжным путём сохранения любого полезного признака растения является его наследственное закрепление. В данном аспекте это – селекция на повышение лёжкости. Успехи молекулярной биологии, технологии редактирования генов открывают перспективы в этом направлении. Использование аллельных мутаций локуса *RIN* томата позволило выявить аллель *rinG2*, которая обеспечивает более длительный срок хранения за счёт подавления синтеза этилена, и повышенное накопление ликопина, ответственного за ярко-оранжевую окраску плодов [31]. В настоящее время предпочтительным инструментом редактирования генов является прокариотическая система *CRISPR-Cas9*, с помощью которой можно генерировать мутации в узко определённых областях генома. Достигнуты успехи в редактировании генов, связанных с созреванием плодов томата, сладкого перца и апельсина [27]. Сложности работы состоят в мультигенной природе и высоком эффекте взаимодействия генотипа и среды при формировании качества урожая. Отдельно стоит проблема «умолкания генов». Часто после 2–5 поколений трансген перестает транскрибироваться, поскольку растительная клетка активно подавляет биосинтез чужеродных белков. Кроме того, существенный вклад в реализацию генетической информации при созревании и старении плодов вносят эпигенетические модификации. Поэтому одни лишь манипуляции с генами на современном этапе не могут решить проблему качества продукции. Требуется интеграция молекулярной биологии и физиологических исследований регуляции и метаболических путей созревания и старения [1]. Кроме того, вопросы вызывает безопасность использования трансгенов.

Для повышения лёжкости и транспортабельности плодов очень важно замедлить процессы их старения. Прохождение этапов онтогенеза органов растения запрограммировано в последовательных блоках программы развития. Перспективной моделью изучения процессов старения органов растения являются лепестки цветков, так как время их жизни строго детерминировано. Показано, что некоторые физиологические индикаторы запрограммированной смерти клеток проявляются уже на ранних стадиях развития цветка. Они включают возрастание экспрессии генов цистеин протеазы, снижение липоксигеназной активности и накопление фенольных соединений [2]. Полифенолы играют важную роль в поддержании окислительно-восстановительного статуса и, как следствие, ультраструктуры клеток. Установлено, что снижение индекса стабильности мембран происходит ещё при лучших декоративных качествах цветка. Дестабилизация мембран, сопровождающая старение, является следствием перекисного окисления липидов в условиях сниженной антиоксидантной активности клетки. Триггером процесса старения могут выступать как этилен, так и пороговый эффект одного или нескольких постепенных биохимических процессов, связанных с протеолитической активностью и разрушением сложных липидов [3]. Изучение роли активных форм кислорода и редокс-сигнализации в этой связи будут способствовать разработке способов управления этими процессами для продления жизни продукции садоводства.

Наиболее широко распространёнными приёмами сохранения качества и продления срока годности сочной продукции в настоящее время являются пониженные температуры и регулируемый газовый состав атмосферы. Такие послеуборочные вмешательства задерживают старение, но часто приводят к снижению качества. Свет оказывает более разностороннее и глубокое действие, чем простое торможение процессов метаболизма и водообмена другими физическими факторами. Свет является не только источником энергии для продукционного процесса, но и регулирует процессы развития, биосинтез пигментов, разнообразных физиологически активных веществ. С этим связан повышенный интерес исследователей к изучению влияния интенсивности и спектрального состава света на жизнедеятельность в послеуборочный период. Настоящий обзор посвящен современному состоянию проблемы.

Облучение ультрафиолетовым светом. Наиболее теоретически разработанным и практически используемым является применение ультрафиолетовых лучей (УФ). Диапазон УФ-спектра делят на три части: УФ-А (400–320 нм), УФ-В (320–280 нм) и УС-С (280–180 нм). В связи с тем, что фотоны УФ имеют энергию, достаточную для ионизации атомов,

они поглощаются всеми биологически важными структурами. На клеточном уровне действие УФ связано с изменениями нуклеинового и белкового аппарата и метаболизма в целом. В конечном итоге изменяется ферментативная, регуляторная, транспортная и другие функции белков, что приводит к изменениям метаболизма. В умеренных дозах УФ стимулирует биосинтез флавоноидов и полиаминов, что предотвращает перекисное окисление липидов и сохраняет структурную целостность мембран.

Практическое применение нашло облучение УФ с целью заменить или уменьшить использование химических препаратов для предотвращения бактериальных и грибных заболеваний, вызывающих гниение сочной продукции. Низкоэнергетический УФ-С ($0,01 \text{ кДж м}^{-2}$) уменьшил повреждение гнилью бананов, что было связано с повышением активности полифенолоксидазы и пероксидазы, накоплением лигнина и фенольных соединений в кожуре [24]. Обработка УФ-С предотвращает потерю прочности и гниение плодов земляники садовой за счёт ингибирования ксилазы и галактозидазы и задержки деградации клеточных стенок. Наиболее эффективным оказалось двухэтапное (2 кДж м^{-2} через 0 и 4 дня) и многоступенчатое (пять обработок по 2 кДж м^{-2} каждые 2 до 8 дня) облучение [19]. На плодах нектаринов, инокулированных *Rhizopus stolonifera*, продемонстрирована активация системы защиты обработкой УФ-А. Увеличивалась активность антиоксидантных ферментов, содержание аскорбиновой кислоты и восстановленного глутатиона. Происходила активация метаболического пути фенилпропана и биосинтеза антоцианов, за счёт чего происходило увеличение содержания фенольных соединений, общих флавоноидов, антоцианов и лигнина, а также повышалась активность хитиназы и глюконазы [34]. Эффективной оказалась обработка свежего инжира УФ-С в высокой дозе 10 кДж м^{-2} с последующим хранением в упаковке с пассивно модифицированной газовой средой при температуре $0-1 \text{ }^\circ\text{C}$. Увеличилось содержание растворимых веществ и титруемой кислотности, индуцировалось накопление фенолов в мякоти и кожуре, не наблюдалось размягчение тканей и грибных поражений [28].

Активация антиоксидантных систем и вторичных биосинтезов действием низких доз УФ позволяет использовать облучение для повышения содержания биологически активных веществ во время хранения сочной продукции. Через 14 дней хранения при $7 \text{ }^\circ\text{C}$ плодов сладкого перца (*Capsicum annuum*) предварительное облучение УФ-В или УФ-С (6 кДж м^{-2}) увеличивало содержание каротиноидов на 59 %, а УФ-В + УФ-С (6 кДж м^{-2}) на 96 % по сравнению с необработанным контролем.

Сразу после обработки содержание флавоноидов по вариантам опыта на 42, 66 и 43 % превосходило контроль. Это действие усиливалось в течение хранения и 4-дневного срока реализации [22]. В опытах с чёрным перцем *Piper nigrum* berries показано, что облучение УФ-С с дозами 0,1 и 5 кДж/м² увеличивает содержание пиперина и эфирных масел, которые имеют антиканцерогенный и антибактериальный эффекты, усиливают вкусовые качества [10].

Перспективным направлением изучения действия УФ-облучения является защита от абиотических стрессов, а при хранении это, главным образом, пониженные температуры. Облучение 10 мкмоль м⁻²·с⁻¹ УФ-В в течение 3 ч перед хранением в холодильнике значительно уменьшило накопление активного кислорода, повреждение мембран и переохлаждение. Экспрессия *CuZnSOD*, *FeSOD* и *CAT1* и активности кодируемых ими ферментов супероксиддисмутазы и каталазы были заметно повышены в томатах, предварительно облученных УФ-В. Это свидетельствует о том, что предварительное УФ-В-облучение может оказывать защитное действие, активируя антиоксидантные ферменты [40].

Узкополосные светоизлучающие технологии. Внедрение в исследовательскую практику и защищённый грунт узкополосных светодиодов (СИД) стимулировало разработку приёмов повышения качества растениеводческой продукции с использованием разного спектрального состава света. В физиологических исследованиях СИД дают возможность изучать роль отдельных участков спектра в регуляции важнейших процессов жизнедеятельности – устьичных движениях, ростовых явлениях, синхронизации ритмов роста и развития с внешними условиями, реакции организма на внешние воздействия и адаптации к среде обитания. Появилась возможность учёта видовых и сортовых особенностей в разработке оптимального спектрального состава света для конкретных культур, создавать сортовые технологии. Комбинируя в определенном соотношении разные участки спектра можно управлять габитусом растения, морфологическими характеристиками органов, сроками цветения и плодоношения растений, качеством продукции, в том числе накоплением физиологически активных веществ. Сравнительная лёгкость установки светильников обеспечивает освещение посевов и насаждений под необходимым углом с учётом размеров и густоты стояния растений. Внедрение светодиодов с малым потреблением энергии в практику защищённого грунта позволит значительно сократить энергозатраты и повысить рентабельность производства. СИД с заданным спектром позволяют успешно выращивать листовые овощи и с каждым годом приобретают всё большую популярность на мировом рынке.

В последнее время при подборе оптимальных источников освещения для растений специалисты склоняются к использованию белых светодиодов с добавлением синего или красного спектров. Данные последних лет по морфологическим признакам, образованию важных метаболитов, динамическим сигнальным цепям для листовых овощей обобщены в обзоре А. Trivellini с соавторами [29]. В нашем обзоре 2021 года рассмотрены проблемы послеуборочной физиологии и перспективы использования регулируемой световой среды с использованием СИД для сохранения товарных качеств цветочной продукции [4].

Импульсное освещение (PL) состоит в обработке материала светом с разной длиной волны в виде коротких и интенсивных импульсов (1 мкс – 0,1 с). В научной литературе для этого метода используется несколько обозначений – высокоинтенсивный импульсный свет широкого спектра (BSPL), импульсный белый свет (PWL), интенсивный световой импульс (ILP) и высокоинтенсивный импульсный свет (PL). PL предполагает использование импульсных ламп для преобразования коротких и мощных электрических импульсов в кратковременные и мощные импульсы излучения определённого спектра. Обработка PL использует 1–20 вспышек в секунду с плотностью энергии на поверхности от 0,01 до 50 Дж см². В течение последних десятилетий различные исследователи подтвердили бактерицидный эффект PL на семенах, шпинате, землянике, продуктах животного происхождения, напитках перед розливом [25]. По мере изучения роли света и отдельных участков спектра в регулировании первичного и вторичного метаболизма расширилось изучение импульсного света и его практическое применение для «фотомодуляции» качества продукции садоводства. Особое внимание уделяется фенольным соединениям, которые влияют на вкус, аромат, внешний вид и антиоксидантную активность, имеющую терапевтические эффекты. В зависимости от используемой технологии, применение PL может вызвать накопление полифенолов или стимулирование их синтеза во время хранения, а также деградацию этих соединений или ферментов, что вызывает нежелательные эффекты, такие как потемнение или обесцвечивание [30].

Изучено влияние обработки полихроматическим PL на физико-химические свойства, общее содержание фенолов, аскорбиновой кислоты и антиоксидантную активность хурмы (*Diospyros kaki* L.) сорта 'Vanilla' на двух стадиях зрелости (незрелая желто-зеленая и спелая оранжево-красная) во время послеуборочного хранения. Плоды подвергались обработке PL в дозах 20 кДж м⁻² и 60 кДж м⁻² при температуре 15 °С в течение 6 дней. Результаты показали, что обработка не повлияла на

физико-химические свойства (цвет и содержание растворимых сухих веществ) в течение периода хранения. Вместе с тем, обработкой были значительно затронуты общее содержание фенолов и антиоксидантная активность. Учитывая, что эти параметры связаны с терпкостью хурмы, авторы считают перспективным дальнейшие исследования возможности использования РЛ для повышения качества плодов во время хранения [11].

Наблюдалась разная реакция плодов малины и ежевики на обработку световыми импульсами при холодном хранении [12]. Плоды подвергались воздействию коротких импульсов по 15 минут каждые 2 часа в течение 7 и 14 дней при температуре 4 °С монохроматических светодиодов (синий, зелёный, красный и красный + синий). Обработка существенно уменьшала разрушение ягод малины. На ежевике наблюдался незначительный эффект. После 7 дней хранения в холодильнике у малины обработка зелёным, синим и красным светом увеличивала содержание хинной и яблочной кислот, и только источники зелёного и синего светодиодов также увеличивали содержание аскорбиновой кислоты. Кроме того, при лечении синим, зелёным и синим + красным светодиодами наблюдался более высокий уровень лимонной кислоты через 14 дней. У ежевики изменения плодов произошли в основном из-за холодного хранения. Эти данные позволяют предположить, что разные виды *Rubus* отличаются физиологическими процессами, лежащими в основе созревания плодов и световых взаимодействий.

Проведено изучение действия послеуборочной обработки РЛ различных спектральных диапазонов на содержание каротиноидов и качественные характеристики томатов при хранении после обработки [9]. Сравнивались широкий спектр (180–1 100 нм), полный спектр без ультрафиолетового УФ-С или без видимого (VIS) + ближнего инфракрасного (NIR) (400–1100 нм). Общее содержание каротиноидов, ликопина и хлорофилла оценивали спектрофотометрически через 1, 5 и 10 дней после обработки. Обработка РЛ увеличила накопление как общего количества каротиноидов, так и ликопина. Эффективность РЛ зависела от применяемого спектрального диапазона. Обработка VIS + NIR на 31 % увеличила общее содержание каротиноидов и на 35 % ликопина на 5 день после обработки без негативного влияния на качественные характеристики плодов. В варианте с ультрафиолетом содержание каротиноидов не повышалось. Таким образом, обработка РЛ видимой части спектра может иметь промышленное использование для получения производных продуктов (соков, пюре) с полезными для человека свойствами.

Высокоинтенсивный РЛ по своему действию на устойчивость плодов к болезням сходен с низкоинтенсивным ультрафиолетовым светом

(УФ). Для выявления механизмов действия контролировали экспрессию генов, участвующих в биосинтезе фитогормонов, вторичном метаболизме и устойчивости к патогенам у плодов томатов через 24 часа, 10 дней после обработки и через 12 часов после инокуляции *Botrytis cinerea*. Все отслеживаемые гены экспрессировались конститутивно, и изменения в профилях были похожими для двух обработок. Значительно повышалась экспрессия генов белков Р4, связанных с патогенезом, β -1,3-глюканазы, хитиназы 9, ферментов биосинтеза этилена и жасмоната, но снижалась активность полигалактуноразы и флавонолсинтазы. Эти обработки стимулируют защитные реакции, которые опосредуются салициловой кислотой, жасмонатом и этиленом. Поэтому могут привести к появлению резистентности широкого диапазона как против некротических и биотрофных патогенов, так и к абиотическим стрессам и травоядным животным [26].

Использование импульсного света является также перспективной технологией физической защиты от вибрационных повреждений при транспортировке сочной продукции [15]. Механические повреждения являются серьёзной проблемой в цепочке реализации абрикосов, киви, яблок. Абрикосы, собранные на стадии товарной зрелости, после обработки импульсным полихроматическим светом подвергали вибрации, имитирующей условия послеуборочной транспортировки. Состояние плодов при дальнейшем хранении изучали методом магнитно-резонансной томографии. В контрольном варианте наблюдалось ухудшение качества продукции в результате повреждения мезокарпия, которое распространялось от внутреннего околоплодника кнаружи, и размягчения плодов. Обработка РL эффективно подавляла рост микроорганизмов на кожуре, увеличивала накопление антиоксидантов, снижала потерю воды, замедляла разрушение клеток.

Монохроматический свет. Внедрение в исследовательскую практику и защищённый грунт светодиодов стимулировало разработку приёмов повышения качества растениеводческой продукции с использованием разного спектрального состава света. Данные последних лет по морфологическим признакам, образованию важных метаболитов, динамическим сигнальным цепям для листовых овощей обобщены в обзоре А. Trivellini с соавторами [29]. Накоплен экспериментальный материал и по влиянию качества света при выращивании и в послеуборочный период сочных плодов. Особое внимание авторы обращают на выработку питательных веществ, биологически активных и летучих соединений, определяющих пищевую ценность и привлекательность плодов.

Метаболизм и накопление веществ в мезокарпии. Детальное исследование метаболома созревающих плодов томата с помощью

ЖХ-МС и ГХ-МС (всего 554 соединения) выявило влияние света на ключевые соединения, участвующие в различных характеристиках качества плодов [23]. Изучались метаболиты, связанные с визуальными качествами (пигменты), питательной ценностью (витамины, физиологически активные вещества) и органолептическими характеристиками (сахара, кислоты, вкусовые соединения). В опытах использовали кисти из зелёных плодов сорта 'Vimoso', белые светодиоды с интенсивностью $500 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ или с четырьмя разными монохроматическими участками (синий, зелёный, красный, дальний красный) с белым фоновым светом при освещённости $350 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Созревание плодов в течение 15 дней под белым светом по сравнению с полной темнотой значительно повысило накопление каротиноидов, флавоноидов, токоферолов и фенольной кислоты, ускорило деградацию хлорофилла. При этом не было различий в содержании сахаров и в плотности плодов, хотя свет стимулировал накопление фенольных соединений, связанных с метаболизмом лигнинов. Освещение повлияло на вкусовые качества плодов. Уменьшилось содержание ключевых для кислого вкуса яблочной и лимонной кислот, а также влияющих на вкусовые рецепторы гамма-аминомасляной и глутаминовой кислот. Содержание веществ, определяющих аромат плодов, не зависел от освещения. Добавление красного или синего участков спектра по сравнению с дальним красным или зелёным увеличивало содержание некоторых липофильных соединений с антиоксидантными функциями, что возможно связано с усилением регуляции фотосинтеза зелёных плодов. В целом добавление синего света оказалось наиболее эффективным средством для изменения метаболизма плодов. Хотя, как отмечают авторы, влияние конкретных длин волн может быть более очевидным при использовании более высокой интенсивности света или большей продолжительности действия.

Лучшему пониманию влияния освещения на метаболизм плодов во время хранения способствует изучение гормональных изменений. Одним из наиболее важных фитогормонов, участвующих в созревании плодов является этилен. У климактерических плодов, к которым относится яблоко, облучение восемью видами светодиодного излучения значительно замедляло созревание по сравнению с темновым контролем. Причём ингибирование белым светом было наибольшим. Оптимальная интенсивность света составляла $20 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ при оптимальной продолжительности освещения 12 ч в сутки. Обработка белым светом светодиодов усиливала экспрессию двух генов *ELONGATED HYPOCOTYL 5 (HY5)*, *MdHY5L* и *MdHY5S*, которые кодируют факторы транскрипции, участвующие в пути передачи световых сигналов. Эти два *HY5* ингибируют транскрипцию *MdACS1*, критического фермента,

ограничивающего скорость в пути синтеза этилена, путём прямого связывания с его промотором [32]. Эти исследования обеспечивают теоретическую основу для выяснения молекулярных механизмов регуляции созревания и разработки приёмов повышения лёжкости сочных плодов.

Облучение синим светом с интенсивностью $40 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ в течение 12 дней при $5 \text{ }^\circ\text{C}$ недозрелых плодов земляники садовой увеличивало выработку этилена и ускоряло развитие окраски, хотя земляника относится к неклиматерическим культурам. Также усиливалась активность антиоксидантных ферментов, включая супероксиддисмутазу, каталазу и аскорбатпероксидазу [36]. Проведено исследование участия других компонентов гормонального статуса – абсцизовой кислоты (АБК) и ауксина (ИУК) в реакции на освещение зрелых плодов земляники садовой [16]. Использовалась комбинация освещения красным, синим или белым светом с 100 мМ сахарозы. Известно, что сахароза – это не только важнейший компонент вкусовых качеств сочных плодов, но и сигнальная молекула в гормональном регулировании созревания. Результаты показали, что световые обработки снижали соотношение общего растворимого сухого вещества и титруемой кислотности, соотношение растворимые сахара и титруемая кислотность. Красный свет не зависимо от наличия или отсутствия сахарозы, обеспечивал более яркую окраску плодов и стимулировал выработку аскорбиновой кислоты. Синий или красный свет в сочетании с сахарозой заметно увеличивает общее содержание фенолов и снижает накопление малонового альдегида. Кроме того, синий или красный свет в сочетании с сахарозой увеличивал содержание и стимулировал передачу сигналов АБК на трансляционном уровне. Плоды, освещенные синим или красным светом, имели повышенное содержание ИУК по сравнению с контролем. Добавление сахарозы ингибировало образование ИУК и ауксинового ответного фактора. Таким образом, эти результаты показали, что обработка монохроматическим красным или синим светом способствует созреванию плодов земляники, регулируя на гормональном уровне.

Одним из самых удивительных и экзотических фруктов является плод кактуса – питайя (*Hylocereus polyrhizus*). Красная питайя отличается сочной мякотью, богатой микроэлементами и полифенолами. Однако срок годности плодов составляет всего несколько дней из-за физиологических нарушений и грибковых заболеваний. Низкотемпературное хранение имеет свои ограничения, поэтому изучение действия света на сохранение собранных плодов является перспективным. Обработка плодов питайи сорта ‘Hongshuijing’ на стадии коммерческой зрелости (зрелость 80–90 %) синим светом (450 нм) светодиодных ламп

мощностью 300 люкс в течение двух часов значительно замедлила их старение и продлевала срок хранения [35]. При этом в общей сложности значительно изменились 84 первичных метаболита и летучих соединений, в кожуре повышалась активность антиоксидантных ферментов и снижался уровень АФК.

Зависимость действия света от плотности потока фотосинтетических фотонов (PPFD) и стадии развития плода убедительно показаны в исследованиях накопления аскорбиновой кислоты в созревающих плодах томата [39]. Плоды на двух стадиях зрелости в течение 12 дней подвергались воздействию света при четырёх уровнях PPFD (0 – темнота, 50, 300, 600 $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$), а затем помещались в темноту на 4 дня. Накопление аскорбиновой кислоты в созревающих плодах является результатом её биосинтеза и окислительно-восстановительных превращений. Существует несколько путей биосинтеза: из глюкозы через маннозу и галактозу (D-Man/L-Gal), галактуронатный, мио-инизатоловый, гулозный пути. В зелёных органах растения основным регулятором биосинтеза аскорбиновой кислоты на свету является фотосинтетический транспорт электронов. Установлено стимулирующее влияние интенсивности света на накопление аскорбиновой кислоты в перикарпии, возрастающее с повышением PPFD. Наибольший эффект получен на зрелых зелёных плодах. Процесс созревания сопровождался изменением окраски эпидермиса и околоплодника. По мере созревания содержание аскорбиновой кислоты увеличивалось в основном за счёт повышения экспрессии *SIGME*, *SIIMP* и *SIGGP* в пути D-Man/L-Gal.

В литературе есть указания на положительное действие дополнительного освещения дальним красным светом во время выращивания на послеуборочное качество плодов [5]. Томаты сорта 'Moneymaker' выращивали под красно-синим светодиодным светом ($150 \mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$) с добавлением 0, 30 или 50 $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ дальнего красного света (ДК). Плоды собирали на стадии зрелого зелёного или красного цвета и хранили в течение 0, 5, 10 и 15 дней при 4 °С с последующим хранением в течение 20 дней при 20 °С. При хранении красных плодов на холоде уменьшалось содержание ликопина и наблюдалось размягчение мезокарпия. Освещение ДК во время выращивания обеспечивает более высокую плотность плодов, сохраняет целостность мембран и метаболитные пути биосинтеза пигментов, повышая холодоустойчивость. Собранные зелёные томаты при выращивании с ДК светом проявили во время хранения меньшую потерю массы, более быстрое развитие красной окраски и меньшее размягчение. Таким образом, дополнительный дальний красный свет во время выращивания повысил

послеуборочную холодостойкость томатов, собранных как на красной, так и зелёной стадии спелости. Положительный эффект последствия использования досвечивания светодиодами продемонстрировано при выращивании привитых саженцев арбузов [8]. Испытано разное соотношение монохроматического синего (С) и красного (К) света, а также добавление дальнего красного (ДК). Лучшие результаты по всем параметрам посадочного материала и качеству плодов (морфология, цвет, содержание фенолов, каротиноидов и антиоксидантов) получены в варианте 12 % С + 88 % К с 5 % ДК.

Окраска плодов. Внешний вид является одним из основных признаков, определяющих качество и зрелость плодов. Их окраска очень зависит от условий освещения. На периферии кроны обычно формируются более окрашенные плоды, чем в глубине. Основными пигментами плодов являются хлорофиллы, антоцианы и каротиноиды. В настоящее время активно изучается влияние спектрального состава света на накопление пигментов в послеуборочный период. Эффективность обработки зависит от длины волны и интенсивности света светоизлучающих диодов, а также от продолжительности воздействия. Большое значение имеют и видовые особенности культур. У цитрусовых влияние света на накопление каротиноидов, связанное с регулировкой на уровне транскрипции, значительно варьирует в зависимости от генотипа. L. Zhang с соавторами [38] продемонстрировали, что $100 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$ синего светодиодного света были эффективны для увеличения содержания каротиноидов, особенно β -криптоксантина, в мандарине 'Сацума' (*Citrus unshiu* Marc.). В валенсийском апельсине (*Citrus sinensis* Osbeck) увеличение содержания каротиноидов происходило за счёт виолаксантинов. Одновременное увеличение экспрессии генов *CitPSY*, *CitPDS*, *CitZDS*, *CitL-CYb2* и *CitHYb* хорошо согласуется с накоплением пигментов.

Цвет кожуры цитрусовых тесно связан с их коммерческой ценностью. В тропических регионах часто зрелость мякоти плода и внешней кожуры не совпадает по фазе: при уже созревшей мякоти кожура остается зелёной. Это снижает товарность продукции. Плоды кумквата (*Fortunella crassifolia* Swingle) имеют неравномерную окраску и разрабатываются приёмы «градуировки» на послеуборочной стадии. «Градуировка» состоит в ускорении деградации хлорофилла и накопления каротиноидов, преобразовании хлоропластов в хромопласты. Обычно для этого используется химическая обработка газообразным этиленом или предшественником этилена – 2-хлорэтиловой кислотой (препаратом Этефон). Несмотря на то, что цитрусовые не являются климактерическими и производят низкий уровень этилена во время созревания,

они чувствительны к экзогенному этилену. Сравнительное изучение действия монохроматического света и Этефона, а также их совместного применения на собранные в стадии товарной зрелости плоды кумквата показало высокую эффективность обработки красным светодиодом (660 нм, 90–150 мкмоль·м⁻²·с⁻¹) в режиме 12 ч света /12 ч тёмные условия [14]. На этой стадии мякоть достигла зрелости, а кожура была еще зелёной. При обработке уже на вторые сутки наблюдалось видимое окрашивание, и в течение одной недели плоды были почти полностью равномерно окрашены, в темноте они оставались зелёными. Этефон также способствовал окрашиванию, но более медленному и неравномерному. Кроме того, плоды, обработанные красным светом, имели красновато-оранжевый цвет подобный цвету естественно созревших плодов, а Этефон способствовал жёлтой окраске. При использовании комбинации красного света и Этефона требуется 2–4 дня для полного окрашивания кожуры. Это значительно ускоряет выход плодов на рынок и увеличивает продолжительность реализации продукции. Синий свет такого эффекта не имел, что указывает на наличие у кумквата специфических сигнальных путей, реагирующих на разное освещение.

На раннеспелом мандарине ‘Сацума’ (*Citrus unshiu* Marc.) показана эффективность совместного использования красных светодиодов и этилена в накоплении каротиноидов в послеуборочный период [21]. Результаты показали, что освещение красным светом индуцировало накопление β-криптоксантина, транс- и 9-цис-виолаксантина, лютеина. При обработке этиленом увеличивалось содержание β-каротина и β-криптоксантина и уменьшалось накопление лютеина. При комбинированной обработке этиленом и красным светом наблюдалось одновременное увеличение экспрессии генов *CitPSY*, *CitPDS*, *CitZDS*, *CitCRTISO*, *CitLCYb1*, *CitLCYb2*, *CitLCYe*, *CitHYb* и *CitZEP*, что способствовало накоплению широкого круга каротиноидов, в том числе и лютеина, и окраске плодов, соответствующей более длительному естественному созреванию на дереве. В предыдущих опытах этих авторов также было показано, что синий светодиодный свет не оказывает существенного влияния на содержание каротиноидов и окраску плодов мандарина ‘Сацума’.

В опытах Z. Yuan [37] на этом же мандарине ‘Сацума’ показана эффективность использования комбинированного применения Этефона и синего света (450 нм) в ускорении пожелтения плодов. Предварительно охлаждённые плоды погружали в раствор Этефона концентрацией 1 000 мг/л на 1 мин, сушили на воздухе, а затем освещали в течение 10 ч синим светом (300 люкс). Наблюдалась повышенная экспрессия генов (*CitChlase*, *CitPao* и *CitRCCR*), связанных с катаболизмом хлорофилла, что привело к резко-

му уменьшению содержания хлорофиллов *a* и *b*. Происходило активное накопление лютеина, виолаксантина, β -криптоксантина и зеаксантина. Необработанные плоды через 9 дней хранения всё ещё оставались зелёными.

Проведено исследование влияния послеуборочного освещения синим светом на накопление фенольных соединений и развитие окраски кожицы плодов трёх сортов яблони. Яблоки собирали на стадии товарной зрелости и облучали синими светодиодами (пик 444 нм) при 8 °С в течение 7 дней [17]. Реакция на облучение зависела от сорта. Накопление антоцианов было наибольшим в яблоках сорта 'Айдаред'. При этом профиль антоцианов отличался от плодов с естественной окраской. У всех сортов увеличивалось общее количество флавоноидов, хлорогеновой кислоты и гликозидов кверцетина. У яблок сорта 'Фудзи' наблюдалась самая высокая активность фенилаланин-аммиак-лиазы.

На голубике не удалось получить эффекта синего света на качественные характеристики плодов, в том числе на окраску, связанную с накоплением антоцианов [33]. Это может быть связано с тем, что обрабатывались уже зрелые плоды, утратившие способность к биосинтезу антоцианов. О значении степени зрелости плодов для усиления синтеза пигментов свидетельствует и тот факт, что обработка синим светом незрелых зелёных плодов черники, близкородственной голубике, способствовала накоплению антоцианов в зрелых плодах [41].

Наиболее важным показателем товарного качества плодов черешни (*Prunus avium* L.) является цвет кожицы, которая содержит цианидин-3-О-глюкозид (Cy-3-glu) и цианидин-3-О-рутинозид (Cy-3-r) в качестве основных антоцианов, а также пеонидин-3-О-глюкозид, пеларгонидин 3-О-рутинозид и пеонидин 3-О-рутинозид в качестве второстепенных антоцианов, а также фенольные соединения. Ключевым ферментом их синтеза является фенилаланин-аммиак-лиаза (PAL). Хранение в течение 10 дней под светодиодами с синим светом значительно увеличивало содержание антоцианов, особенно производных цианидина, и улучшало цветовые параметры плодов. Не было значительного влияния на содержание аскорбиновой кислоты и фенольный профиль. Комбинированный бело-сине-зелёный свет вызывал аналогичные, но менее выраженные эффекты, тогда как облучение УФ-С не давало преимущество перед хранением в темноте. Обнаружены высоко значимые корреляции между содержанием антоцианов и PAL, с одной стороны, и цветовыми параметрами плодов [18]. Увеличение окраски кожицы под действием синего света показано также на плодах персика. Другим важным показателем созревания персика является размягчение плодов. Обработка синим светодиодом при 40 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ в течение 15 дней во время

хранения при 10 °С индуцировала более высокий уровень экспрессии генов биосинтеза этилена – *PpACO1* и *PpACS3* и повышала уровень транскриптов, связанных с восприятием этилена и передачей сигналов [13]. Эти данные подтверждают представление, что в климактерических плодах, к которым относится персик, контроль созревания в значительной степени зависит от ауторегуляции биосинтеза и модуляции действия этилена на уровне транскрипции.

У пурпурноплодных генотипов *Capsicum* содержание пигментов в плодах сначала повышается, а затем снижается при созревании. На стадии товарной спелости это красочные плоды с обилием фотохимических веществ, таких как хлорофилл, каротиноиды, флавоноиды и аскорбиновая кислота. Основным каротиноидом, ответственным за красный цвет окраски плодов перца, – это капсантин. Существуют также генотипы перца, которые дают привлекательные фиолетовые плоды из-за накопления антоцианов во время развития. Пути деградации антоцианов остаются менее изученными по сравнению с биосинтезом. Принято считать, что в этих процессах задействованы пероксидазы, полифенолоксидазы, глюкозидаза. Изучалась реакция этого временного накопления антоцианов в зависимости от интенсивности и спектрального состава света. Собранные плоды на зрелой пурпурной стадии освещали бело-красными светодиодами при плотности потока фотосинтетических фотонов 0 (темнота), 80, 160 и 320 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ или белый свет + 24 %, 57 %, 72 % или 99 % синего света (400–500 нм) в течение 28 дней. Интенсивность бело-красного света практически не влияла на содержание антоцианов. Увеличение доли синего света повышало уровень антоцианов за счёт прямой регуляции биосинтеза и замедления некоторых процессов, связанных с созреванием плодов, вероятно из-за подавления биосинтеза этилена. Это подтверждается кинетическим моделированием и более высокими уровнями экспрессии генов биосинтеза антоцианов *CaMYB*, *CaCHS*, *CaDFR*, *CaANS* и *CaUFGT*. Для будущих исследований авторы рекомендуют применять более высокую долю синего света на ранних этапах после сбора урожая или в качестве освещения в конце выращивания [20].

Устойчивость к патогенам. Повышение устойчивости патогенов к синтетическим фунгицидам и необходимость уменьшить пестицидную нагрузку вызывает растущий интерес к использованию света в качестве антимикробного агента. В литературе накоплен материал, свидетельствующий об эффективности синего света в подавлении заражения грибковыми заболеваниями [6, 35]. Обсуждаются липидная передача сигналов и участие этилена в этих процессах. Проведено из-

учение влияния света синих светодиодов на производство фенолов и этилена в плодах сладкого апельсина (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) в связи с резистентностью к наиболее важному послеуборочному патогену *Penicillium digitatum*, вызывающему зелёную плесневую гниль цитрусовых [Ballester]. Использовали различные квантовые потоки синего света в диапазоне 60–630 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Анализ ВЭЖК показал, что наиболее значимое увеличение содержания фенилпропаноидов произошло у фитоалексина скопарона через 3 дня после воздействия на плоды 630 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ в течение 18 часов. Несмотря на то, что жёсткий режим обработки увеличивал содержание скопарона почти в 8 раз, этот вариант был менее эффективным в повышении устойчивости к патогену. Увеличение выработки скопарона может отражать окислительный стресс в кожуре плода, подвергнувшегося избыточному воздействию света. Фенилпропаноиды в этой ситуации выступают в роли антиоксидантов и не играют решающей роли в индуцированной синим светом устойчивости к плесени. Синий свет может повышать активность фермента фенил-аммиак-лиазы (PAL), контролирующего скорость фенилпропаноидного пути, этилен замедляет активность PAL и метаболизм фенилпропаноидов. Гены, участвующие в биосинтезе этилена, по-разному регулировались синим светом. Авторы делают вывод, что этилен и фенилпропаноиды, в том числе скопарон, не принимают непосредственного участия в развитии устойчивости. В опытах с облучением синим светом (пиковая длина волны 430 нм) с интенсивностью 40 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ плодов голубики южной высокорослой ‘Star’ и голубики кроличьей ‘Арапа’ также не получено эффекта на качественные характеристики плодов и заболеваемость при инокуляции *Alternaria tenuissima* и *Colletotrichum acutatum* [7].

Выводы. Большие потери и ухудшение качества сочной продукции при хранении и транспортировке стимулирует научные исследования в области послеуборочной физиологии растений. Созревание плодов и его заключительный этап старение – сложный и генетически запрограммированный процесс, который приводит к многочисленным физиологическим, биохимическим и структурным изменениям цвета, вкуса, аромата, текстуры и питательной ценности. Эти изменения являются результатом скоординированной активации множественных регуляторных и биохимических путей транскрипции, на которые влияют эндогенные факторы и факторы окружающей среды. Проводимые исследования позволяют разрабатывать приёмы повышения лёжкости свежей плодово-овощной продукции с использованием ультрафиолетовой радиации в горметических дозах, выступающей в качестве абиотического стрессо-

ра, который включает защитные механизмы клеток и способствует сохранению, а порой и улучшению пищевых качеств за счёт накопления биологически активных веществ.

Перспективным является также использование импульсного света для обеззараживания и улучшения питательных и органолептических свойств хранящейся продукции. Однако надо отметить противоречивость накопленных данных и необходимость дальнейших исследований механизмов регуляции метаболизма при различных параметрах обработки.

Использование узкополосных светодиодов открывает широкий спектр регуляции метаболизма сочных плодов. Эффективным может быть как применение во время выращивания и формирования урожая, так и в послеуборочный период. Узкополосные светодиоды обладают не только высокой энергоэффективностью, но и возможностью тонкой настройки конкретных характеристик качества урожая, связанных с метаболитным составом, механическими свойствами и устойчивости к патогенам сочных плодов.

В условиях возрастающего давления сельскохозяйственного производства на окружающую среду и повышения устойчивости патогенов к химическим средствам защиты использование света является надежной зеленой стратегией снижения потерь при хранении сочной продукции.

Список литературы/References

1. Кошкин Е.И., Панфилова О.Ф. Физиологические основы селекции растений. М: РГАУ-МСХА, 2014, 228. [Koshkin Ye.I., Panfilova O.F. Physiological bases of plant breeding. M: RGAU-MSHA, 2014, 228. (In Rus)]. ISBN: 978-5-9675-1092-2.
2. Панфилова О.Ф., Пильщикова Н.В. Старение органов растения как реализация генетической программы развития, Субтропическое и декоративное садоводство. 2017; 61 : 174-180. [Panfilova O.F., Pilshchikova N.V. Aging of plant organs as the implementation of a genetic development program, Subtropical and ornamental horticulture. 2017; 61 : 174-180. (In Rus)].
3. Панфилова О.Ф., Пильщикова Н.В. Развитие цветка и сохранение декоративных качеств цветов лилии (*Lilium* L.) азиатских гибридов, Субтропическое и декоративное садоводство. 2018; 65 : 74-78. [Panfilova O.F., Pilshchikova N.V. Flower development and preservation of decorative qualities of lily flowers (*Lilium* L.) of Asian hybrids, Subtropical and ornamental horticulture. 2018; 65 : 74-78. (In Rus)]. DOI: 10.31360/2225-3068-2018-65-74-80.
4. Панфилова О.Ф., Пильщикова Н.В. Послеуборочная долговечность срезанных цветов в зависимости от условий освещения, Субтропическое и декоративное садоводство. 2021; 79 : 133-143. [Panfilova O.F., Pilshchikova N.V. Post-harvest durability of cut flowers depending on lighting conditions, Subtropical and ornamental horticulture. 2021; 79 : 133-143. (In Rus)]. DOI: 10.31360/2225-3068-2021-79-133-143.
5. Affandi F.Y., Verdonk J.C., Ouzounis Th., Ji Y., Woltering J., Schouten R.E. Far-red light during cultivation induces postharvest cold tolerance in tomato fruit, Postharvest Biology and Technology. 2019; 159 : 111019. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2019.
6. Alferez F., Liao H.-L., Burns J.K. Blue light alters infection by *Penicillium digitatum* in tangerines, Postharvest Biology and Technology. 2012; 63(1) : 11-15. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2011.08.001.

7. Ballester A.-R., Lafuente M.T. LED Blue Light-induced changes in phenolics and ethylene in citrus fruit: Implication in elicited resistance against *Penicillium digitatum* infection, *Food Chemistry*. 2017; 218 : 575-583. DOI: 10.1016/j.foodchem.2016.09.089.
8. Bantis F., Dangitsis Ch., Siomos A.S., Koukounaras A. Light Spectrum Variably Affects the Acclimatization of Grafted Watermelon Seedlings While Maintaining Fruit Quality, *Horticulture*. 2022; 8(10). DOI: 10.3390/horticulturae8010010.
9. Casado S.G., Lopez-Gamez S., Martin-Belloso O., Soliva-Fortuny R. Pulsed light of near-infrared and visible light wavelengths induces the accumulation of carotenoids in tomato fruits during post-treatment time, *Journal of Food Science*. 2022; 87(5). DOI: 10.1111/1750-3841.16270.
10. Collings E.R., Alamar Gavidia M.C., Cools K., Redfern S., Terry L.A. Effect of UV-C on the physiology and biochemical profile of fresh *Piper nigrum* berries, *Postharvest Biol Technol*. 2018; 136 :161-165. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2017.11.007.
11. Denoya G.I. Effects of postharvest pulsed light treatments on the quality and antioxidant properties of persimmons during storage, *Postharvest Biology and Technology*. 2020; DOI: 10.1016/j.postharvbio.2019.111055.
12. Ganganelli I., Agostini M.C.M., Galatro A., Grozef G.E.G. Specific wavelength LED light pulses modify vitamin C and organic acids content in raspberry and blackberry fruit during postharvest, *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. Published online: 24 Feb 2023. DOI: 10.1080/14620316.2023.2180438.
13. Gong D., Cao Sh., Sheng T., Shao J., Song Ch., Wo F., Chen W., Yang Z. Effect of blue light on ethylene biosynthesis, signaling and fruit ripening in postharvest peaches, *Scientia Horticulturae*. 2015; 197 : 657-664. DOI: 10.1016/j.scienta.2015.10.034.
14. Gong J., Yang H., Xu Y., Zeng Y., Liu P., Chen Ch., Wang P. Differential regulation of red light- and ethphon-induced greening in postharvest kumquat fruit, *Postharvest Biology and Technology*. 2023; 198 : 112264. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2023.112264.
15. Hua X., Li T., Wu C., Zhou D., Fan G., Li X., Cong K., Yan Z., Wu Z. Novel physical treatments (Pulsed light and cold plasma) improve the quality of postharvest apricots after long-distance simulated transportation, *Postharvest Biology and Technology*. 2022; 194 : 108711. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2022.112098.
16. Jiang L., Chen X., Gu X., Deng M., Li X., Zhou A., Suo M., Gao W., Lin Y., Wang Y. et al. Light Quality and Sucrose-Regulated Detached Ripening of Strawberry with Possible Involvement of Abscisic Acid and Auxin Signaling, *Int. J. Mol. Sci*. 2023; 24(6) : 5681. DOI: 10.3390/ijms24065681.
17. Kokalj D., Zlatic E., Cigic B., Kobav B., Vidrih R. Postharvest flavonol and anthocyanin accumulation in three apple cultivars in response to blue-light-emitting diode light, *Scientia Horticulturae*. 2019; 257. DOI: 10.1016/j.scienta.2019.108711.
18. Kokalj D., Zlatic E., Cigic B., Vidrih R. Postharvest light-emitting diode irradiation of sweet cherries (*Prunus avium* L.) promotes accumulation of anthocyanins, *Postharvest Biology and Technology*. 2019; 148 : 192-199. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2018.11.011.
19. Leidy A., Ortiz C., Matias O.Cr., Magali D., Rodoni L.M., Marcos C.P., Roberto V.A. Role of UV-C irradiation scheme on cell wall disassembly and surface mechanical properties in strawberry fruit, *Postharvest Biology and Technology*. 2019; 150 : 122-128. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2019.01.002.
20. Liu Y., Schouten R.E., Tikunov J., Liu X., Visser G.F., Tan F., Bovy A., Marcelis L.F.M. Blue light increases anthocyanin content and delays fruit ripening in purple pepper fruit, *Postharvest Biology and Technology*. 2022; 192. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2022.112024.
21. Ma G., Zhang L., Kato M., Yamawaki K., Kiriiwa Y., Yahata M., Ikoma Y., Matsumoto H. Effect of the combination of ethylene and red LED light irradiation on carotenoid accumulation and carotenogenic gene expression in the flavedo of citrus fruit, *Postharvest*

- Biology and Technology. 2015; 99 : 99-104. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2014.08.002.
22. Noelia C., Lorena M.-Z., Artés-Hernández Francisco A.-H. Postharvest UV radiation enhanced biosynthesis of flavonoids and carotenes in bell peppers, *Postharvest Biology and Technology*. 2022; 184 : 111774. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2021.111774.
23. Ntagkas N., de Vos R.C.H., Woltering E.J., Nicole C.C.S., Labrie C., Marcelis L.F.M. Modulation of the Tomato Fruit Metabolome by LED Light, *Metabolites*. 2020. 26; 10(6) : 266. DOI: 10.3390/metabo10060266.
24. Nuratika T., Sheikh M., Phebe D., Mohd G.H., Jugah K. Biochemical and cell wall ultrastructural changes in crown tissue of banana (*MusaAAA 'Berangan'*) fruit as mediated by UVC irradiation against crown rot fungal infection, *Postharvest Biology and Technology*. 2017; 128 : 144-152. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2017.02.004.
25. Ramanan R., Barba F.J., Lorenzo J.M., López-Fernández O., Muneke P.E.S., Roohinejad Sh., Sant'Ana A.S., Tiwari B.S. Recent advances in the application of pulsed light processing for improving food safety and increasing shelf life, *Trends in Food Science & Technology*. 2019; 88 : 67-79. DOI: 10.1016/j.tifs.2019.03.010.
26. Scott G., Dickinson M., Shama G., Rupar M. A comparison of the molecular mechanisms underpinning high-intensity, pulsed polychromatic light and low-intensity UV-C hormesis in tomato fruit, *Postharvest Biology and Technology*. 2018; 137 : 137-155. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2017.10.017.
27. Shipman E.N., Yu J., Zhou J., Albornoz K., Beckles D.M. Can gene editing reduce post-harvest waste and loss of fruit, vegetables, and ornamentals? *Horticulture Research*. 2019; 8(1). DOI: 10.1038/s41438-020-00428-4.
28. Souza M., Artés F., Jemni M., Artés-Hernández F., Martínez-Hernández G.B. Combined effect of UV-C and passive modified atmosphere packaging to preserve the physico-chemical and bioactive quality of fresh figs during storage, *Postharvest Biology and Technology*. 2022; 194 : 112106. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2022.112106.
29. Trivellini A., Toscano S., Romano D., Ferrante A. The Role of Blue and Red Light in the Orchestration of Secondary Metabolites, Nutrient Transport and Plant Quality, *Planta*. 2023; 12(10) : 2026. DOI: 10.3390/plants12102026.
30. VarRamella M., Pateiro M., Gavahian M., Franco D., Zhang W., Khaneghah A.M., Guerrero-Sánchez J., Lorenzo J.M. Impact of pulsed light processing technology on phenolic compounds of fruits and vegetables, *Trends in Food Science & Technology*. 2021; 115 : 1-11. DOI: 10.1016/j.tifs.2021.06.037.
31. Vrebalov J., Ruezinsky D., Padmanabhan V., White R., Medrano D., Drake R. A MADS-box gene necessary for fruit ripening at the tomato ripening-inhibitor (*rin*) locus, *Science*. 2002; 296 : 343-346.
32. Wang Y., Lu Q., Li B., Si Y., Yuqing Wang Y., Sun J., Yuan H., Aide Wang A. LED white light-activated transcription factor *MdHY5* inhibits ethylene biosynthesis during apple fruit ripening, *Postharvest Biology and Technology*. 2023; 202 : 112372. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2023.
33. Wang Yi.-W., Ludwig H.D., Scherm H., van Lersel M.W., Nambeesan S.U. Blue Light Does Not Affect Fruit Quality or Disease Development on Ripe Blueberry Fruit During Postharvest Cold Storage *Horticulture*. 2020; 6(4) : 59. DOI: 10.3390/horticulturae6040059.
34. Wanli Zh., Haitao J., Jiankang C., Weibo J. UV-C treatment controls brown rot in post-harvest nectarine by regulating ROS metabolism and anthocyanin synthesis, *Postharvest Biology and Technology*. 2021; 180 : 111613. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2021.111613.
35. Wu Q., Zhou Y., Zhang Zh., Li T., Jiang Y., Gao H., Yun Z. Effect of blue light on primary metabolite and volatile compound profiling in the peel of red pitaya, *Postharvest Biology and Technology*. 2020; 160 : 111059. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2019.111059.
36. Xu F., Shi L., Chen W., Cao Sh., Su X., Yang Z. Effect of blue light treatment on fruit quality, antioxidant enzymes and radical-scavenging activity in strawberry fruit, *Scientia Horticulturae*. 2014; 15 : 181-186. DOI: 10.1016/j.scienta.2014.06.012.
37. Yuan Z., Deng L., Yin B., Yao Sh., Zeng K. Effects of blue LED light irradiation on pig-

ment metabolism of ethephon-degreened mandarin fruit, *Postharvest Biology and Technology*. 2017; 134 : 45-54. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2017.08.005.

38. Zhang L., Ma G., Yamawaki K., Ikoma Y., Matsumoto H., Yoshioka T., Ohta S., Rato M. Effect of blue LED light intensity on carotenoid accumulation in citrus juice sacs, *Journal of Plant Physiology*. 2015; 188(1) : 58-63. DOI: 10.1016/j.jplph.2015.09.006.

39. Zhang Y., Ntagkas N., Fanourakis D., Tsaniklidis G., Zhao J., Cheng R., Yang Q., Li T. The role of light intensity in mediating ascorbic acid content during postharvest tomato ripening: A transcriptomic analysis, *Postharvest Biology and Technology*. 2021; 180 : 111622. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2021.111622.

40. Zhifang J., Mingfeng X., Jufang D., Yun Z., Panpan L., Yidie H., Juan H., Yanjun Y., Jun N., Maojun X. UV-B pre-irradiation induces cold tolerance in tomato fruit by SIU-VR8-mediated upregulation of superoxide dismutase and catalase, *Postharvest Biology and Technology*. 2022; 185 : 111777. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2021.111777.

41. Zoratti L., Sarala M., Carvalho E., Karppinen K., Martens S., Giongo L., Häggman H., Jaakola L. Monochromatic light increases anthocyanin content during fruit development in bilberry, *BMC Plant Boil*. 2014; 14 : 377.

LIGHT IN POST-HARVEST PHYSIOLOGY OF JUICY FRUITS

Panfilova O.F.

*Russian State Agrarian University – K.A. Timiryazev
Moscow Agricultural Academy,
Moscow, Russia, e-mail: panfilova.of@yandex.ru*

Reducing losses and waste of horticultural products is a priority task in the problem of food supply. Modern chains, duration of supply and storage of products make it difficult to preserve the quality of juicy fruits, whose vital activity does not stop during the post-harvest period. The review paper examines modern ideas about the genetic and hormonal regulation of metabolism during fruit maturation and aging, as well as about the participation of antioxidant systems, accumulation of secondary metabolites and their role in increasing shelf life. Special attention is paid to the colouring and mechanical properties of fruits. The influence of light's intensity and spectral composition on the commercial quality of products is analyzed. The developed technologies for preserving the quality of products using an adjustable light medium are presented. The possibilities of using ultraviolet and pulsed illumination for disinfection, activation of flavonoid biosynthesis and for protection from abiotic stresses, including damage during cold, storage and from vibrations, are shown. The use of narrow-band LED lighting made it possible to regulate a more subtle and directional yield quality formation and juicy fruits' vital activity in the post-harvest period. The influence of different light spectral composition on the genes' expression which are involved in the transmission of light signals, as well as hormonal complex, metabolome changes, accumulation of antioxidants and development and preservation of fruit colour are considered. The efficiency of using white LEDs with the addition of blue or red sections of the spectrum, including regulatory high-beam red light, is shown.

Key words: antioxidants, post-harvest physiology, LEDs, aging, juicy fruits, shelf life, keeping quality, metabolomics, light regulation, light spectrum.