Journal of Medicinal Plants Biotechnology

JMPB

University of Zanjan

Review Article

Application of light as an abiotic elicitor in plant tissue culture and secondary metabolite production

Arman Haghnazari [1*] ***Mohammadreza Azimi*** [2] ***Ali Ammarellou*** [3]

1. University of Zanjan, Iran.*

2. Faculty of Agriculture, University of Zanjan, Iran.

3. Research Institute of Modern Biological Techniques, University of Zanjan, Iran.

ARTICLE INFO

Article history

Submitted: 2026-10-03

Revised: 2026-08-26

Accepted: 2026-10-13

KEYWORDS

Light elicitation, In vitro culture, Photoreceptom, Medicinal plants.

ABSTRACT

Light elicitation is an emerging and controllable approach for stimulating secondary metabolite production in in vitro plant cultures. Despite the broad importance of compounds such as phenolics, flavonoids, terpenoids, and alkaloids in the pharmaceutical, food, cosmetic, and agricultural industries, their production in cell, callus, and organ cultures is often limited because of the absence of natural stress conditions. In addition to serving as an energy source for photosynthesis, light acts as an important environmental signal that regulates plant growth, morphogenesis, gene expression, and metabolic pathways through photoreceptors such as phytochromes, cryptochromes, phototropins, and UVR8. This review examines the effects of light spectral quality, irradiance intensity, photoperiod, and ultraviolet radiation on the production of secondary metabolites in plant tissue culture systems. The transition from fluorescent lamps to light-emitting diode (LED) systems has enabled precise control of light wavelength, intensity, and spectral composition, thereby facilitating the development of specific light recipes for individual plant species and target metabolites. Blue light, mainly through activation of cryptochrome-dependent signaling networks, HY5, and MYB family transcription factors, is associated with stimulation of the phenylpropanoid pathway and the accumulation of phenolic and flavonoid compounds. Red light, mediated by phytochromes, modulates photosynthetic performance, morphogenesis, and, in certain species, terpenoid and alkaloid biosynthetic pathways. Green light and combined red–blue light treatments may also induce specific and, in some cases, synergistic responses.

* Corresponding author: Arman Haghnazari

✉ E-mail: *arman.2423224@gmail.com*

CC BY

مجله زیست فناوری گیاهان دارویی

JMPB

مقاله مروری

کاربرد نور به‌عنوان الیسیتور غیرزیستی در کشت بافت گیاهی و تولید متابولیت‌های ثانویه

آرمان حق نظری * ۱ ، محمدرضا عظیمی ۲ ، علی عمارلو ۳ .

*۱. دانشجوی دکتری تخصصی، دانشگاه زنجان.

۲. دانشیار گروه تولید و ژنتیک گیاهی دانشکده کشاورزی دانشگاه زنجان ، ایران.

۳.دانشیار پژوهشکده فناوری‌های نوین زیستی دانشگاه زنجان، ایران .

اطلاعات مقاله

تاریخچه مقاله

دریافت: ۱۴۰۵-۰۶-۰۴

بازنگری: ۱۴۰۵-۰۷-۱۱

پذیرش: ۱۴۰۵-۰۷-۲۱

چکیده: الیسیتاسیون نوری یکی از رویکردهای نوین و قابل کنترل برای تحریک تولید متابولیت‌های ثانویه در کشت‌های درون‌شیشه‌ای گیاهی است. با وجود اهمیت گسترده ترکیباتی مانند فنولیک‌ها، فلاونوئیدها، ترپنوئیدها و آلکالوئیدها در صنایع دارویی، غذایی، آرایشی و کشاورزی، تولید این ترکیبات در کشت‌های سلولی، کالوسی و اندامی، اغلب به دلیل فقدان تنش‌های طبیعی، در سطح پایینی قرار دارد. نور، افزون بر نقش خود به‌عنوان منبع انرژی فتوسنتزی، پیام محیطی مهمی است که از طریق گیرنده‌هایی مانند فیتوکروم‌ها، کریپتوکروم‌ها، فوتوتروپین‌ها و UVR8، رشد، مورفوژنز، بیان ژن و مسیرهای متابولیکی را تنظیم می‌کند. در این مقاله مروری، اثر کیفیت طیفی، شدت تابش، فتوپریود و پرتوهای فرابنفش بر تولید متابولیت‌های ثانویه در سیستم‌های کشت بافت بررسی شده است. گذار از لامپ‌های فلورسنت به سامانه‌های LED امکان کنترل دقیق طول موج، شدت و نسبت طیفی نور را فراهم کرده و زمینه طراحی نسخه‌های نوری اختصاصی برای هرگونه و متابولیت هدف را ایجاد کرده است. نور آبی عمدتاً از طریق فعال‌سازی شبکه‌های وابسته به کریپتوکروم، HY5 و عوامل رونویسی خانواده MYB، با تحریک مسیر فنیل‌پروپانوئیدی و تجمع ترکیبات فنولی و فلاونوئیدی، ارتباط دارد. نور قرمز نیز با واسطه فیتوکروم‌ها، وضعیت فتوسنتزی، مورفوژنز و در برخی گونه‌ها، مسیرهای ترپنوئیدی و آلکالوئیدی را تعدیل می‌کند. نور سبز و ترکیب‌های قرمز و آبی نیز می‌توانند پاسخ‌های اختصاصی و گاه هم‌افزا ایجاد کنند.

واژگان کلیدی:

الیسیتاسیون نوری، کشت درون‌شیشه‌ای، گیرنده‌های نوری، گیاهان دارویی.

*نویسنده مسئول: آرمان حق نظری

✉ arman.2423224@gmail.com

Journal homepage: jmpb.znu.ac.ir

CC BY

مقدمه

گیاهان در طی میلیون‌ها سال تکامل، با وجود ثابت بودن نسبی جایگاه خود، مجموعه‌ای پیچیده از سازوکارهای دفاعی و سازشی را برای مقابله با تغییرات محیطی به وجود آورده‌اند. یکی از مهم‌ترین این سازوکارها، توانایی سنتز طیف گسترده‌ای از ترکیبات شیمیایی است که معمولاً با عنوان متابولیت‌های ثانویه شناخته می‌شوند. متابولیت‌های اولیه، مانند کربوهیدرات‌ها، اسیدهای آمینه و لیپیدهای ساختاری، برای رشد، نمو و بقای پایه گیاه ضروری هستند؛ در حالی که متابولیت‌های ثانویه به‌طور مستقیم در فرایندهای حیاتی اولیه مشارکت ندارند. با این حال، این ترکیبات در برقراری ارتباط گیاه با محیط پیرامون، ازجمله دفاع در برابر گیاه‌خواران، مقاومت در برابر پاتوژن‌های میکروبی، جذب گرده‌افشان‌ها و حفاظت در برابر تنش‌های غیرزیستی، مانند پرتوهای زیان‌بار خورشیدی و خشکی، نقش مهمی ایفا می‌کنند (Edreva *et al.*, 2008). متابولیت‌های ثانویه گیاهی عمدتاً در گروه‌های بزرگی مانند ترکیبات فنولیک، فلاونوئیدها، ترپنوئیدها و آلکالوئیدها، طبقه‌بندی می‌شوند (Pichersky & Raguso, 2018). جوامع انسانی نیز از گذشته این ترکیبات زیست‌فعال را استفاده کرده‌اند. امروزه بخش قابل توجهی از صنایع داروسازی، آرایشی و بهداشتی، غذایی و تولید آفت‌کش‌های زیستی، بر استفاده از متابولیت‌های ثانویه گیاهی استوار هستند. ترکیبات ضدسرطان، مسکن‌ها، آنتی‌اکسیدان‌ها و داروهای تعدیل‌کننده سیستم ایمنی، تنها نمونه‌هایی از کاربردهای این مجموعه گسترده فیتوشیمیایی هستند. با افزایش تقاضای جهانی برای این ترکیبات، تأمین آن‌ها از طریق کشاورزی سنتی و برداشت از رویشگاه‌های طبیعی، با محدودیت‌های متعددی روبه‌رو شده است. تغییرات اقلیمی، تخریب زیستگاه‌ها، خطر انقراض برخی گونه‌های دارویی، نوسان کیفیت و مقدار مواد مؤثره در اثر تفاوت‌های فصلی و جغرافیایی و همچنین گسترش آفات و بیماری‌ها، تولید پایدار این ترکیبات را با مشکل مواجه می‌کند. در چنین شرایطی، فناوری‌های کشت بافت گیاهی در محیط درون‌شیشه‌ای به‌عنوان روشی کنترل‌پذیر، پایدار و بالقوه مقیاس‌پذیر مورد توجه قرار گرفته‌اند. کشت سلول، بافت و اندام گیاهی در محیط‌های کنترل‌شده، امکان تولید مستقل از فصل متابولیت‌های ثانویه را فراهم می‌کند و می‌تواند یکنواختی بیشتری در کیفیت محصول ایجاد نماید. با وجود این مزایا، سلول‌ها و بافت‌های گیاهی کشت‌شده در شرایط استریل و نسبتاً مطلوب، معمولاً در معرض پاتوژن‌ها و بسیاری از تنش‌های طبیعی قرار ندارند. از این رو مسیرهای دفاعی و بیوسنتزی مرتبط با تولید متابولیت‌های ثانویه در آن‌ها اغلب در سطح پایینی فعالیت می‌کنند؛ به بیان دیگر، بخشی از ظرفیت دفاعی و متابولیکی این بافت‌ها در شرایط کشت درون‌شیشه‌ای در وضعیت کم‌فعال یا خاموش قرار دارند. برای غلبه بر این محدودیت، از فرایندی با عنوان الیسیتاسیون استفاده می‌شود. در الیسیتاسیون محرک‌های فیزیکی، شیمیایی یا زیستی که الیسیتور نامیده می‌شوند، به‌منظور شبیه‌سازی شرایط تنش به محیط کشت اعمال می‌گردند. این محرک‌ها می‌توانند سامانه‌های دفاعی سلول را فعال و مسیرهای بیوسنتزی متابولیت‌های ثانویه را تحریک کنند (Vasconsuelo & Boland, 2007; Zhao *et al.*, 2005).

الیسیتورها معمولاً به دو گروه زیستی و غیرزیستی تقسیم می‌شوند. عصاره‌ها یا اجزای حاصل از قارچ‌ها و باکتری‌ها در گروه الیسیتورهای زیستی قرار می‌گیرند؛ در حالی که فلزات سنگین، شوک حرارتی و تیمارهای نوری، نمونه‌هایی از الیسیتورهای غیرزیستی هستند. میان این عوامل، نور یکی از مهم‌ترین و قابل کنترل‌ترین تنظیم‌کننده‌ها در سامانه‌های کشت بافت به‌شمار می‌رود. نور در زیست‌شناسی گیاه فقط منبع انرژی برای واکنش‌های فتوسنتزی نیست، بلکه به‌عنوان پیام محیطی مهم رشد، نمو، تمایز سلولی یا مورفوژنز و متابولیسم را از جوانه‌زنی بذر تا مرحله پیری تنظیم می‌کند (Kami *et al.*, 2010). گیاهان برای دریافت و

تفسیر اطلاعات مربوط به محیط نوری، شبکه‌ای از گیرنده‌های نوری را در اختیار دارند. فیتوکروم‌ها عمدتاً نور قرمز و فروسرخ را دریافت می‌کنند، کریپتوکروم‌ها و فوتوتروپین‌ها در درک نور آبی نقش دارند و UVR8 گیرنده اختصاصی شناخته‌شده برای UV-B است. هنگامی که ویژگی‌های محیط نوری، ازجمله کیفیت یا طول موج، کمیت یا شدت و شار فوتونی فتوسنتزی و دوره نوری یا فتوپریود تغییر می‌کند، این گیرنده‌ها فعال می‌شوند و مجموعه‌ای از مسیرهای پیام‌رسانی درون‌سلولی را به جریان می‌اندازند. پیامد این فرایند، تغییر در بیان ژن‌های مرتبط با رشد، فتوسنتز و مسیرهای متابولیک مختلف است (Jenkins, 2014).

شواهد پژوهشی نشان می‌دهند که دست‌کاری محیط نوری در سامانه‌های کنترل‌شده می‌تواند مقدار ترکیبات ارزشمند گیاهی را افزایش دهد؛ برای نمونه، تنظیم دقیق شرایط نوری در محیط‌های کنترل‌شده موجب افزایش محتوای آلکالوئیدهای تروپان، به‌ویژه هیوسیامین و اسکوپولامین، در برخی گیاهان دارویی شده است (Gu *et al*., 2025). همچنین کیفیت نور می‌تواند رشد و تجمع فلاونوئیدها را در گیاهان دارویی زیرآشکوب جنگل تحت تأثیر قرار دهد (Ma *et al*., 2024). در دهه‌های گذشته، لامپ‌های فلورسنت منبع نوری غالب در اتاق‌های رشد و محیط‌های کشت بافت بودند. این لامپ‌ها با وجود کاربرد گسترده، محدودیت‌هایی نیز داشتند. طیف نوری این لامپ‌ها تفکیک‌ناپذیر و فاقد قابلیت تنظیم دقیق طول موج‌های خاص برای تحریک اختصاصی گیرنده‌های نوری است؛ بنابراین، بخش قابل توجهی از انرژی تابشی ممکن است در طول موج‌هایی منتشر شود که برای تحریک گیرنده‌های نوری یا مسیر متابولیکی مورد نظر مناسب نیستند. تولید حرارت، افزایش تبخیر از ظروف کشت و احتمال بروز ناهنجاری‌های فیزیولوژیک، ازجمله شیشه‌ای شدن، از دیگر مشکلات مرتبط با استفاده از این منابع نوری محسوب می‌شود؛ افزون بر این، مصرف انرژی آن‌ها در سامانه‌های بزرگ‌مقیاس می‌تواند از نظر اقتصادی نامطلوب باشد (Bantis *et al*., 2018).

ظهور فناوری دیودهای ساطع‌کننده نور یا LED، تحول مهمی در زیست‌فناوری گیاهی و سامانه‌های کشت درون‌شیشه‌ای ایجاد کرد. LEDها امکان تولید نور در نوارهای طیفی باریک و مشخص را فراهم می‌کنند و به پژوهشگر اجازه می‌دهند طول موج‌های مورد نیاز را با دقت بیشتری انتخاب و ترکیب کند. این ویژگی امکان هماهنگ کردن محیط نوری با طیف جذب گیرنده‌های نوری گیاه، ازجمله فیتوکروم‌ها و کریپتوکروم‌ها را افزایش می‌دهد. LEDها همچنین طول عمر کاری بالایی دارند، ابعاد کوچک آن‌ها امکان طراحی سامانه‌های نوری متراکم را فراهم می‌کند و حرارت تشعشعی کمتری به بافت‌های کشت‌شده منتقل می‌کنند. در نتیجه، خطر تنش گرمایی در ریزنمونه‌های حساس کاهش می‌یابد (Bello-Bello *et al*., 2017)؛ افزون بر این، در بسیاری از سامانه‌های LED می‌توان شدت نور را با تغییر جریان الکتریکی با دقت مناسبی تنظیم کرد (Shukla *et al*., 2017). مطالعات مختلف، تفاوت LEDها را در مقایسه با منابع نوری متداول، هم از نظر صفات مورفولوژیک و هم از نظر پاسخ‌های بیوشیمیایی گیاه، نشان داده‌اند؛ البته اثر کیفیت طیفی، بر فتوسنتز، رشد و بیوسنتز متابولیت‌ها به گونه گیاهی، نوع بافت و شرایط کشت، وابسته است. در یکی از مطالعات اولیه روی گیاهچه کاهو (*Lactuca sativa*)، استفاده از نور قرمز LED همراه با نور آبی فلورسنت، از نظر شکل، رنگ و بافت برگ، تفاوت نامطلوبی با لامپ فلورسنت سفید سرد ایجاد نکرد؛ در حالی که کارایی مصرف انرژی در سامانه LED بیشتر بود (Bula *et al*., 1991). در سال‌های اخیر، توجه پژوهشگران از بررسی صرف صفات رشدی به سمت مطالعه تجمع متابولیت‌های ثانویه نیز معطوف شده است؛ برای مثال، مطالعه روی افسنتین (*Artemisia absinthium*) نشان داد که کیفیت نور می‌تواند تجمع متابولیت‌ها را تغییر دهد؛ به‌گونه‌ای که طول موج‌های خاص موجب افزایش معنی‌دار محتوای تام ترکیبات فنولیک، فلاونوئیدی و کاروتنوئیدها در کالوس شدند (Tariq *et al*., 2014). پاسخ گیاهان به نورهای تک‌رنگ

نیز یکسان نیست. در کشت درون‌شیشه‌ای ارکیده *Oncidium*، نور آبی LED موجب افزایش محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی شد؛ در حالی که نور قرمز به‌طور اختصاصی تجمع نشاسته را افزایش داد (Mengxi *et al*., 2011). این تفاوت نشان می‌دهد که طول موج‌های مختلف می‌تواند توزیع کربن و جریان مواد را به سمت مسیرهای متابولیکی متفاوت هدایت کند. نور آبی LED در بسیاری از مطالعات به‌عنوان محرکی مؤثر برای تولید ترکیبات فنولیک و فلاونوئیدی معرفی شده است. در *Rehmannia glutinosa*، نور آبی LED علاوه بر بهبود برخی شاخص‌های رشد گیاهچه، ترکیبات فنلی کل، فلاونوئیدها و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی را نیز افزایش داد (Manivannan *et al*., 2015). ترکیب نور قرمز و آبی نیز در برخی گونه‌ها نتایج مطلوبی ایجاد کرده است. در گل داوودی (*Chrysanthemum*)، استفاده از LED موجب بهبود نرخ خالص فتوسنتز و افزایش تراکم روزنه‌های برگ در مقایسه با برخی منابع نوری متداول شد. چنین تغییراتی می‌تواند از طریق افزایش تأمین پیش‌سازهای کربنی، بر تولید متابولیت‌های ثانویه اثر بگذارد (Kim *et al*., 2004). به‌طور مشابه، نسبت‌های متفاوت شار فوتونی نور آبی و قرمز در نشاهای گوجه‌فرنگی، پاسخ‌های فیزیولوژیک مطلوب‌تری (افزایش ۳۶ تا ۳۹ درصدی ماده خشک، بهبود فشردگی بوته، تحریک سنتز آنتوسیانین و افزایش ۱۷۲ درصدی کارایی رشد بر واحد انرژی مصرفی) نسبت به نور فلورسنت سفید سرد ایجاد کردند (Hernández *et al*., 2016)؛ بنابراین، جایگزینی فلورسنت با LED صرفاً تغییر منبع روشنایی نیست، بلکه امکان طراحی نسخه‌های نوری یا light recipes را برای تنظیم رشد و تولید ترکیبات فیتوشیمیایی فراهم می‌کند.

یکی از زمینه‌های مهم در الیسیتاسیون نوری، استفاده از پرتوهای فرابنفش است. تابش فرابنفش در محدوده ۱۰۰ تا ۴۰۰ نانومتر قرار دارد و بر اساس طول موج و سطح انرژی معمولاً به سه باند UV-A، UV-B و UV-C تقسیم می‌شود. در گذشته، UV عمدتاً به‌عنوان عامل تنش‌زای مخرب در نظر گرفته می‌شد. اسیدهای نوکلئیک، پروتئین‌ها، لیپیدهای غشایی و دستگاه فتوسنتزی، ازجمله اهداف اصلی آسیب ناشی از این تابش هستند. این آسیب‌ها می‌توانند شامل ایجاد دایمرهای تیمین در DNA، تغییر ساختار پروتئین‌ها، پرواکسیداسیون لیپیدها و اختلال در عملکرد فتوسنتز باشند؛ زیرا بسیاری از مولکول‌های زیستی دارای گروه‌های آروماتیک هستند که تابش فرابنفش را جذب می‌کنند (Hollósy, 2002). با پیشرفت شناخت فیزیولوژی و مولکولی گیاهان، مشخص شد که UV در مقادیر کنترل‌شده، به‌ویژه UV-B، فقط عامل آسیب نیست و می‌تواند به‌عنوان سیگنال مورفوژنیک عمل کند (Jansen, 2002). گیاهان برای حفاظت از بافت‌های حساس در برابر تابش فرابنفش، سازوکارهای مختلفی دارند که یکی از مهم‌ترین آن‌ها، فعال شدن مسیر فنیل‌پروپانوئیدها است. در پاسخ به UV، تولید ترکیباتی مانند اسیدهای فنولیک و فلاونوئیدها افزایش می‌یابد. این ترکیبات که می‌توانند در واکوئل سلول‌های اپیدرمی تجمع پیدا کنند، به دلیل داشتن حلقه‌های آروماتیک، توانایی جذب تابش فرابنفش را دارند و از نفوذ پرتوهای آسیب‌رسان به لایه‌های زیرین، به‌ویژه مزوفیل، جلوگیری می‌کنند (Takeuchi *et al*., 2007). این سازوکار حفاظتی را می‌توان در شرایط کنترل‌شده کشت بافت برای افزایش تولید ترکیبات دارویی به کار گرفت؛ برای نمونه، تابش کنترل‌شده UV-B به‌عنوان الیسیتور تجمع ترکیبات فنولیک زیست‌فعال، می‌تواند کاجانین‌استیلبن اسید (cajaninstilbene acid) و فلاونوئیدهایی نظیر اورینتین و ویتکسین را افزایش دهد (Gai *et al*., 2022). پاسخ به UV همچنین با شبکه‌های هورمونی گیاه ارتباط دارد. استریگولاکتون‌ها به‌عنوان گروهی از هورمون‌های گیاهی می‌توانند در تجمع اسیدهای فنولیک نقش تعدیل‌کننده داشته باشند و از طریق تنظیم پاسخ‌های دفاعی، تحمل گیاه را نسبت به تنش UV-B افزایش دهند (Zhou *et al*., 2025).

در مجموع، ترکیب فناوری‌های نوری جدید، مانند LED،

با شناخت گیرنده‌های نوری، مسیرهای انتقال پیام و ارتباط آن‌ها با تنظیم‌کننده‌های رشد، امکان مهندسی دقیق‌تر محیط کشت درون‌شیشه‌ای را فراهم کرده است. با این حال، تعیین طیف مناسب، شدت بهینه، مدت تابش و فتوپریود مناسب، همچنان به گونه گیاهی، نوع ریزنمونه، مرحله رشد، ترکیب محیط کشت و وضعیت هورمونی، وابسته است. همچنین پاسخ متابولیکی حاصل از تیمار نوری ممکن است با پاسخ رشدی آن یکسان نباشد. از این رو، ارزیابی هم‌زمان رشد، زیست‌توده، محتوای متابولیت هدف و شاخص‌های تنش برای طراحی پروتکل مناسب، ضروری است. با وجود افزایش شمار مطالعات در زمینه الیسیتاسیون نوری، اطلاعات موجود همچنان در مقالات پراکنده است و در بسیاری از موارد، مقایسه مستقیم میان پژوهش‌ها به دلیل تفاوت در گونه، نوع کشت، شدت تابش، واحدهای گزارش نور و روش‌های سنجش، دشوار است. از این رو، یکپارچه‌سازی انتقادی یافته‌ها می‌تواند به شناسایی الگوهای مشترک و محدودیت‌های موجود کمک کند. بر همین اساس، هدف این مقاله مروری، بررسی تأثیر کیفیت‌های مختلف نور، با تأکید بر سامانه‌های LED و تابش‌های UV، همچنین شدت نور و فتوپریود بر تحریک و تنظیم بیوسنتز متابولیت‌های ثانویه در کشت‌های درون‌شیشه‌ای است. در این بررسی، سازوکارهای دریافت نور در سلول‌های گیاهی، ارتباط گیرنده‌های نوری با مسیرهای پیام‌رسانی و تعامل آن‌ها با فیتوهورمون‌ها، مورد توجه قرار می‌گیرد. این رویکرد می‌تواند مبنایی برای طراحی پروتکل‌های نوری اختصاصی و افزایش بازده تولید ترکیبات فیتوشیمیایی در پژوهش‌های زیست‌فناوری و کاربردهای دارویی باشد.

مسیرهای پیام‌رسانی و گیرنده‌های نوری در تنظیم متابولیسم ثانویه

در گیاهان، محرک‌های نوری از طریق گیرنده‌های نوری تخصصی دریافت و به شبکه‌ای از پاسخ‌های رونویسی، پروتئینی و هورمونی منتقل می‌شوند. فیتوکروم‌ها عمدتاً نور قرمز و قرمز دور را دریافت می‌کنند، کریپتوکروم‌ها و فتوتروپین‌ها عمدتاً در دریافت نور آبی و بخشی از UV-A نقش دارند و UVR8 گیرنده اختصاصی شناخته‌شده برای UV-B است. این گیرنده‌ها از طریق شبکه‌ای از عوامل رونویسی و تنظیم‌کننده‌های هورمونی، رشد و متابولیسم ثانویه را تنظیم می‌کنند (Lau *et al*., 2019; Rai *et al*., 2019; Wu *et al*., 2025). یکی از محورهای مهم انتقال پیام نوری، ماژول COP1/SPA–HY5 است. COP1 به‌عنوان بخش کاتالیتیکی کمپلکس E3 یوبیکوئیتین‌لیگاز، در تاریکی با همکاری SPA، فاکتورهای مثبت پاسخ به نور، ازجمله HY5 را برای تخریب از طریق پروتئازوم 26S هدف‌گذاری می‌کند. در نتیجه، فعالیت برخی ژن‌های وابسته به نور در تاریکی محدود می‌شود. پس از فعال شدن گیرنده‌های نوری، برهم‌کنش آن‌ها با COP1/SPA یا مسیرهای وابسته به آن می‌تواند فعالیت این کمپلکس را مهار یا تعدیل کند و به تجمع HY5 و سایر تنظیم‌کننده‌های پاسخ به نور منجر شود (Kim *et al*., 2017; Podolec.,2018). HY5 فاکتور رونویسی از خانواده bZIP و یکی از نقاط همگرایی پیام‌های نوری است. این پروتئین می‌تواند به عناصر تنظیمی مانند G-box در پروموتر برخی ژن‌ها متصل شود و با عوامل رونویسی دیگر، ازجمله اعضای خانواده‌های MYB و bHLH، بر بیان ژن‌های مرتبط با فتومورفوژنز و متابولیسم ثانویه اثر بگذارد. با این حال، HY5 تنها تنظیم‌کننده این فرایند نیست و میزان اثر آن، به گونه، نوع بافت، وضعیت رشدی و شرایط محیطی، وابسته است (Lau *et al*., 2019; Wu *et al*., 2025). در برخی گونه‌ها و تحت شرایط مشخص نوردهی، فعال شدن این شبکه با تغییر بیان ژن‌های مسیر فنیل‌پروپانوئیدی، ازجمله ژن‌های کدکننده فنیل‌آلانین آمونیا-لیاز (*PAL*)، شالکون سنتاز (*CHS*) و در برخی موارد، ۴-کومارات‌کوآ لیگاز (*4CL*)، همراه است. این تغییرات می‌توانند به افزایش تجمع گروه‌هایی از متابولیت‌ها مانند فلاونوئیدها، آنتوسیانین‌ها و سایر ترکیبات فنولیک منجر شوند. با این حال، افزایش این ژن‌ها یا متابولیت‌ها پیامد عمومی همه تیمارهای نوری نیست و به طول موج، شدت و مدت تابش، مرحله رشد، نوع ریزنمونه و شرایط کشت، وابسته است (Wu *et al*., 2025).

B از طریق UVR8 می‌تواند بیان ژن‌های مرتبط با پاسخ

به UV و مسیر فنیل‌پروپانوئیدی را تغییر دهد و در برخی گیاهان، با افزایش ترکیبات محافظ نوری، به‌ویژه فلاونوئیدها و سایر ترکیبات فنولیک، همراه شود. نور آبی نیز از طریق کریپتوکروم‌ها و فتوتروپین‌ها و با مشارکت HY5 و عوامل رونویسی پایین‌دستی می‌تواند بر مسیر فنیل‌پروپانوئیدی اثر بگذارد. با این حال، این پاسخ‌ها در سامانه‌های کشت درون‌شیشه‌ای باید برای هر گونه و شرایط تیمار، به‌صورت جداگانه ارزیابی شوند (Rai *et al*., 2019; Wu *et al*., 2025). پیام‌های نوری همچنین با مسیرهای هورمونی و دفاعی، ازجمله مسیرهای مرتبط با جاسمونات و سالیسیلات، برهم‌کنش دارند. این برهم‌کنش‌ها می‌توانند در تنظیم پاسخ‌های دفاعی و تغییر متابولیسم ثانویه، ازجمله متابولیسم فنولیک، ترپنوئیدی و در برخی گونه‌ها، آلکالوئیدی، مشارکت کنند. با این حال، شواهد مربوط به فعال شدن مسیرهای اختصاصی مانند MAPK یا افزایش مستقیم بیان ژن‌های ترپنوئیدی نظیر DXS و DXR، به گونه و شرایط آزمایش وابسته است و نباید به‌صورت پاسخی عمومی برای همه تیمارهای نوری بیان شود (Wu *et al*., 2025).

منابع نوری در کشت بافت و گذار به فناوری دیودهای ساطع‌کننده نور (LED)

نور یکی از مهم‌ترین عوامل در محیط‌های کشت درون‌شیشه‌ای (In vitro) است که نه‌تنها منبع انرژی برای فتوسنتز محسوب می‌شود، بلکه به‌عنوان سیگنالی محیطی، فرایندهای رشد، نمو و تولید متابولیت‌های ثانویه را هدایت می‌کند. در دهه‌های گذشته، لامپ‌های فلورسنت به‌عنوان منبع نوری متداول و غالب در اتاق‌های رشد و محیط‌های کشت بافت گیاهی مورد استفاده قرار می‌گرفتند. این لامپ‌ها به دلیل هزینه اولیه و عملیاتی نسبتاً پایین‌تر، گزینه نسبتاً ارزان برای تولیدات مقیاس بزرگ به‌شمار می‌رفتند (Ohashi-Kaneko *et al*., 2007). لامپ‌های فلورسنت معمولاً طیف نوری گسترده‌ای در محدوده تقریبی ۳۵۰ تا ۷۵۰ نانومتر از خود ساطع می‌کنند. این گستردگی طیف، محدودیتی عمده برای مطالعات دقیق فیزیولوژیک محسوب می‌شود؛ زیرا امکان کنترل دقیق طول موج‌های تابشی و تنظیم ترکیب طیفی در آن‌ها بسیار محدود است و بخش قابل توجهی از انرژی مصرفی آن‌ها به طول موج‌هایی اختصاص می‌یابد که لزوماً برای مسیرهای بیوسنتزی هدف، بهینه‌سازی نشده‌اند.

با پیشرفت فناوری و کاهش چشمگیر هزینه‌های تولید دیودهای ساطع‌کننده نور (LED)، گرایش گسترده‌ای به جایگزینی لامپ‌های فلورسنت با سیستم‌های نوری LED در محیط‌های کشت کنترل‌شده شکل گرفت. تکنولوژی LED مزایای مهندسی و بیولوژیکی متعددی را ارائه می‌دهد که مهم‌ترین آن‌ها، قابلیت انتشار نور در نوارهای طیفی بسیار باریک و مشخص است. این ویژگی به پژوهشگران اجازه می‌دهد تا طول موج‌های خاصی را که به‌طور مستقیم توسط گیرنده‌های نوری گیاه (مانند فیتوکروم‌ها و کریپتوکروم‌ها) درک می‌شوند، با دقت بالا تنظیم کنند (Gupta, 2016 & Agarwal).

علاوه بر اختصاصیت طول موج، LEDها دارای طول عمر کاری بسیار طولانی‌تری نسبت به لامپ‌های سنتی هستند و اندازه کوچک آن‌ها امکان طراحی سیستم‌های نوری متراکم را فراهم می‌کند. از منظر فیزیکی، این دیودها سطح انتقال گرمای تابشی‌شان به سمت ریزنمونه‌ها کمتر است و خطر تنش گرمایی را برای ریزنمونه‌های حساس درون‌شیشه‌ای به حداقل می‌رساند (Bello-Bello *et al*., 2017). همچنین خروجی فوتونی در سیستم‌های LED به‌طور مستقیم و خطی با جریان الکتریکی متناسب است و کنترل شدت نور را بسیار دقیق می‌سازد (Shukla *et al*., 2017). این سطح از کنترل‌پذیری باعث شده است تا LEDها به‌عنوان ابزاری مناسب برای الیسیتاسیون نوری و دست‌کاری هدفمند مسیرهای متابولیسم ثانویه در نظر گرفته شوند. با این حال، باید توجه داشت که به‌کارگیری منابع LED به‌خودی‌خود متضمن وقوع الیسیتاسیون نیست؛ چراکه تحریک متابولیسم ثانویه، پاسخی کاملاً وابسته به طول موج، دوز تابشی، دوره نوری و سازگاری با طیف جذبی گیرنده‌های نوری اختصاصی است. از این رو، ارزش بنیادین LEDها در فرایند الیسیتاسیون نوری، ناشی از قابلیت تنظیم‌پذیری طیفی و شدتی آن‌ها است.

مطالعات متعددی کارایی بهتر سیستم‌های LED را نسبت به فلورسنت، در تنظیم هدفمند صفات مورفولوژیک و بیوشیمیایی گیاهان نشان داده‌اند. اثر

کیفیت طیفی بر توان فتوسنتزی و بیوسنتز متابولیت‌ها به‌شدت به گونه گیاهی وابسته است. از نخستین مطالعات در این زمینه، ارزیابی رشد گیاهچه کاهو *(Lactuca sativa)* بود که نشان داد استفاده از نور قرمز LED همراه با نور فلورسنت آبی، از نظر شکل، رنگ و بافت برگ، هیچ‌گونه تفاوت منفی در مقایسه با لامپ‌های فلورسنت سفید سرد ایجاد نمی‌کند، در حالی که کارایی مصرف انرژی در سیستم LED به‌مراتب بالاتر بود (Bula *et al*., 1991). در سال‌های اخیر، تمرکز مطالعات از صفات رشدی به سمت تجمع متابولیت‌های ثانویه تغییر یافته است؛ برای مثال، استفاده از نورهای طیفی مختلف بر القای کالوس و تغییرات بیوشیمیایی در گیاه دارویی افسنتین *(Artemisia absinthium)* نشان داد که کیفیت نور به‌طور مستقیم بر انباشت متابولیت‌ها اثرگذار است؛ به‌طوری که طیف‌های خاص LED موجب افزایش معنی‌دار محتوای کل ترکیبات فنولیک، فلاونوئیدی و کاروتنوئیدها در بافت کالوس شدند (Tariq *et al*., 2014). بررسی اثر نورهای تک‌رنگ LED در گونه‌های مختلف، پاسخ‌های اختصاصی قابل توجهی را به همراه داشته است. در مطالعه‌ای روی کشت درون‌شیشه‌ای ارکیده *(Oncidium)*، کاربرد LED آبی منجر به افزایش معنی‌دار محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی شد، در حالی که LED قرمز به‌طور اختصاصی تجمع نشاسته در بافت‌ها را افزایش داد (Mengxi *et al*., 2011). این تفکیک عملکردی نشان‌دهنده توانایی نورهای مختلف در هدایت جریان کربن به سمت مسیرهای متفاوت متابولیکی است. نور آبی LED در برخی گونه‌ها و شرایط کشت، به‌عنوان محرکی مؤثر برای فعال‌سازی مسیرهای تولید ترکیبات فنولی و فلاونوئیدی شناخته می‌شود. پژوهشی جامع بر گیاه *Rehmannia glutinosa* اثبات کرد که تابش LED آبی نه‌تنها شاخص‌های رشدی گیاهچه را بهبود می‌بخشد، بلکه باعث افزایش محتوای فنل و فلاونوئید کل و ارتقای فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی (نظیر سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز) در شرایط کشت بافت می‌گردد (Manivannan *et al*., 2015). در مقابل، ترکیب نورهای قرمز و آبی نیز در برخی گونه‌ها نتایج بهتری نسبت به لامپ‌های فلورسنت ایجاد کرده است. بررسی‌ها روی گل داوودی *(Chrysanthemum)* نشان داد که استفاده از LEDها می‌تواند نرخ خالص فتوسنتز و تراکم روزنه‌های برگی را در مقایسه با منابع نوری متداول بهبود بخشد که این امر به‌طور مستقیم بر تأمین پیش‌سازهای کربنی برای تولید متابولیت‌های ثانویه اثرگذار است (Kim *et al*., 2004). به‌طور مشابه، استفاده از نسبت‌های مشخص شار فوتونی نور آبی و قرمز LED در نشاهای گوجه‌فرنگی، علاوه بر بهبود رشد رویشی، موجب تحریک تجمع رنگیزه‌های آنتوسیانین در مقایسه با لامپ‌های فلورسنت سفید سرد گردید (Hernández *et al*., 2016)؛ بنابراین، گذار از لامپ‌های فلورسنت به LED تنها تغییر در فناوری روشنایی نیست، بلکه الگوی جدیدی در مهندسی متابولیک گیاهان درون‌شیشه‌ای است که امکان طراحی نسخه‌های نوری (Light recipes) دقیق برای استخراج حداکثری متابولیت‌های ارزشمند دارویی را فراهم می‌آورد.

تأثیر کیفیت و طیف نوری بر تولید متابولیت‌های ثانویه

کیفیت نور و طول موج‌های خاص تابشی، نقش تعیین‌کننده‌ای در هدایت مسیرهای بیوسنتزی و تجمع متابولیت‌های ثانویه در کشت‌های درون‌شیشه‌ای ایفا می‌کنند. گیاهان با استفاده از گیرنده‌های نوری مختلف، تغییرات طیفی را درک و از طریق شبکه‌های پیچیده پیام‌رسانی، بیان ژن‌های کلیدی درگیر در متابولیسم ثانویه را تنظیم می‌کنند. در این میان، کاربرد پرتوهای فرابنفش (UV) و طیف‌های مرئی خاص (مانند آبی و قرمز) به‌عنوان الیسیتورهای غیرزیستی، نقش مؤثری در تحریک سنتز و افزایش راندمان ترکیبات فنولیک و فلاونوئیدی به همراه داشته است (Ali & Abbasi, 2014).



شکل ۱) نمایش شماتیک الیسیتاسیون نوری در کشت‌های درون‌شیشه‌ای گیاهی منابع نوری می‌توانند به‌عنوان الیسیتورهای غیرزیستی در سامانه‌های کشت گیاهچه، کالوس، ریشه و سوسپانسیون سلولی به کار روند.

نقش پرتوهای فرابنفش (UV) به‌عنوان الیسیتور غیرزیستی

پرتوهای فرابنفش، به‌ویژه در باندهای UV-C و UV-B، به‌عنوان محرک‌های تنشی عمل می‌کنند و گیاه را وادار به تولید ترکیبات دفاعی، به‌خصوص متابولیت‌های فنولی و فلاونوئیدی، می‌نمایند. این ترکیبات با جذب اشعه و خنثی‌سازی گونه‌های اکسیژن فعال (ROS)، از بافت‌های گیاهی محافظت می‌کنند.

پرتوی UV-C: این طول موج به دلیل انرژی بالا، یکی از الیسیتورهای مفید برای تحریک مسیرهای متابولیکی در کشت بافت است. مطالعات روی کشت کالوس و کشت سوسپانسیونی انگور نشان داده است که تابش UV-C به‌طور مؤثری سنتز استیلبن‌ها، ازجمله رسوراترول (Resveratrol) و مشتقات آن را به‌طور معنی‌داری افزایش می‌دهد (Liu *et al.*, 2010; Schmidlin *et al.*, 2008). تأثیر مشابهی در کشت کالوس بادام‌زمینی نیز مشاهده شد که در آن تابش UV-C موجب ارتقای تولید رسوراترول و پیسه‌آتانول (Piceatannol) گردید (Ku *et al.*, 2005)؛ علاوه بر این، ارزیابی‌ها بر سلول‌های جلبک برفی (*Chlamydomonas nivalis*) نشان داد که تیمار با UV-C می‌تواند در مدت کوتاهی (۲ روز پس از تابش) منجر به افزایش ۲۴ درصدی ترکیبات فنولی و افزایش سه برابری پرولین آزاد شود (Duval *et al.*, 2000). در سیب‌زمینی و گندم سیاه نیز استفاده از این پرتو باعث افزایش محتوای کل پلی‌فنول‌ها و اسیدهای فنول‌کربوکسیلیک شده است (Orsák *et al.*, 2001). به‌تازگی نیز کاربرد UV-C روی *Musa nana* به افزایش فنول‌های کل و کاروتنوئیدها منجر شده است (Zhang *et al.*, 2025).

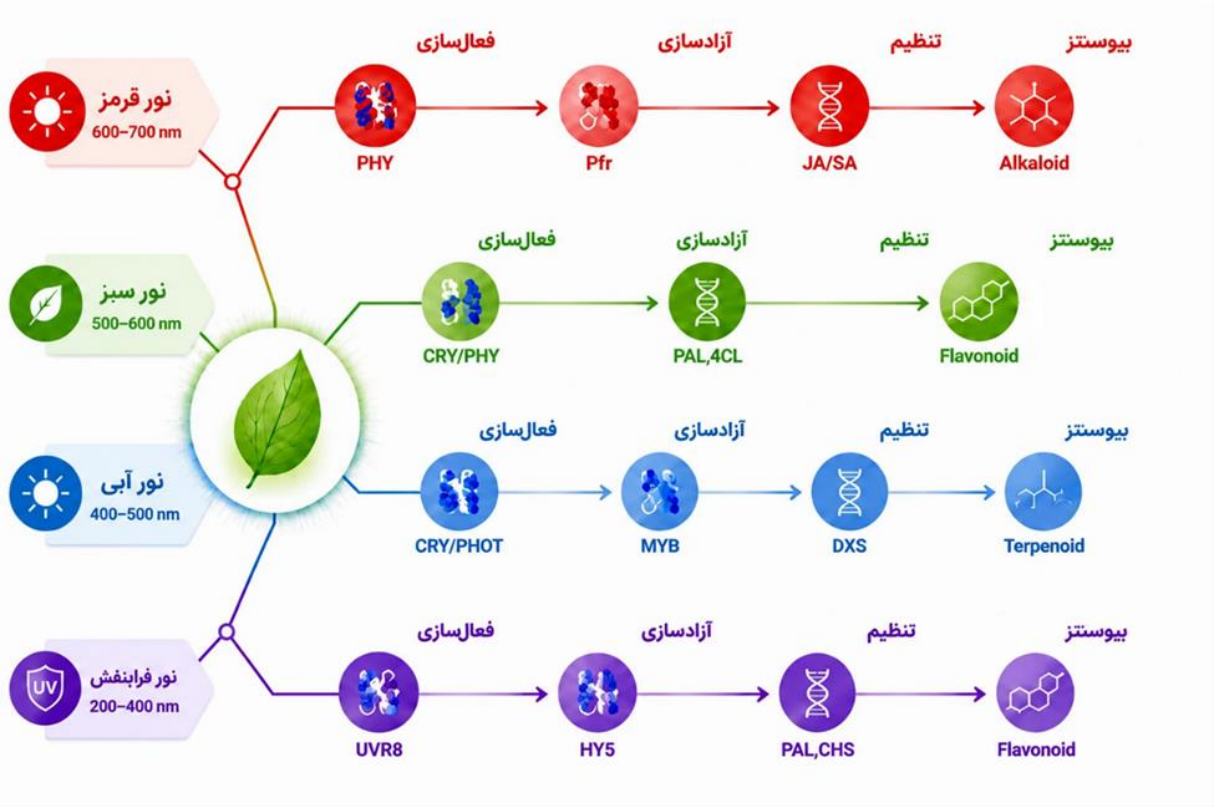
پرتوی UV-B: این باند نوری نیز نقش بارزی در تجمع فلاونوئیدها و آنتوسیانین‌ها دارد. تابش UV-B در *Brassica napus* با تنظیم افزایشی ژن‌های کلیدی مانند PAL، C_4H و CHS، باعث تجمع فنیل‌پروپانوئیدها، فلاونوئیدها و آنتوسیانین‌ها می‌شود (Lee *et al.*, 2022). همچنین گزارش شده است که کاربرد UV-B، محتوای کل فلاونوئیدها و ترکیبات فنولی را در گونه‌هایی مانند انبه (*Mangifera indica*) (Yang *et al.*, 2024)، استویا (*Stevia rebaudiana*) (Semenova *et al.*, 2024) و برنج (*Oryza sativa*) (Aimvijarn *et al.*, 2023)، افزایش می‌دهد و فعالیت آنتی‌اکسیدانی آن‌ها را بهبود می‌بخشد.

پرتوی UV-A: این پرتو انرژی کمتری نسبت به باندهای دیگر دارد؛ اما اثرات تنظیمی مهمی بر مسیرهای متابولیکی اعمال می‌کند؛ برای مثال، تابش UV-A در *Eucalyptus camaldulensis*، به‌طور معنی‌داری محتوای گالوتانن‌ها و الاژیتانن‌ها را افزایش می‌دهد (Khanal *et al.*, 2025). همچنین در ریحان (*Ocimum basilicum*)، این پرتو با افزایش فعالیت آنزیم PAL، غلظت کل ترکیبات فنولی و ظرفیت آنتی‌اکسیدانی را ارتقا می‌بخشد (Kang *et al.*, 2022). در کاهو (*Lactuca sativa*) نیز مشخص شده است که UV-A، مسیرهای شیکیمات را برای سنتز فلاونوئیدها و اسیدهای فنولیک تحریک می‌کند (Zha *et al.*, 2024).

اثرات نورهای مرئی (آبی و قرمز) در تنظیم متابولیسم

نورهای مرئی، به‌ویژه در طیف‌های آبی و قرمز که توسط سیستم‌های پیشرفته LED تأمین می‌شوند، علاوه بر تأثیر بر مورفولوژی، نقش مستقیمی در تولید متابولیت‌های ثانویه دارند. نور آبی عمدتاً گیرنده‌های کریپتوکروم را فعال و بیان ژن‌های مرتبط با بیوسنتز ترکیبات فنولی را القا می‌کند. تحقیقات نشان داده‌اند که استفاده از نورهای مصنوعی LED (ترکیب قرمز و آبی) در کشت ریحان

(*Ocimum basilicum*)، محتوای کل ترکیبات فنولی را در مقایسه با شرایط نوری استاندارد، به‌طور معنی‌داری ارتقا می‌بخشد (Bantis *et al.*, 2016). این نتایج حاکی از آن است که می‌توان با بهینه‌سازی نسبت طول موج‌های قرمز و آبی، راندمان بیوسنتز متابولیت‌های هدف را در سیستم‌های درون‌شیشه‌ای ارتقا داد.



شکل ۲) شمای کلی مسیرهای سیگنال‌دهی نوری و نقش آن‌ها در تحریک بیوسنتز متابولیت‌های ثانویه گیاهی
طول موج‌های مختلف نور، شامل نور قرمز، سبز، آبی و فرابنفش، با گیرنده‌های نوری اختصاصی درک می‌شوند. این سیگنال‌ها با فعال‌سازی واسطه‌ها، فاکتورهای رونویسی و تنظیم مسیرهای هورمونی، بیان ژن‌های کدکننده آنزیم‌های کلیدی را القا می‌کنند و در نهایت، به تجمع متابولیت‌های ثانویه، ازجمله آلکالوئیدها، فلاونوئیدها و ترپنوئیدها، منجر می‌گردند.

نور آبی، محرک اصلی مسیر فنیل‌پروپانوئیدها (فنول‌ها و فلاونوئیدها)

بررسی‌ها نشان می‌دهند که نور آبی، یکی از مؤثرترین الیسیتورها برای تجمع ترکیبات فنولی و فلاونوئیدی است. از نظر مکانیسمی، نور آبی از طریق شبکه‌های تنظیمی وابسته به فاکتورهای رونویسی، مانند HY5 و MYB، متابولیسم فنیل‌پروپانوئیدها را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Rai *et al.*, 2019; Wang *et al.*, 2020). در کشت شاخساره گیاه دارویی *Rehmannia glutinosa*، اعمال نور آبی LED (با شدت ۵۰ میکرومول بر مترمربع بر ثانیه به مدت ۴ هفته) توانست میزان فنول‌های کل را ۳۹/۳ درصد و فلاونوئیدها را ۳۳/۶ درصد افزایش دهد (Manivannan *et al.*, 2015). این تأثیر افزایشی در گیاهان دیگر نیز به‌وضوح دیده شده است؛ برای مثال، در کشت شاخساره *Swertia chirata*، استفاده از نور آبی منجر به افزایش معنی‌دار فنول‌های کل، فلاونوئیدها و فلاونول‌ها گردید (Karmakar, 2017 & Gupta). نور آبی همچنین بر بیان ژن‌های کلیدی این مسیر تأثیر مستقیم دارد. در مطالعاتی روی برنج (*Oryza sativa*) مشخص شد که تابش نور آبی موجب تنظیم افزایشی ژن‌های بیوسنتزی، ازجمله PAL، 4CL، CHS، CHI، F3H و FLS می‌شود و در نهایت، تجمع فلاونوئیدها را به همراه دارد (Zhang *et al.*, 2025). در همین راستا، مطالعه دیگری روی برگ‌های برنج رقم Ilmi، افزایش گلیکوزیدهای فلاونوئیدی تحت تیمار با نور آبی را تأیید

کرد (Jung *et al*., 2013). تأثیر این طول موج حتی بر اسیدهای فنولیک نیز مشهود است؛ چنان‌که در برگ‌های کشت‌شده بومادران (*Achillea millefolium*)، نور آبی موجب تحریک سنتز اسیدهای فنولیک شد (Ekiert, 2016 & Szopa).

نور قرمز، هدایتگر بیوسنتز ترپن‌ها و آلکالوئیدها

در حالی که نور آبی تمایل به تحریک ترکیبات فنولی دارد، نور قرمز نقش بارزتری در تنظیم مسیرهای بیوسنتزی ترپنوئیدها و برخی آلکالوئیدها ایفا می‌کند. گزارش شده است که نور قرمز از طریق سیگنالینگ هورمونی با واسطه فیتوکروم‌ها، تولید ترپنوئیدها را تعدیل می‌نماید (Holalu *et al*., 2020; Escobar-Bravo *et al*., 2024). در برگ‌های بومادران (*Achillea millefolium*)، استفاده از نور قرمز LED در شدت‌های نوری بالاتر (۴۷ و ۶۹ میکرومول بر مترمربع بر ثانیه) منجر به افزایش تجمع مونوترپن‌ها شد (Alvarenga *et al*., 2015). به‌طور مشابه، در کشت شاخساره‌های گیاه عود (*Aquilaria agallocha*)، مشاهده شد که با افزایش مدت‌زمان قرارگیری در معرض نور قرمز، محتوای ترکیب کوکوربیتاسین (Cucurbitacin) افزایش می‌یابد (Kuo *et al*., 2015). در زمینه آلکالوئیدها نیز استفاده از LED قرمز (طول موج ۶۲۰ تا ۶۶۰ نانومتر) در گیاه شابیزک (*Atropa belladonna*) توانست با تنظیم افزایشی ژن‌های کلیدی، مانند GDHA و PAO5، تولید آلکالوئیدهای ارزشمند هیوسیامین و اسکوپولامین را تحریک کند (Gu *et al*., 2025). با این حال، نور قرمز برای همه مسیرها افزایشی عمل نمی‌کند؛ برای نمونه، در ارگانوژنز گیاه *Protea cynaroides*، نور قرمز اگرچه بالاترین درصد ریشه‌زایی را ایجاد کرد، منجر به تولید کمترین غلظت ترکیبات فنولی درون‌زا گردید (Wu & Lin, 2012). این تضاد به‌خوبی نشان می‌دهد که انتخاب طیف نوری باید کاملاً بر اساس نوع متابولیت هدف صورت گیرد.

نور سبز و ترکیب طیف‌ها

نور سبز غالباً در مطالعات کشت بافت نادیده گرفته می‌شود؛ اما می‌تواند تأثیرات بسیار اختصاصی داشته باشد؛ برای مثال، در کشت برگ‌های *Achillea millefolium*، تیمار با LED سبز در شدت پایین (۱۳ میکرومول بر مترمربع بر ثانیه)، به‌طور خاص باعث افزایش تولید سزکویی‌ترپن‌ها (Sesquiterpenes) شد (Alvarenga *et al*., 2015). استفاده از ترکیب نورهای قرمز و آبی نیز با هدف بهره‌گیری از اثرات هم‌افزایی فیتوکروم‌ها و کریپتوکروم‌ها توسعه یافته است. در کشت شبه‌پروتوکورم (PLBs) ارکیده *Dendrobium*، ترکیب طیف‌های آبی و قرمز (با نسبت ۱:۱ به مدت ۳۰ روز) منجر به افزایش قابل توجه فلاونوئیدها گردید (Yeow *et al*., 2020). این رویکرد ترکیبی در گیاهانی چون ریحان (*Ocimum basilicum*) نیز منجر به افزایش معنی‌دار محتوای کل فنولیک‌ها در مقایسه با نورهای تک‌رنگ و منابع نوری سنتی شده است (Bantis *et al*., 2016).

اثر شدت نور و دوره نوری بر الیسیتاسیون در کشت بافت

علاوه بر کیفیت و طیف نور، شدت نور و دوره نوری، دو عامل کلیدی در تنظیم مسیرهای بیوسنتزی و تجمع متابولیت‌های ثانویه در سیستم‌های کشت درون‌شیشه‌ای محسوب می‌شوند. شدت نور، تعیین‌کننده میزان انرژی دریافتی فتوسیستم‌ها است و تغییرات آن می‌تواند منجر به بروز تنش‌های نوری و در نتیجه، فعال‌سازی مسیرهای دفاعی گیاه شود. دوره نوری نیز با تأثیر بر ریتم شبانه‌روزی گیاه، بیان ژن‌های کلیدی درگیر در متابولیسم ثانویه را تنظیم می‌کند. پژوهش‌ها نشان می‌دهند که ترکیب بهینه شدت و طول دوره نوری می‌تواند تجمع ترکیبات ارزشمند را به‌طور معنی‌داری افزایش دهد. در واقع، در حالی که کیفیت نور، نوع مسیر بیوسنتزی فعال‌شده را تعیین می‌کند، شدت تابش و دوره نوری به‌عنوان متغیرهای تنظیم‌کننده دوز فوتونی، آستانه وقوع تنش و میزان انباشت نهایی متابولیت‌ها را کنترل می‌نمایند؛ برای مثال، در کشت سلولی کتان (*Linum usitatissimum*)، کاربرد پرتوی UV-C با دوز ۳/۶ کیلوژول بر مترمربع همراه با دوره نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی، به افزایش تولید لیگنان‌ها و نئولیگنان‌ها نظیر SDG وLDG ، در کنار افزایش ۲/۸۲ برابری فنول‌های کل و ۲/۹۴ برابری فلاونوئیدها نسبت به

نمونه‌های کنترل منجر گردید (Anjum *et al*., 2017). تغییر در شدت نورهای مرئی نیز اثرات مشهودی بر پارامترهای رشدی و فیتوشیمیایی دارد. در گیاه کیوی (*Actinidia deliciosa*)، تکثیر و زیست‌توده تا شدت نور معادل ۱۲۰ میکرومول بر مترمربع بر ثانیه افزایش می‌یابد؛ اما در شدت‌های فراتر از این حد، رشد گیاه دچار افت می‌شود که نشان‌دهنده پدیده بازدارندگی نوری است (Bantis *et al*., 2018)؛ علاوه بر این، در کشت *Chrysanthemum morifolium*، قرارگیری در معرض شدت نور بالای ۸۵ میکرومول بر مترمربع بر ثانیه، به ناهنجاری‌های مورفولوژیک در سطح برگ منجر شده است (Kurilčik *et al*., 2008). دست‌کاری دوره نوری در کنار استفاده از طیف‌های نوری خاص می‌تواند کارایی فتوسنتز و تولید زیست‌توده را بهینه کند. افزودن ۲۴ درصد نور سبز به ترکیب نوری قرمز و آبی با حفظ شدت نوری کل توانسته است زیست‌توده را در کاهو (*Lactuca sativa*) تا ۴۷ درصد افزایش دهد (Kim *et al*., 2004). این نتایج اهمیت کالیبراسیون دقیق شدت و دوره نوری را به‌منظور دستیابی به بیشترین بازده در تولیدات متابولیت‌های ثانویه نمایان می‌سازد.

تعامل نور و تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی در کشت بافت

پاسخ‌های مورفولوژیک و بیوشیمیایی ریزنمونه‌ها در شرایط درون‌شیشه‌ای تنها به شرایط نوری محدود نمی‌شود، بلکه حاصل تعاملی پیچیده میان نور و تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی، اعم از درون‌زا و برون‌زا است. کیفیت و شدت نور می‌تواند کارایی و اثربخشی هورمون‌های گیاهی، به‌ویژه اکسین‌ها و سیتوکینین‌ها را که نقش حیاتی در چیرگی رأسی و تمایز سلولی دارند، تغییر دهد. نور از طریق گیرنده‌های نوری خود (مانند فیتوکروم‌ها)، مسیرهای سیگنال‌دهی هورمونی را تنظیم می‌کند. مشخص شده است که نور قرمز با تحریک سیستم فیتوکرومی، تجمع سیتوکینین‌های درون‌زا را در بافت افزایش می‌دهد. این امر اثر بازدارندگی اکسین‌ها را مهار و در نتیجه، تشکیل و خروج شاخساره‌های جانبی را تحریک می‌کند (Leduc *et al*., 2014؛ Rameau *et al*., 2015). در گونه‌هایی مانند رز (*Rosa hybrida*) و جلبک *Chlorella minutissima*، نور به‌طور مستقیم سطح سیتوکینین‌های درون‌زا را تعدیل می‌کند؛ به‌طوری که استفاده از سیتوکینین برون‌زا در شرایط تاریکی توانسته است مهار رشد جوانه را در گیاه رز برطرف سازد (Roman *et al*., 2016). از سوی دیگر، برهم‌کنش تنظیم‌کننده‌های رشد برون‌زا با طیف‌های نوری خاص نیز حائز اهمیت است. غلظت هورمون اضافه‌شده به محیط کشت تعیین می‌کند که گیاه چگونه به کیفیت نور پاسخ دهد. هنگامی که غلظت سیتوکینین در محیط کشت کمتر از حد بهینه باشد، نور قرمز قادر است تولید شاخساره‌های جانبی را به‌طور قابل توجهی افزایش دهد. با این حال، افزایش بیش از حد سیتوکینین منجر به افت نرخ تکثیر می‌شود (Bairu *et al*., 2007)؛ علاوه بر این، گیرنده‌های نوری مانند فتوتروپین‌ها (PHOT1 و PHOT2) در انتقال قطبی اکسین و تنظیم حسگرهای اکسینی نقش دارند و بدین طریق، در هدایت جهت‌دار رشد و توسعه اندام‌های گیاهی تحت تأثیر نور مشارکت می‌کنند. در مجموع، طراحی پروتکل‌های موفق کشت بافت و الیسیتاسیون، نیازمند بهینه‌سازی هم‌زمان شرایط نوری و ترکیب تنظیم‌کننده‌های رشد برای هر گونه گیاهی خاص است که این شرایط باید متناسب با نوع ریزنمونه، مرحله رشد و متابولیت هدف، بهینه‌سازی شود؛ علاوه بر این، برای درک جامع فرایند الیسیتاسیون، تفکیک ماهیت عملکردی نور به دو سطح نور رشد و نور الیسیتور، ضرورت دارد. در حالی که نور فتوسنتزی (۴۰۰–۷۰۰ نانومتر) صرفاً بر تثبیت کربن و حفظ زیست‌توده متمرکز است (McCree, 1971)، الیسیتاسیون نوری از طریق سیگنال‌های طیفی خاص مانند UV-Bیا اعمال تنش‌های نوری، مسیرهای دفاعی و بیان ژن‌های ثانویه را به‌طور اختصاصی القا می‌کند (Shamala *et al*., 2020; Tariq *et al*., 2014)؛ بنابراین، دستیابی به بالاترین کارایی مستلزم برقراری تعادل میان نور رشد برای حفظ پتانسیل فتوسنتزی و نور الیسیتور برای تحریک مسیرهای بیوسنتزی است تا تولید متابولیت‌های ارزشمند، بدون افت زیست‌توده محقق گردد.

جدول ۱- تأثیر کیفیت منابع نوری (LED، UV و فلورسنت) بر تولید متابولیت‌های ثانویه در کشت بافت گونه‌های مختلف گیاهی

گونه گیاهی	نوع کشت/ ریزنمونه	شرایط نوری (الیسیتور)	متابولیت‌های ثانویه تحریک‌شده	منبع
Linum usitatissimum	کالوس و کشت سلول	تابش UV-C (به مدت ۱۰ تا ۶۰ دقیقه) + تاریکی یا فتوپریود	افزایش سکوایزولاریسی‌رسینول دی‌گلوکوزید (۱.۸۶ برابر)، لاری‌سی‌رسینول دی‌گلوکوزید (۲.۲۵ برابر)، فنولیک‌های کل و فلاونوئیدها	Anjum *et al*. (2017)
Ocimum basilicum	کشت کالوس	دیودهای آبی، قرمز و سفید ۴۰–۵۰ µmol m^{-2} s^{-1}	نور آبی: اسید رزمارینیک و اوژنول؛ نور قرمز: پئونیدین و سیانیدین؛ نور سفید: اسید شیکوریک	Nadeem *et al*. (2019)
Hyptis suaveolens	قطعات گره	ترکیب LEDهای قرمز و آبی	تغییر در ترکیبات فرار نظیر سابینن، بتا-پینن و ژرماکرن	Andrade *et al*. (2017)
Rehmannia glutinosa	کشت شاخه	نور LED آبی	افزایش ۳۹.۳ درصدی فنولیک‌های کل و ۳۳.۶ درصدی فلاونوئیدها	Manivannan *et al*. (2015)
Plectranthus amboinicus	قطعات انتهایی	نور LED آبی	افزایش کارواکرول، گاما-ترپینن و p- سیمن	Silva *et al*. (2017)
Swertia chirata	کشت شاخه	LEDهای قرمز، ترکیب آبی و قرمز و فلورسنت سفید	افزایش فنولیک‌های کل، فلاونوئیدها و فلاونول‌ها	Gupta & Karmakar (2017)
Achillea millefolium	کشت برگ	LEDهای قرمز و سبز	نور قرمز: افزایش اسیدهای فنولیک و مونوترپن‌ها؛ نور سبز: افزایش سزکویی‌ترپن‌ها	Alvarenga *et al*. (2015)
Prunella vulgaris	کشت کالوس	فلورسنت آبی	افزایش تولید فنولیک‌ها و فلاونوئیدها	Fazal *et al*. (2016)
Artemisia absinthium L.	کشت کالوس	نورهای قرمز، سبز، زرد و سفید	نور سبز: افزایش ترکیبات فنولیک کل، فلاونوئیدهای کل و فعالیت آنتی‌اکسیدانی؛ نور قرمز: افزایش فعالیت پراکسیداز و پروتئاز	Tariq *et al*. (2014)
Hypericum perforatum	کشت ریشه	نور قرمز و آبی	نور قرمز: افزایش هیپریسین کل و فلاونوئیدها؛ نور آبی: افزایش هیپریسین	Namdeo *et al*. (2007)
Schisandra chinensis	کالوس شاخه	نور LED آبی	افزایش لیگنان‌های دی‌بنزوسیکلواکتادی‌ان	Szopa & Ekiert (2016)
Aquilaria agallocha	کشت شاخه	نور LED قرمز و فروسرخ	افزایش مونوترپن‌ها، سزکویی‌ترپن‌ها و کوکوربیتاسین‌ها	Kuo *et al*. (2015)

گونه گیاهی	نوع کشت/ ریزنمونه	شرایط نوری (الیسیتور)	متابولیت‌های ثانویه تحریک‌شده	منبع
Peucedanum japonicum	کشت کالوس و گیاهچه	ترکیب LEDهای آبی، قرمز و فروسرخ	افزایش تولید اسید کلروژنیک	Chen *et al*. (2016)
Scrophularia takesimensis	شاخه‌های نابجا	نور LED آبی	تحریک تولید هارپاگوزید، اسید کافئیک، سیناپیک، فرولیک و شیکوریک	Jeong & Sivanesan (2015)
Echinacea purpurea	کالوس و کشت سوسپانسیون سلولی	تابش UV-C	UV-C، به‌ویژه تیمار ۶۰ دقیقه‌ای، تجمع متابولیت‌های ثانویه و ترکیبات فنولیک را افزایش داد.	Abd El-Aal *et al*. (2016)
cv. *Oryza sativa* Ilmi	کشت برگ	LEDهای ترکیبی آبی/ قرمز، قرمز و فلورسنت	تغییر در تولید اسیدهای آمینه، اسیدهای آلی و گلیکوزیدهای فلاونوئیدی	Jung *et al*. (2013)
Eclipta alba	کشت کالوس	LED قرمز و آبی	افزایش فنولیک‌ها و فلاونوئیدها پس از ۲۴ ساعت	Khurshid *et al*. (2020)
Dendrobium hybrid	ساختارهای شبیه پروتوکورم	ترکیب LED آبی و قرمز	افزایش تولید فلاونوئیدها	Yeow *et al*. (2020)
Cnidium officinale	کشت کالوس	ترکیب LED قرمز و آبی	افزایش معنی‌دار ترکیبات فنولیک و فلاونوئیدها	Ryu *et al*. (2012)
Stevia rebaudiana	کشت کالوس	فلورسنت آبی	افزایش پتانسیل آنتی‌اکسیدانی و تجمع بالای فنولیک‌ها و فلاونوئیدها	Ahmad *et al*. (2016)

نتیجه‌گیری

نور به‌عنوان یکی از مهم‌ترین الیسیتورهای غیرزیستی در کشت‌های درون‌شیشه‌ای، ظرفیت بالایی برای هدایت رشد و بازبرنامه‌ریزی متابولیسم ثانویه گیاهان دارد. شواهد نشان می‌دهند که کیفیت نور، به‌ویژه در سامانه‌های LED و نیز تابش‌های UV، می‌تواند از طریق گیرنده‌های نوری و شبکه‌های سیگنال‌دهی وابسته به فیتوهورمون‌ها، مسیرهای فنیل‌پروپانوئیدی، ترپنوئیدی و آلکالوئیدی را تنظیم کند و تجمع ترکیبات ارزشمند دارویی را افزایش دهد. با این حال، پاسخ گیاهان به نور، به‌شدت وابسته به گونه، نوع ریزنمونه، شدت تابش، فتوپریود و وضعیت هورمونی محیط کشت است؛ بنابراین، طراحی پروتکل‌های نوری اختصاصی برای هر گونه، همراه با بهینه‌سازی هم‌زمان تنظیم‌کننده‌های رشد، کلید دستیابی به تولید پایدار و اقتصادی متابولیت‌های ثانویه در مقیاس آزمایشگاهی و صنعتی است.

منابع

Abd El-Aal, M. S. A., Rabie, K. A. E., & Manaf, H. H. (2016). The effect of UV-C on secondary metabolites production of *Echinacea purpurea* culture in vitro. Journal of Biological Chemistry and Environmental Sciences, 11, 465–483.

Agarwal, A., & Gupta, S. D. (2016). Impact of light-emitting diodes (LEDs) and its potential on plant growth and development in controlled-environment plant production system. *Current Biotechnology, 5*(1), 28–43.

Ahmad, N., Rab, A., & Ahmad, N. (2016). Light-induced biochemical variations in secondary metabolite production and antioxidant activity in callus cultures of Stevia rebaudiana (Bert). *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, *154*, 51-56.

Aimvijarn, P., Payuhakrit, W., Charoenchon, N., Okada, S., & Suwannalert, P. (2023). Riceberry rice germination and UVB radiation enhance protocatechuic acid and vanillic acid to reduce cellular oxidative stress and suppress B16F10 melanogenesis relating to F-actin rearrangement. *Plants, 12*, 484.

Ali, M., & Abbasi, B. H. (2014). Light-induced fluctuations in biomass accumulation, secondary metabolites production and antioxidant activity in cell suspension cultures of Artemisia absinthium L. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 140, 223-227.

Alvarenga, I. C. A., Pacheco, F. V., Silva, S. T., Bertolucci, S. K. V., & Pinto, J. E. B. P. (2015). In vitro culture of Achillea millefolium L.: quality and intensity of light on growth and production of volatiles. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 122(2), 299–308.

Andrade, F. A., Oliveira, S. S., Pinto, J. E. B. P., & Bertolucci, S. K. V. (2017). Light quality on the volatile profile of Hyptis suaveolens (L.) Poit in vitro. Acta Horticulturae, 1155, 33–38.

Anjum, S.; Abbasi, B.H.; Doussot, J.; Favre-Réguillon, A.; Hano, C. Effects of photoperiod regimes and ultraviolet-C radiations on biosynthesis of industrially important lignans and neolignans in cell cultures of Linum usitatissimum L. (Flax). J. Photochem. Photobiol. B Biol. 2017, 167, 216–227

Bairu, M. W., Stirk, W. A., Doležal, K., & Van Staden, J. (2007). Optimizing the micropropagation protocol for the endangered Aloe polyphylla: Can meta-topolin and its derivatives serve as a replacement for benzyladenine? Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 92(3), 283–289.

Bantis, F., Ouzounis, T., & Radoglou, K. (2016). Artificial LED lighting enhances growth characteristics and total phenolic content of Ocimum basilicum, but variably affects transplant success. Scientia Horticulturae, 198, 277–283.

Bantis, F., Smirnakou, S., Ouzounis, T., Koukounaras, A., Ntagkas, N., & Radoglou, K. (2018). Current status and recent achievements in the field of horticulture with the use of light-emitting diodes (LEDs).va,ia Horticulturae, 235, 437–451.

Bello-Bello, J. J., Pérez-Sato, J. A., Cruz-Cruz, C. A., & Martínez-Estrada, E. (2017). Light-emitting diodes: Progress in plant micropropagation. InTech, 6(1), 93-103.

Bula, R. J., Morrow, R. C., Tibbitts, T. W., Barta, D. J., Ignatius, R. W., & Martin, T. S. (1991). Light-emitting diodes as a radiation source for plants. HortScience, 26(2), 203–205.

Chen, C. H., Chen, H., & Lin, Y. J. (2016). Effects of light quality on the growth and chlorogenic acid content of Peucedanum japonicum Thunb. in vitro. In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant, 52, 42–49.

Cui, X. H., Murthy, H. N., Wu, C. H., & Paek, K. Y. (2010). Sucrose-induced osmotic stress affects biomass, metabolite, and antioxidant levels in root suspension cultures of Hypericum perforatum L. Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC), 103(1), 7-14.

Duval, B., Shetty, K., & Thomas, W. H. (2000). Phenolic compounds and antioxidant properties in the snow alga Chlamydomonas nivalis after exposure to UV light. Journal of Applied Phycology, 11, 559–566.

Edreva, A., Velikova, V., Tsonev, T., Dagnon, S., Gürel, A., Aktaş, L., & Gesheva, E. (2008). Stress-protective role of secondary

Holalu, S. V., Reddy, S. K., Blackman, B. K., & Finlayson, S. A. (2020). Phytochrome interacting factors 4 and 5 regulate axillary branching via bud abscisic acid and stem auxin signalling. Plant, Cell & Environment, 43, 2224–2238.

Hollósy, F. (2002). Effect of ultraviolet radiation on plant cells. Micron, 33(2), 179–197.

Jansen, M. A. K. (2002). Ultraviolet-B radiation effects on plants: induction of morphogenic responses. Physiologia Plantarum, 116(3), 423–429.

Jenkins, G. I. (2014). The UV-B photoreceptor UVR8: From structure to physiology. The Plant Cell, 26(1), 21–37.

Jeong, B. R., & Sivanesan, I. (2015). Light-emitting diodes (LEDs) for in vitro culture of scrophulariaceae species. Acta Horticulturae, 1099, 149–156.

Jung, E. S., Lee, S., Lim, S. H., Ha, S. H., Liu, K. H., & Lee, C. H. (2013). Metabolite profiling of the short-term responses of rice leaves (Oryza sativa cv. Ilmi) cultivated under different LED lights and its correlations with antioxidant activities. Plant Science, 210, 61–69.

Kami, C., Lorrain, S., Hornitschek, P., & Fankhauser, C. (2010). Light-regulated plant growth and development. Current Topics. Biology, 91, 29–66.

Kang, S. H., Kim, J. E., Zhen, S. Y., & Kim, J. (2022). Mild-intensity UV-A radiation applied over a long duration can improve the growth and phenolic contents of sweet basil. Frontiers in Plant Science, 13.

Khanal, S., Rochfort, S. J., & Steinbauer, M. J. (2025). Ultraviolet-A radiation (UVA) as a stress and the influence of provenance and leaf age on the expression of phenolic compounds by Eucalyptus camaldulensis ssp. camaldulensis. Plants, 14, 493.

Khurshid, R., Ullah, M. A., Tungmunnithum, D., Drouet, S., Shah, M., Zaeem, A., … & Abbasi, B. H. (2020). Lights regulate key physiological and metabolic pathways in Eclipta alba L. to enhance growth and production of antioxidant secondary metabolites. Biotechnology Reports, 27, e00497.

Kim, H. H., Goins, G. D., Wheeler, R. M., & Sager, J. C. (2004). Green-light supplementation for enhanced lettuce metabolites: diversity of functions and mechanisms. General and Applied Plant Physiology, 34(1–2), 67–78

Escobar-Bravo, R., Schimmel, B. C. J., Zhang, Y. Q., Wang, L., Robert, C. A. M., Glauser, G., et al. (2024). Far-red light increases maize volatile emissions in response to volatile cues from neighbouring plants. Plant, Cell & Environment, 47, 3979–3998.

Fazal, H., Abbasi, B. H., Ahmad, N., & Ali, M. (2016). Elicitation of medicinally important antioxidant secondary metabolites with silver and gold nanoparticles in callus cultures of Prunella vulgaris L.

Gai, Q. Y., Lu, Y., Jiao, J., Fu, J. X., Xu, X. J., Yao, L., & Fu, Y. J. (2022). Application of UV-B radiation for enhancing the accumulation of bioactive phenolic compounds in pigeon pea [Cajanus cajan (L.) Millsp.] hairy root cultures. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 228, 112406.

Gu, X., Yang, L., Zhang, D., Zhang, S., Zhou, S., Dong, N., et al. (2025). Manipulation of artificial light environment improves tropane alkaloids content in Atropa belladonna. Metabolites, 14, 700.

Gupta, P., & Karmakar, N. (2017). Effect of light quality on in vitro shoot multiplication and biosynthesis of secondary metabolites in Swertia chirata Buch.-Ham. ex Wall. In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant, 53(4), 315–322.

Gupta, S. D., & Karmakar, A. (2017). Machine vision based evaluation of impact of light emitting diodes (LEDs) on shoot regeneration and the effect of spectral quality on phenolic content and antioxidant capacity in Swertia chirata. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 174, 162-172.

Hahn, E. J., Kozai, T., & Paek, K. Y. (2000). Blue and red light-emitting diodes with or without sucrose and ventilation affect in vitro growth of Rehmannia glutinosa plantlets. Journal of Plant Biology, 43, 247–250.

Hernández, R., Eguchi, T., Deveci, M., & Kubota, C. (2016). Tomato seedling physiological responses under different percentages of blue and red photon flux ratios using LEDs and cool white fluorescent lamps. Scientia Horticulturae, 213, 270–280.

Ma, J. R., Zhang, J. X., Xie, L. L., Ye, J., Zhou, L., Yu, D. P., et al. (2024). Light quality regulates growth and flavonoid content in a widespread forest understorey medicinal species Scutellaria baicalensis Georgi. Frontiers in Plant Science, 15.

Manivannan, A., Soundararajan, P., Halimah, N., Ko, C. H., & Jeong, B. R. (2015). Blue LED light enhances growth, phytochemical contents, and antioxidant enzyme activities of Rehmannia glutinosa cultured in vitro. Horticulture, Environment, and Biotechnology, 56(1), 105–113.

McCree, K. J. (1971). The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. Agricultural Meteorology, 9, 191-216.

Mengxi, L., Xu, Z., & Tang, C. (2011). Effects of different spectral lights on Oncidium PLBs induction, proliferation, and plant regeneration. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 106(1), 1–10.

Moon, H. K., Park, S. Y., Kim, Y. W., & Kim, C. S. (2006). Growth of Tsuru-rindo (Tripterospermum japonicum) cultured in vitro under various sources of light-emitting diode (LED) irradiation. Journal of Plant Biology, 49, 174–179.

Nadeem, M., Abbasi, B. H., Younas, M., Ahmad, W., Zahir, A., & Hano, C. (2019). LED-enhanced biosynthesis of biologically active ingredients in callus cultures of Ocimum basilicum. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 190, 172–178.

Namdeo, A. G., Sharma, A., & Rai, S. (2007). Medicinally important secondary metabolites and growth of Hypericum perforatum L. plants as affected by light quality and intensity. Environmental Control in Biology, 45(2), 113–120. doi: 10.2525/ecb.45.113

Nhut, D. T., Huy, N. P., Tai, N. T., Nam, N. B., Luan, V. Q., Hien, V. T., … & Luan, T. C. (2015). Light-emitting diodes and their potential in callus growth, plantlet development and saponin accumulation during in vitro culture of Panax vietnamensis Ha et Grushv. Biotechnology, 14, 299–308.

Ohashi-Kaneko, K., Takase, M., Kon, N., Fujiwara, K., & Kurata, K. (2007). Effect of light quality on growth and vegetable quality in leaf lettuce, spinach and komatsuna. growth under red- and blue-light-emitting diodes. HortScience, 39(7), 1617–1622

Kim, J. Y., Ji, C. Y., Lee, C. J., & Kwak, S. S. (2017). COP1 regulates plant growth and development in response to light. Journal of Experimental Botany, 68(17), 4737–4748.

Kim, S. J., Hahn, E. J., Heo, J. W., & Paek, K. Y. (2004). Effects of LEDs on net photosynthetic rate, growth and leaf stomata of chrysanthemum plantlets in vitro. Scientia Horticulturae, 101(1–2), 143–151.

Ku, K. L., Chang, P. S., Cheng, Y. C., & Lien, C. Y. (2005). Production of stilbenoids from the callus of Arachis hypogaea: A novel source of the anticancer compound piceatannol. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 53(10), 3877–3881.

Kuo, T. C. Y., Chen, C. H., Chen, S. H., Lu, I. H., Huang, L. C., & Chen, U. C. (2015). The effect of red light and auxins on shoot root formation and cucurbitacin production in Aquilaria agallocha Roxb. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 121(3), 693–702.

Kurilčik, A., Mikaliūkštė, R., Dapkūnienė, S., Žilinskaitė, S., Kurilčik, G., Duchovskis, P., Žukauskas, A., & Vitta, P. (2008). In vitro culture of chrysanthemum plantlets using light-emitting diodes. Central European Journal of Biology, 3(2), 161–167.

Lau, K., Podolec, R., Chappuis, R., Ulm, R., & Hothorn, M. (2019). Plant photoreceptors and their signaling mechanisms. Annual Review of Plant Biology, 70, 725–753.

Leduc, N., Roman, H., Barbier, F., Péron, T., Lecerf, M., Perez-Garcia, M. D., Citerne, S., Lemoine, R., Porcheron, B., & Guillen-Garcia, C. (2014). Light signaling in bud outgrowth and branching in plants. Plants, 3(2), 223–250.

Lee, J. H., Tanaka, S., & Goto, E. (2022). Growth and biosynthesis of phenolic compounds of canola (Brassica napus L.) to different ultraviolet (UV)-B wavelengths in a plant factory with artificial light. Plants, 11, 1732

Liu, W., Liu, C., Yang, C., Wang, L., & Li, S. (2010). Effect of grape genotype and tissue type on callus growth and production of resveratrols and their piceids after UV-C irradiation. Food Chemistry, 122(2), 475–481.

signal transduction, flavonoid, and terpenoids pathways in Camellia sinensis. Frontiers in plant science, 11, 234.

Shukla, M. R., Singh, A. S., Piunno, K., Saxena, P. K., & Jones, A. M. P. (2017). Application of 3D printing to prototype and develop novel plant tissue culture systems. Plant Methods, 13(1), 6–15.

Silva, S. T., Bertolucci, S. K. V., Pacheco, F. V., & Pinto, J. E. B. P. (2017). Quality of light on the in vitro growth and production of volatile compounds of Plectranthus amboinicus (Lour.) Spreng. Acta Horticulturae, 1155, 39–44.

Szopa, A., & Ekiert, H. (2016). Production of dibenzocyclooctadiene lignans in agar cultures of Schisandra chinensis (Turcz.) Baill. under varying conditions of light. Acta Botanica Croatica, 75, 128–132.

Szopa, A., & Ekiert, H. (2016). The effect of light quality on the production of phenolic acids in Achillea millefolium L. in vitro cultures. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 124(1), 169–174.

Takeuchi, Y., Inoue, T., Takemura, K., Hada, M., Tak2ahashi, S., Ioki, M., et al. (2007). Induction of defense responses by ultraviolet-B radiation in plants

Tariq, U., Ali, M., & Abbasi, B. H. (2014). Morphogenic and biochemical variations under different spectral lights in callus cultures of Artemisia absinthium L. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 130, 264–271.

Vasconsuelo, A., & Boland, R. (2007). Molecular aspects of the early stages of elicitation of secondary metabolites in plants. Plant Science, 172(5), 861–875.

Wang, P. J., Chen, S. R., Gu, M. Y., Chen, X. M., Chen, X. J., Yang, J. F., et al. (2020). Exploration of the effects of different blue LED light intensities on flavonoid and lipid metabolism in tea plants via transcriptomics and metabolomics. International Journal of Molecular Sciences, 21, 4606.

Wu, H. C., & Lin, C. C. (2012). Red light-emitting diode light irradiation improves root and artificial sponge attachability of Protea cynaroides L. in vitro. In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant, 48(6), 617–623.

Environmental Control in Biology, 45(3), 189–198.

Orsák, M., Lachman, J., Hrůšková, M., & Fajstavrová, K. (2001). Changes of selected secondary metabolites in potato and buckwheat caused by UV-C radiation. Rostlinná Výroba, 47(11), 493–500.

Pichersky, E., & Raguso, R. A. (2018). Why do plants produce so many terpenoid compounds? New Phytologist, 220(3), 692–702.

Podolec, R., & Ulm, R. (2018). Photoreceptor-mediated regulation of the COP1/SPA complex: A central switch in light signaling. Frontiers in Plant Science, 9, Article 1933.

Rai, N., Neugart, S., Yan, Y., Wang, F., Siipola, S. M., Lindfors, A. V., et al. (2019). How do cryptochromes and UVR8 interact in natural and simulated sunlight? Journal of Experimental Botany, 70, 4975–4990.

Rameau, C., Bertheloot, J., Leduc, N., Andrieu, B., Foucher, F., & Sakr, S. (2015). Multiple pathways regulate shoot branching. Frontiers in Plant Science, 5, 741.

Roman, H., Girault, T., Barbier, F., Péron, T., Brouard, N., Pěnčík, A., Novak, O., Vian, A., Sakr, S., & Leduc, N. (2016). Cytokinins are initial targets of light in the control of bud outgrowth. Plant Physiology, 172(1), 489–509.

Ryu, J., Kim, K. H., Cho, H. Y., Nam, M. H., & Kim, Y. S. (2012). Effect of light quality on the growth and antioxidant content of Cnidium officinale Makino in in vitro culture.

Schmidlin, L., Poutaraud, A., Claudel, P., Mestre, P., Prado, E., Santos-Rosa, M., et al. (2008). A stress-inducible resveratrol O-methyltransferase involved in the biosynthesis of pterostilbene in grapevine. Plant Physiology, 148(3), 1630–1639.

Semenova, N. A., Ivanitskikh, A. S., Uyutova, N. I., Sm8irnov, A. A., Proshkin, Y. A., Burynin, D. A., et al. (2024). Effect of UV stress on the antioxidant capacity, photosynthetic activity, flavonoid and steviol glycoside accumulation of Stevia rebaudiana Bertoni. Horticulturae, 10, 210.

Shamala, L. F., Zhou, H. C., Han, Z. X., & Wei, S. (2020). UV-B induces distinct transcriptional re-programing in UVR8-

Wu, W., Wu, H., Liang, R., Huang, S., Meng, L., Zhang, M., Xie, F., & Zhu, H. (2025). Light regulates the synthesis and accumulation of plant secondary metabolites. Frontiers in Plant Science, 16, Article 1644472.

Yang, C. K., Wang, X. W., Zhu, W. C., Weng, Z. R., Li, F. L., Zhang, Y. W., et al.(2024). Metabolomic and transcriptomic analyses reveal the regulation mechanism of postharvest light-induced phenolics accumulation in mango peel. Lwt-Food Sci.Technol. 213, 13. doi: 10.1016/j.lwt.2024.117050

Yeow, L. C., Chew, B. L., & Sreeramanan, S. (2020). Elevation of secondary metabolites production through light-emitting diodes (LEDs) illumination in protocorm-like bodies (PLBs) of Dendrobium hybrid orchid rich in phytochemicals with therapeutic effects. Biotechnology Reports, 27, e00497.

Zha, L. Y., Wei, S. W., Huang. F., & Zhang, J. J. J. (2024). Multi-omics analyses of lettuce (Lactuca sativa) reveals primary metabolism reorganization supporting distinct features of secondary metabolism induced by supplementing UV-A radiation. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 72, 15498–15511.

Zhang, P., Tang, Y., Zhang, J., Liu, J., Li, L., Li, H., et al. (2025). Multi-omics analysis of the accumulation mechanism of flavonoids in rice caryopsis under blue light. Plant Cell Reports, 44, 64.

Zhao, J., Davis, L. C., & Verpoorte, R. (2005). Elicitor signal transduction leading to production of plant secondary metabolites. Biotechnology Advances, 23(4), 283–333.

Zhou, X. R., Cao, K., Meng, J. H., Xu, H. W., & Zhou, X. F. (2025). Strigolactone modulates phenolic acid accumulation and thereby improves tolerance to UV-B stress. International Journal of Molecular Sciences, 25, 6407.