

УДК 581.1

КРАТКОВРЕМЕННЫЕ ЕЖЕСУТОЧНЫЕ Понижения температуры могут нивелировать негативный эффект круглосуточного освещения на фотосинтетический аппарат растений

© 2023 г. Е. Н. Икконен^а, *, Т. Г. Шибаева^а, Е. Г. Шерудило^а, А. Ф. Титов^а

^а Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, Петрозаводск, Россия

*e-mail: likkonen@gmail.com

Поступила в редакцию 10.02.2023 г.

После доработки 14.02.2023 г.

Принята к публикации 14.02.2023 г.

Изучали реакцию нескольких сельскохозяйственных культур (томат, баклажан, сладкий перец, огурец) на круглосуточное освещение при постоянной температуре 26°C и при ежесуточных 2-часовых кратковременных понижениях температуры до 10°C (дроп-воздействиях). О реакции растений судили на основании изучения ряда показателей, характеризующих состояние пигментного комплекса листьев и их фотосинтетическую активность. Круглосуточное освещение при постоянной температуре приводило к фотоповреждению листьев и фотоингибированию у всех четырех видов, хотя и в разной степени. Дроп-воздействия предотвращали фотоповреждения листьев в условиях круглосуточного освещения у всех видов и способствовали у томата, перца и огурца сохранению высокого уровня фотосинтетической активности. Полученные результаты позволяют заключить, что дроп-обработка может рассматриваться как агротехнический прием, позволяющий использовать потенциальные преимущества применения круглосуточного освещения, нивелировав его отрицательные эффекты. Однако эффективность данного приема будет зависеть от подбора оптимальной интенсивности и продолжительности дроп-воздействия, которая может несколько варьировать в зависимости от вида растений.

Ключевые слова: *Capsicum annuum*, *Cucumis sativus*, *Solanum lycopersicum*, *Solanum melongena*, фотоингибирование, фотопериод, фотоповреждения, фотосинтез

DOI: 10.31857/S0015330323600092, **EDN:** QAVQOK

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы интерес исследователей к влиянию круглосуточного освещения (CL, от *continuous lighting*) на растения заметно усилился в связи с его применением при выращивании растений в условиях защищенного грунта и на фабриках с искусственным освещением (plant factories with artificial lighting, PFAL) [1–8]. CL с относительно низкой плотностью потока фотонов рассматривается как один из возможных способов снижения первоначальных и операционных затрат на освещение и охлаждение [9–12]. Теоретически CL может способствовать увеличению продуктивности растений, так как в этом случае обеспечивается постоянное поступление световой энергии для фотосинтеза. Однако реализовать эти преимущества на практике удастся не всегда. Свет, будучи по своей природе агрессивным фактором в отношении живых организмов, в условиях длинных фотопериодов приводит к не-

гативным изменениям в пигментном комплексе растений и к повреждениям, проявляющимся в виде хлороза и некроза листьев, у таких чувствительных к свету культур как томат, баклажан, огурец, картофель и др. [1–3, 8, 12–22]. В условиях CL у этих видов ингибируется фотосинтез, происходит накопление углеводов и ускоряется старение листьев. В то же время растения арктической зоны, испытывающие в условиях полярного дня длительное действие CL, не проявляют признаков фотоингибирования или фотоповреждения листьев. Предположительно это связано с тем, что в теплицах и в закрытых системах поддерживается относительно постоянная температура, тогда как в естественных условиях температура в суточном цикле, как правило, колеблется, что задает ритм вместо светового фактора [2] и, вероятно, способствует тем самым снижению неблагоприятного воздействия CL.

Ранее было показано, что в контролируемых условиях чередование температур в суточном цик-

ле может предотвращать физиологические нарушения у культурных растений, вызванные CL [13, 16, 18, 20, 22–24]. Так, еще в 1930-х годах было установлено, что суточный градиент температур (день/ночь) 30/10°C значительно уменьшает повреждение листьев томатов при CL [25], хотя не все суточные градиенты температур могут быть в этом плане одинаково эффективны. Например, градиент температур 26/17°C уменьшал повреждение листьев томата, а градиент температур 26/20°C не оказывал существенного влияния [13]. Листья растений картофеля в условиях CL и постоянной температуры воздуха (18°C) были в значительной степени подвержены хлорозу, а при переменной температуре (22/14°C) они имели обычный вид и не были повреждены [22]. При этом у растений увеличивалось количество побегов, сухая масса надземных органов, длина листьев, а также отмечено более раннее появление клубней. Хлороз листьев не наблюдался также у растений сладкого перца, выращенных в камерах искусственного климата при CL и переменных температурах (с градиентом в течение суток в 8–10°C) [24]. Было высказано предположение, что переменная температура при CL оптимизирует углеродный баланс и тем самым снижает вероятность повреждения листьев [16]. В опытах с баклажаном было установлено, что при CL и температурном режиме 28/15°C листья растений не повреждаются и не происходит гипераккумуляции углеводов (крахмала, сахарозы, глюкозы и фруктозы) по сравнению с растениями, выращенными при режимах 25/25°C и 25/20°C [16]. По мнению авторов, этот результат связан с прямым ингибированием низкой температурой ассимиляции CO₂ или с активизацией метаболизма и оттока сахаров при градиентном температурном режиме.

Как показано в наших исследованиях на томате, не только термопериод, но и кратковременные ежесуточные понижения температуры (дроп-воздействия, от англ. *drop* – падение, снижение) до закалывающих значений могут препятствовать фотоповреждению листьев и оптимизировать работу фотосинтетического аппарата [26–28]. Поэтому, применительно к томату, дроп-обработка может рассматриваться как агротехнический прием, позволяющий использовать потенциальные преимущества применения CL, нивелировав его отрицательные эффекты. Однако данный вывод касался только томата и не ясно, можно ли его экстраполировать на другие виды и придать ему более широкий характер и фундаментальное значение. С целью проверки такой возможности нами были проведены соответствующие исследования с несколькими видами сельскохозяйственных растений – томатом, баклажаном, сладким перцем и огурцом, различающимися по своей чувствительности к CL.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Пророшенные семена томата (*Solanum lycopersicum* L.), баклажана (*Solanum melongena* L.), сладкого перца (*Capsicum annuum* L.) и огурца (*Cucumis sativus* L.) высаживали по одному в пластиковые сосуды объемом 350 мл с песком. В течение 8 суток после посадки растения выращивали в камерах искусственного климата при температуре 26°C, 150 мкмоль/(м² с) ФАР, влажности воздуха 60% и 16-часовом фотопериоде при ежедневном поливе полным питательным раствором Хогланда (рН 6.2–6.4). Далее все растения каждого вида были разделены на три равные группы. Первую группу растений выращивали при 16-часовом фотопериоде и постоянной температуре 26°C (вариант 16ФП), вторую – при 24-часовом фотопериоде и постоянной температуре 26°C (вариант 24ФП), а третью группу растений выращивали при 24-часовом фотопериоде, температуре 26°C в течение 22 ч и температуре 10°C в течение 2 ч в конце 24-часового цикла (вариант 24ФП+дроп). Условия полива, уровня освещенности и влажности воздуха сохраняли первоначальными для всех опытных вариантов. Растения томата выращивали в течение 32 дней от замачивания семян, баклажана – 50 дней, сладкого перца – 53 дней, огурца – 14 дней.

Измерения параметров флуоресценции хлорофилла, скорости нетто-ассимиляции CO₂ (A_n), устьичной проводимости (g_s) и содержания CO₂ в межклеточном (C_i) и окружающем пространстве (C_a) проводили на самом молодом из зрелых листьев в конце опыта. Флуоресценцию хлорофилла определяли с использованием флуориметра с импульсно-модулированным освещением MINI-RAM (Walz, Германия). Потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (F_v/F_m) определяли после 20-минутной темновой адаптации листьев, а реальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (φ_{II}) определяли после 30-минутной световой адаптации листьев и рассчитывали как $\phi_{II} = \Delta F/F'_m = (F'_m - F)/F'_m$.

Параметры CO₂- и H₂O-обмена листьев измеряли с использованием портативной фотосинтетической системы HSM-1000 (Walz, Германия) при температуре листа 26°C, 1000 мкмоль/(м² с) ФАР, 60–65% влажности воздуха и содержании CO₂, равном 400 ± 20 ppm. Измерения выполняли после полной стабилизации процессов газообмена.

Содержание фотосинтетических пигментов (хлорофилла (Хл) *a* и *b*, каротиноидов (Кар)) определяли с помощью спектрофотометра СФ-2000 (ОКБ Спектр, Россия), экстрагируя их 96% этиловым спиртом и рассчитывая по известным формулам [29]. Долю хлорофиллов светособирающего комплекса (Хл ССК) устанавливали исходя из того, что весь Хл *b* находится в ССК, а соотношение Хл *a/b* при этом составляет 1.2 [30].

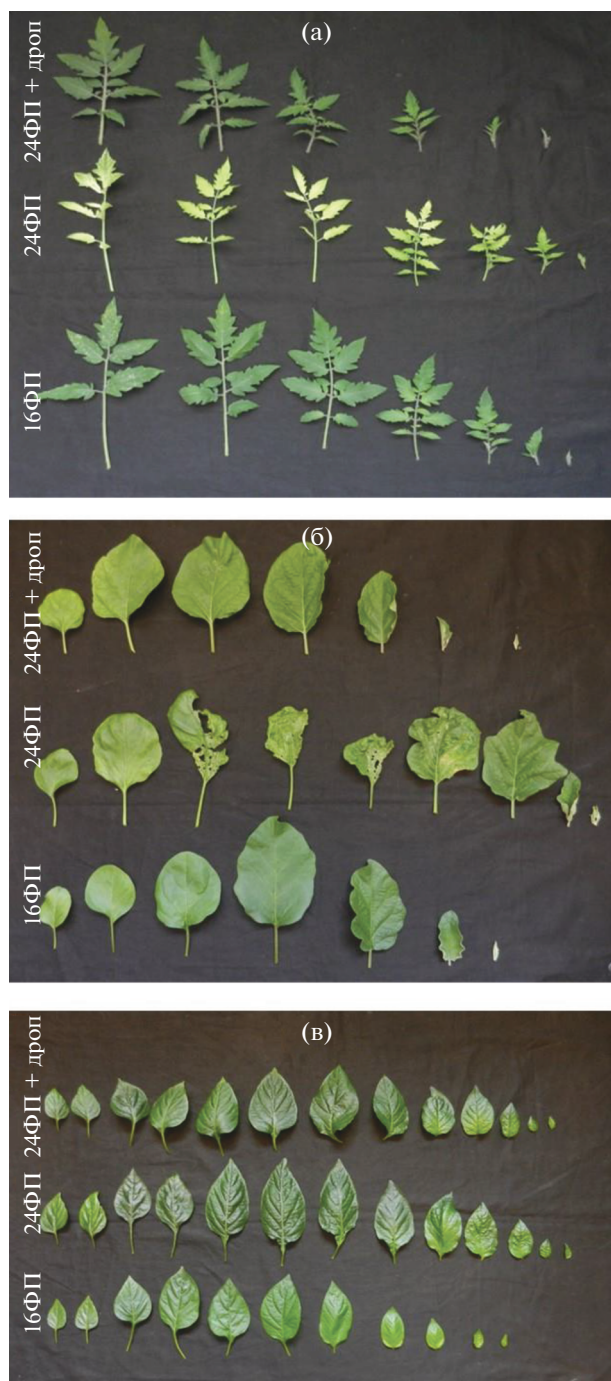


Рис. 1. Внешний вид листьев растений томата (а), баклажана (б) и сладкого перца (в), выращенных в условиях 16-часового фотопериода (16ФП), 24-часового фотопериода и постоянной температуры (24ФП) и 24-часового фотопериода с дроп-воздействиями (24ФП+дро́п).

Сухую массу побегов определяли после высушивания при 105°C до постоянного веса. Перед высушиванием листья сканировали для определения их площади с помощью программы “AreaS”. Значение LMA (от англ. *leaf mass per area*) рассчиты-

вали, как отношение сухой массы листовой пластинки к ее площади.

В работе представлены средние значения из четырех и более повторностей и их стандартные ошибки. Достоверность различий между средними значениями определяли при $P < 0.05$ на основе дисперсионного анализа (LSD тест) с использованием программного обеспечения Statistica 8.0 (StatSoft, Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Все растения, выращенные при 16-часовом фотопериоде и температуре 26°C, имели обычный вид, хорошо развитые побеги, листовой аппарат и пигментный комплекс. В условиях варианта 24ФП у растений томата и огурца были зафиксированы повреждения листьев, которые проявлялись в виде межжилкового хлороза (рис. 1а). У баклажана, кроме хлороза, развивался некроз (рис. 1б). Листья сладкого перца имели темно-зеленую окраску, однако были морщинистыми и с симптомами отедамы (отек зеленой части растения, свидетельствующей об осмотическом стрессе) (рис. 1в). У растений в варианте 24ФП+дро́п явных признаков фотоповреждений не наблюдалось, однако листья томата и баклажана были немного светлее, чем в варианте 16ФП и в период активного роста листа наблюдалась небольшая пятнистость (рис. 1).

По сравнению с вариантом 16ФП в варианте 24ФП сухая масса побегов была значительно ниже у томата, выше у баклажана и сладкого перца и не менялась у огурца (рис. 2а). Аналогичная ситуация наблюдалась и в отношении площади листьев томата, баклажана и сладкого перца (рис. 2б). У огурца площадь листьев также была меньше в варианте 24ФП по сравнению с 16ФП. Круглосуточное освещение снижало значения LMA у томата и баклажана и повышало у сладкого перца и огурца относительно варианта 16ФП (рис. 2в). Дро́п-воздействия в условиях 24-часового фотопериода приводили к значительному увеличению сухой массы побега и площади листьев у томата, снижению этих показателей у баклажана и не сказывались на них у сладкого перца и огурца (рис. 2а, б). У томата и сладкого перца величина LMA была существенно выше в варианте 24ФП + дро́п, чем в других вариантах опыта (рис. 2в).

Существенное снижение содержания Хл *a* и *b* в варианте 24ФП по сравнению с вариантом 16ФП было характерно для томата и огурца (табл. 1). У сладкого перца содержание Хл не различалось достоверно между вариантами 24ФП и 24ФП + дро́п, но было выше, чем в варианте 16ФП. Соотношение Хл *a/b* не различалось достоверно между всеми опытными вариантами у баклажана и огурца, но у томата и перца было существенно выше в варианте 24ФП, чем в других вариантах. В условиях СЛ

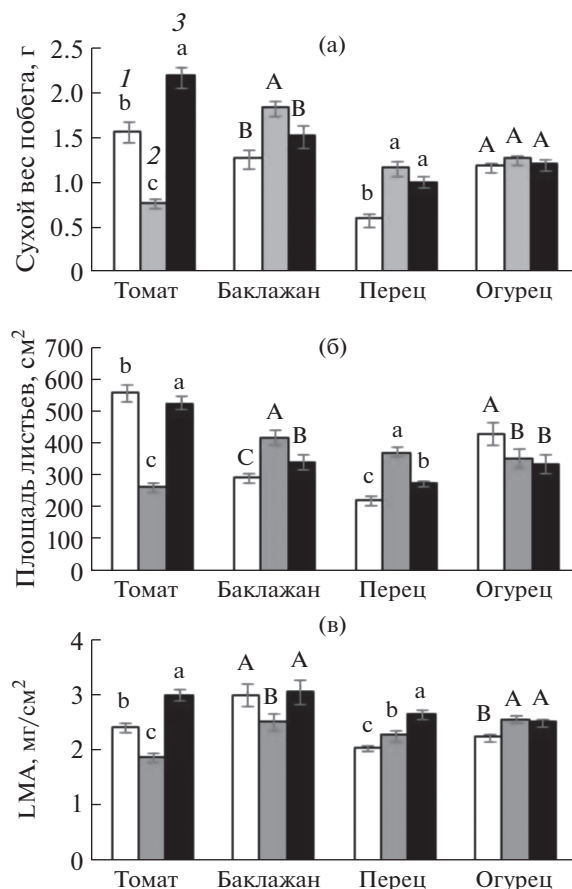


Рис. 2. Сухая биомасса побегов (а), площадь листьев (б), отношение массы листовой пластинки к ее площади (в) у растений томата, баклажана, сладкого перца и огурца, выращенных в условиях 16-часового фотопериода (1), 24-часового фотопериода и постоянной температуры (2) и 24-часового фотопериода с дроп-воздействиями (3). Различные буквы указывают на достоверность различий средних значений при $P < 0.05$.

дроп-воздействия вызывали увеличение содержания Хл у томата и огурца и снижали соотношение Хл a/b у томата и перца. Не выявлено существенных различий между вариантами в содержании Кар у огурца, томата и баклажана, а у перца оно было наибольшим в варианте 24ФП. В отличие от баклажана и огурца, перец и томат реагировали на СЛ уменьшением соотношения Хл и Кар, при этом дроп-воздействия существенно его повышали. Уменьшение содержания Хл ССК в варианте 24ФП по сравнению с 16ФП отмечено только у томата, но в варианте 24ФП + дроп этого не происходило.

Величина F_v/F_m была существенно ниже в варианте 24ФП, чем в варианте 16ФП только у томата и баклажана, а дроп-воздействия в условиях СЛ увеличивали ее у томата, но не баклажана (рис. 3а). За исключением огурца значения фПСII в варианте 24ФП были ниже, чем в варианте 16ФП,

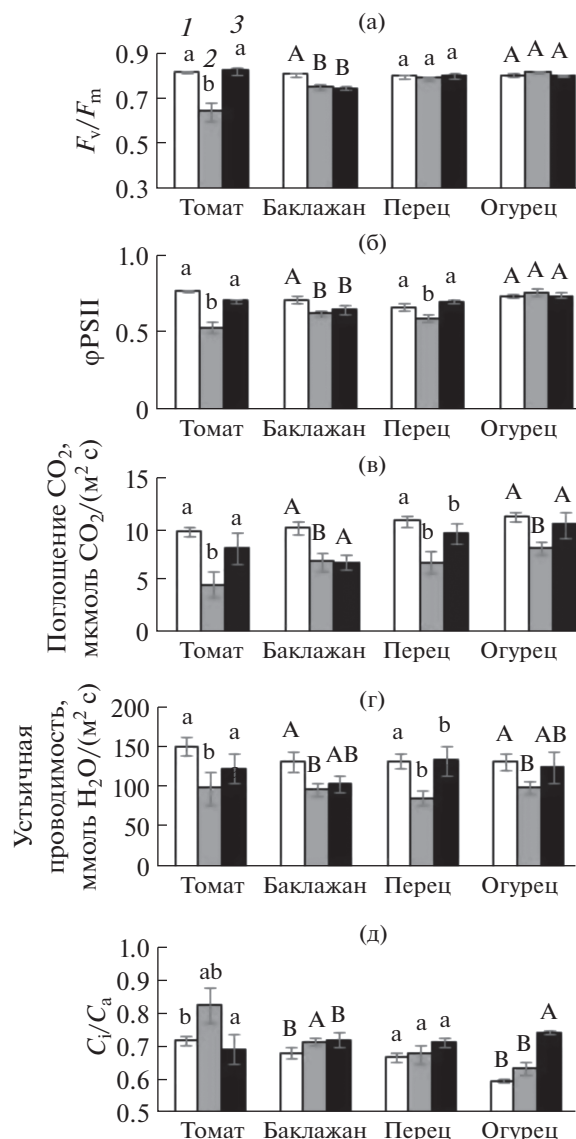


Рис. 3. Потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (F_v/F_m) (а), реальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (ϕ_{PSII}) (б), скорость видимого фотосинтеза (в), устьичная проводимость (г), отношение содержания CO_2 в межклеточном (C_i) и окружающем (C_a) пространстве (д) у растений томата, баклажана, сладкого перца и огурца, выращенных в условиях 16-часового фотопериода (1), 24-часового фотопериода и постоянной температуры (2) и 24-часового фотопериода с дроп-воздействиями (3). Различные буквы указывают на достоверность различий средних значений при $P < 0.05$.

а в варианте 24ФП + дроп фПСII повышалось у томата и сладкого перца (рис. 3б).

У всех исследованных видов скорость нетто-ассимиляции CO_2 была существенно ниже в варианте 24ФП по сравнению с вариантом 16ФП (рис. 3в). У томата, сладкого перца и огурца дроп-воздействия способствовали повышению A_n до уровня растений варианта 16ФП. Независимо от

Таблица 1. Пигментный комплекс растений томата, баклажана, сладкого перца и огурца, выращенных при 16-часовом фотопериоде (16ФП), 24-часовом фотопериоде (24ФП) и 24-часовом фотопериоде с дроп-воздействиями (24ФП + дроп)

Показатель	16ФП	24ФП	24ФП+дроп
Томат			
Хл $a + b$	17.1 ± 0.4^a	5.6 ± 1.0^b	10.8 ± 0.5^a
Хл a/b	2.5 ± 0.0^b	3.4 ± 0.1^a	2.4 ± 0.0^b
Кар	1.7 ± 0.0^a	1.8 ± 0.1^a	1.6 ± 0.1^a
Хл/Кар	10.1 ± 0.1^a	3.1 ± 0.1^c	6.8 ± 0.1^b
Хл ССК	64 ± 0^a	52 ± 1^b	62 ± 2^a
Баклажан			
Хл $a + b$	15.0 ± 0.9^a	12.6 ± 0.7^a	13.5 ± 1.2^a
Хл a/b	2.7 ± 0.1^a	3.0 ± 0.1^a	2.7 ± 0.1^a
Кар	1.8 ± 0.1^a	1.5 ± 0.2^a	1.8 ± 0.2^a
Хл/Кар	8.3 ± 0.1^a	8.4 ± 0.01^a	7.5 ± 0.1^b
Хл ССК	59 ± 1^a	56 ± 1^b	60 ± 1^a
Перец			
Хл $a + b$	17.7 ± 1.2^b	25.3 ± 2.1^a	23.2 ± 1.5^a
Хл a/b	3.4 ± 0.1^c	4.5 ± 0.1^a	4.0 ± 0.1^b
Кар	4.1 ± 0.2^c	6.5 ± 0.3^a	5.0 ± 0.2^b
Хл/Кар	4.3 ± 0.01^a	3.9 ± 0.01^b	4.6 ± 0.1^a
Хл ССК	66 ± 2^a	63 ± 2^{ab}	61 ± 2^b
Огурец			
Хл $a + b$	21.5 ± 0.5^a	19.2 ± 0.3^b	21.5 ± 0.8^a
Хл a/b	1.5 ± 0.1^a	1.7 ± 0.2^a	1.6 ± 0.1^a
Кар	2.1 ± 0.1^a	1.8 ± 0.2^a	1.9 ± 0.1^a
Хл/Кар	0.10 ± 0.01^a	0.09 ± 0.01^a	0.09 ± 0.0^a
Хл ССК	88 ± 4^a	85 ± 2^a	84 ± 5^a

Примечание: различные буквы указывают на достоверность различий средних значений при $P < 0.05$.

вида растений, величина g_s была самой низкой в варианте 24ФП, а ее изменения под влиянием дроп-воздействий соответствовали изменениям скорости A_n (рис. 3г). Оба исследованных фактора (фотопериод и дроп-воздействия) мало влияли на соотношение C_i/C_a у баклажана, но у томата эта величина была наибольшей в варианте 24ФП, а у перца и огурца – в варианте 24ФП+дроп (рис. 3д).

ОБСУЖДЕНИЕ

Продолжительное выращивание растений, чувствительных к длинным фотопериодам, в условиях СЛ и постоянной температуры приводит к фотоповреждению листьев в виде хлороза и некроза и фотоингибированию фотосинтетического аппарата (ФСА), что становится причиной снижения накопления биомассы. Такая реакция растений на СЛ неоднократно описывалась в литературе [1–3, 12–19]. Однако исследованные виды растений несколько отличались между собой в

отклике на СЛ. Например, визуально оцениваемая реакция листьев варьировала, проявляясь в виде эпинастии, хлороза, некроза, морщинистости или симптомов оэдемы. В то же время, практически у всех исследованных видов в условиях СЛ и постоянной температуры наблюдалось снижение скорости фотосинтеза, которое происходило в отсутствие устьичного лимитирования, о чем свидетельствовали значения содержания CO_2 в межклеточном пространстве и соотношения C_i/C_a в листьях растений. Пигментный комплекс растений с разной степенью достоверности демонстрировал обусловленные СЛ изменения, которые можно характеризовать как защитно-приспособительную реакцию организма на избыточное освещение. К ним относятся снижение содержания Хл, увеличение соотношения Хл a/b , уменьшение соотношения Кар/Хл и доли Хл ССК. В нашем случае отмеченные изменения в пигментном комплексе, флуоресценции хлорофилла и фотосинтетической активности говорят о более высокой чув-

ствительности ФСА томата и баклажана к СЛ, чем у сладкого перца и огурца. Причины развития хлороза и некроза листьев и фотоингибирования в условиях СЛ до сих являются предметом дискуссии. Предполагают, что в процессе появления и развития фотоповреждений, вызванных СЛ, участвует не один, а несколько механизмов, таких как фотоокисление, стресс-индуцированное старение, циркадная асинхрония и др. [8]. При этом удельный вклад каждого из этих механизмов может варьировать в зависимости от биологических особенностей объекта и условий внешней среды.

Как показало данное исследование, применение дроп-воздействий при выращивании растений в условиях СЛ предотвращало развитие фотоповреждений листьев у всех изученных видов. Кроме того, дроп-воздействия препятствовали снижению активности фотосинтеза у всех видов, кроме баклажана. Обусловленное дроп-воздействиями повышение фотосинтетической активности сопровождалось увеличением LMA, а более быстрое накопление баклажаном биомассы на фоне снижения скорости фотосинтеза при СЛ может быть связано с повышением скорости появления листьев и их большим количеством. В варианте 24ФП + дроп большее накопление биомассы происходило, по видимому, за счет повышения значений LMA. И хотя у баклажана не было выявлено статистически значимого влияния дроп-воздействий на многие исследованные в данной работе показатели, тем не менее прослеживаются те же тенденции в их изменениях, которые характерны для других видов: увеличение содержания Хл, уменьшение соотношения Хл a/b , увеличение доли Хл ССК, рост LMA. При этом, как и у других видов, листья растений баклажана, выращенных в варианте с дроп-воздействиями, не имели явно выраженных признаков фотоповреждений, что говорит о явно положительном эффекте дроп-воздействий на этот вид. Вероятно, параметры дроп-воздействий (интенсивность и/или продолжительность), применяемые в данной работе, оказались для баклажана не вполне оптимальными для того, чтобы оказать более сильное стабилизирующее влияние на ФСА при СЛ. Вполне возможно, что более низкая температура дроп-воздействий или их большая продолжительность привели бы к более четко выраженному позитивному эффекту. Ранее нами уже было показано влияние параметров дроп-воздействий на реакцию растений. Например, эффективность дроп-воздействий в предотвращении развития хлороза листьев у томата при СЛ в большей степени зависела от абсолютного значения, до которого снижается температура, чем от величины градиента температур [31]. Из ряда других работ известно, что переменные суточные температуры в той или иной степени предотвращают развитие хлороза листьев в условиях СЛ у некоторых растений семейства *Solanaceae*, включая тома-

ты, если градиент термопериода составляет более 8°C [12, 13, 18, 32]. В то же время дроп-воздействия неэффективны и не предотвращают развитие хлороза, если “нижняя температура” не относится к диапазону закалывающих температур, даже когда величина градиента достаточно велика (более 8°C). Добавим, что возрастная изменчивость в чувствительности растений к СЛ [21] также способна влиять на отклик растений на дроп-воздействия. Наконец, стоит отметить и то, что дроп-воздействия не обладают выраженным последствием и полностью нивелируют или ослабляют повреждающее действие СЛ на растения только в период своего действия [31].

Необходимо сказать и о том, что в условиях СЛ инициируется более раннее плодоношение культурных растений [28], а применение дроп-воздействий увеличивает раннюю урожайность [33]. С учетом более высокой реализационной цены на раннюю продукцию это обеспечивает повышение экономической эффективности производства. В основе положительного эффекта дроп-воздействий на работу ФСА в условиях СЛ, как нам представляется, лежит защитно-приспособительная реакция, которая сходна с неспецифическим ответом на стресс. При этом конкретные механизмы дроп-воздействий на растения при СЛ могут быть разными, включая, в частности, активизацию антиоксидантной системы [34] и альтернативного пути дыхания [35], что препятствует накоплению избыточного количества АФК и деградации хлорофилла [36]. Обусловленное дроп-воздействиями снижение эффективности использования световой энергии на фотосинтез также может выступать как один из механизмов защиты ФСА от избыточного света при СЛ [37]. Добавим, что в условиях СЛ неизбежен дисбаланс между поступающей и используемой растениями световой энергией и, как следствие, нарушение донорно-акцепторного баланса в хлоропластах. Восстановление баланса возможно за счет появления дополнительных акцепторов электронов и усиления стока продуктов фотосинтеза для формирования новых структур [38]. Кроме того, ежесуточные понижения температуры могли инициировать изменения в составе продуктов фотосинтеза, способствовать синтезу более энергоемких продуктов [39] и формированию более резистентной к холоду структуры хлоропластов и клеток. Как правило, такого рода изменения сопровождаются усилением стока, стабилизирующим донорно-акцепторные отношения [40] и также могут играть определенную роль в поддержании активности ФСА растений в условиях СЛ.

Резюмируя результаты проведенных исследований, следует подчеркнуть что, несмотря на определенные различия в реакции четырех видов исследованных растений на СЛ при постоянной температуре, применение дроп-воздействий обеспечивало

снижение негативных эффектов СЛ, предотвращая фотоповреждение листьев у всех видов. Дроп-воздействия способствовали сохранению активности фотосинтеза при СЛ у перца, томата и огурца, но не баклажана, по-видимому, вследствие их разной устойчивости к действующим факторам (фотопериод, температура). Полученные результаты подтверждают сделанный применительно к томату вывод о возможности использования дроп-воздействий в качестве агротехнического приема, позволяющего реализовать потенциальные преимущества СЛ при выращивании культурных растений в контролируемых условиях, нивелировав его возможные отрицательные эффекты [26–28, 31, 33]. Данный вывод, помимо практической значимости, подтверждает, что фотоповреждение растений в условиях СЛ является не только ответной реакцией на свет как таковой, а на совместное действие фотопериода и температуры. Эти факторы оказывают на растения воздействие, степень и характер которого может существенно варьировать в зависимости от их параметров и устойчивости к ним конкретного вида. Поэтому практическое применение дроп-воздействий в сочетании с СЛ в качестве агротехнического приема, требует проведения специальной работы по выявлению для каждого вида растений оптимальной интенсивности и продолжительности дроп-воздействий.

Исследования выполнены при финансовой поддержке государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-004) на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Sysoeva M.I., Markovskaya E.F., Shibaeva T.G.* Plants under continuous light: A review // *Plant Stress*. 2010. V. 4. P. 5.
2. *Velez-Ramirez A.I., van Ieperen W., Vreugdenhil D., Milenaar F.F.* Plants under continuous light // *Trends Plant Sci*. 2011. V. 16. P. 310. <http://dx.doi.org/doi:10.1016/j.tplants.2011.02.003>
3. *Hague M.S., Kjaer K.H., Roserqvist E., Ottosen C.O.* Continuous light increases growth, daily carbon gain, antioxidants, and alters carbohydrate metabolism in a cultivated and a wild tomato species // *Front. Plant Sci*. 2015. V. 6. P. 522. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00522>
4. *Ohtake N., Ishikura M., Suzuki H.* Continuous irradiation with alternating red and blue light enhances plant growth while keeping nutritional quality in lettuce // *Hort. Sci*. 2018. V. 53. P. 1804. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI13469-18>
5. *Lanoue J., Zheng J., Little C., Thibodeau A., Grodzinski B., Hao X.* Alternating red and blue light-emitting diodes allows for injury-free tomato production with continuous lighting // *Front. Plant Sci*. 2019. V. 10. P. 1114. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01114>
6. *Shibaeva T.G., Mamaev A.V., Sherudilo E.G., Titov A.F.* The role of the photosynthetic daily light integral in plant response to extended photoperiods // *Russ. J. Plant Physiol*. 2022. V. 69. P. 7. <https://doi.org/10.1134/S1021443722010216>
7. *Shibaeva T.G., Sherudilo E.G., Rubaeva A.A., Titov A.F.* Continuous lighting enhances yield and nutritional value of four genotypes of *Brassicaceae* microgreens // *Plants*. 2022. V. 11. P. 176. <https://doi.org/10.3390/plants11020176>
8. *Shibaeva T.G., Mamaev A.V., Titov A.F.* Possible physiological mechanisms of leaf photodamage in plants grown under continuous lighting // *Russ. J. Plant Physiol*. 2023. V. 70. P. <https://doi.org/10.31857/S0015330322600541>
9. *Kitaya Y., Niu G., Kozai T., Ohashi M.* Photosynthetic photon flux, photoperiod, and CO₂ concentration affect growth and morphology of lettuce plug transplants // *Hort. Sci*. 1998. V. 33. P. 988. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.33.6.988>
10. *Ohyama K., Kozai T.* Estimating electric energy consumption and its cost in a transplant production factory with artificial lighting: a case study // *J. Soc. High Technol. Agr*. 1998. V. 10. P. 96.
11. *Ohyama K., Manabe K., Omura Y., Kubota C., Kozai T.* A comparison between closed-type and open-type transplant production systems with respect to quality of tomato plug transplants and resource consumption during summer // *Environ. Control Biol*. 2003. V. 41. P. 57. <https://doi.org/10.2525/ecb1963.41.57>
12. *Ohyama K., Manabe K., Omura Y., Kozai T.* Potential use of a 24-hour photoperiod (continuous light) with alternating air temperature for production of tomato plug transplants in a closed system // *Hort. Sci*. 2005. V. 40. P. 374. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.40.2.374>
13. *Hillman W.S.* Injury of tomato plants by continuous light and unfavorable photoperiodic cycles // *Amer. J. Bot*. 1956. V. 43. P. 89. <https://doi.org/10.2307/2438816>
14. *Bradley F.M., Janes H.W.* Carbon partitioning in tomato leaves exposed to continuous light // *Acta Hort*. 1985. V. 174. P. 293. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1985.174.37>
15. *Vézina F., Trudel M.J., Gosselin A.* Influence du mode d'utilisation de l'éclairage d'appoint sur la productivité et la physiologie de la tomate de serre // *Can. J. Plant Sci*. 1991. V. 71. P. 923. <https://doi.org/10.4141/cjps91-132>
16. *Murage E.N., Sato Y., Masuda M.* Influence of light quality, PPFD, and temperature on leaf chlorosis of eggplants grown under continuous illuminations // *Sci. Hort*. 1997. V. 68. P. 73. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(96\)00953-3](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(96)00953-3)

17. Demers D.A., Gosselin A. Growing greenhouse tomato and sweet pepper under supplemental lighting: optimal photoperiod, negative effects of long photoperiod and their causes // *Acta Hort.* 2002. V. 580. P. 83. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2002.580.9>
18. Ohyama K., Omura Y., Kozai T. Effects of air temperature regimes on physiological disorders and floral development of tomato seedlings grown under continuous light // *Hort. Sci.* 2005. V. 40. P. 1304. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.40.5.1304>
19. Matsuda R., Ozawa N., Fujiwara K. Leaf photosynthesis, plant growth, and carbohydrate accumulation of tomato under different photoperiods and diurnal temperature differences // *Sci. Hort.* 2014. V. 170. P. 150. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.03.014>
20. Hague M., de Sousa A., Soares C., Kjaer K.H., Fidalgo F., Rosenqvist E., Ottosen C.-O. Temperature variation under continuous light restores tomato leaf photosynthesis and maintains the diurnal pattern in stomatal conductance // *Front. Plant Sci.* 2017. V. 8. P. 1602. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01602>
21. Shibaeva T.G., Mamaev A.V., Sherudilo E.G., Ikkonen E.N., Titov A.F. Age-related changes in sensitivity of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) leaves to continuous light // *Russ. J. Plant Physiol.* 2021. V. 68. P. 948. <https://doi.org/10.1134/S1021443721040154>
22. Tibbitts T.W., Bennett S.M., Cao W. Control of continuous irradiation injury on potato with daily temperature cycling // *Plant Physiol.* 1990. V. 93. P. 409. <https://doi.org/10.1104/pp.93.2.409>
23. Kristoffersen T. Interactions of photoperiod and temperature in growth and development of young tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill.) // *Physiol. Plant.* 1963. V. 16. P. 1.
24. Nilwik H.J.M. Growth analysis of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) 2. Interacting effects of irradiance, temperature and plant age in controlled conditions // *Ann. Bot.* 1981. V. 48. P. 136. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a086107>
25. Bünning E. Untersuchungen über die autonomen tagesperiodischen Bewegungen der Primarblättern von *Phaseolus multiflorus* // *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik.* 1931. V. 75. P. 439.
26. Ikkonen E.N., Shibaeva T.G., Rosenqvist E., Ottosen C.-O. Daily temperature drop prevents inhibition of photosynthesis in tomato plants under continuous light // *Photosynthetica.* 2015. V. 53. P. 389. <https://doi.org/10.1007/s11099-015-0115-4>
27. Syssoeva M.I., Shibaeva T.G., Sherudilo E.G., Ikkonen E.N. Control of continuous irradiation injury on tomato plants with a temperature drop // *Acta Hort.* 2012. V. 956. P. 283. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2012.956.32>
28. Shibaeva T.G., Sherudilo E.G. Immediate and delayed effects of diurnal temperature drops on growth and reproductive development of tomato plants grown under continuous lighting // *Russ. J. Plant Physiol.* 2015. V. 62. P. 328. <https://doi.org/10.1134/S1021443715030176>
29. Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents // *Biochem. Soc.* 1983. V. 603. P. 591. <https://doi.org/10.1042/bst0110591>
30. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // *Methods Enzymol.* 1987. V. 148. P. 350. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
31. Shibaeva T.G., Markovskaya E.F., Ikkonen E.N., Sherudilo E.G. Control of continuous irradiation injury on tomato plants with a temperature drop: effectiveness evaluation // *Russ. Agric. Sci.* 2015. V. 41. P. 419. <https://doi.org/10.3103/S1068367415060221>
32. Omura Y., Oshima Y., Kubota C., Kozai T. Treatments of fluctuating temperature under continuous light enabled the production of quality transplants of tomato, eggplant and sweet pepper // *Hort. Sci.* 2001. V. 36. № 3. P. 586.
33. Сысоева М.И., Шибаева Т.Г., Шерудило Е.Г. Способ выращивания рассады томата в защищенном грунте // *Бюллетень Федеральной службы по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам.* 2013. № 28. 6 с.
34. Шибаева Т.Г., Шерудило Е.Г., Ikkonen E.N., Тутов А.Ф. Влияние кратковременных ежесуточных понижений температуры на активность антиоксидантных ферментов // *Труды КарНЦ РАН. Сер. Экспериментальная биология.* 2015. № 12. С. 107. <https://doi.org/10.17076/eb241>
35. Ikkonen E.N., Sherudilo E.G., Shibaeva T.G., Grabelnykh O.I. Salicylhydroxamic acid-resistant and sensitive components of respiration in chilling-sensitive plants subjected to a daily short-term temperature drop // *Russ. J. Plant Physiol.* 2020. V. 67. P. 60. <https://doi.org/10.1134/S1021443719050066>
36. Garmash E.V. Mitochondrial respiration of the photosynthesizing cell // *Russ. J. Plant Physiol.* 2016. V. 63. P. 13. <https://doi.org/10.1134/S1021443715060072>
37. Ikkonen E.N., Шибаева Т.Г., Шерудило Е.Г., Тутов А.Ф. Влияние ДРОП-воздействий на эффективность использования световой энергии в процессе фотосинтеза у растений огурца // *Труды КарНЦ РАН. Серия "Экспериментальная биология".* 2016. № 6. С. 49. <https://doi.org/10.17076/eb319>
38. Klimov S.V., Astakhova N.V., Trunova T.I. Relationship between plant cold tolerance, photosynthesis and ultrastructural modifications of cells and chloroplasts // *Russ. J. Plant Physiol.* 1997. V. 44. P. 759.
39. Марковская Е.Ф., Шерудило Е.Г., Рупатти П.О., Сысоева М.И. Роль липидов в устойчивости семядольных листьев огурца к постоянному и кратковременному периодическому действию низкой закалывающей температуры // *Труды КарНЦ РАН. Серия биологическая.* 2009. № 3. С. 67.
40. Климов С.В., Трунова Т.И., Мокроносков А.Т. Механизм адаптации растений к неблагоприятным условиям окружающей среды через изменение донорно-акцепторных отношений // *Физиология растений.* 1990. Т. 37. С. 1024.