

УДК 581.1

ВСЕГДА ЛИ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИЙ СТРЕСС ВРЕДЕН?

Т. Г. Шибаева*, А. Ф. Титов

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*shibaeva@krc.karelia.ru

Представлен обзор работ, в которых экспериментально показано, что резкое увеличение продолжительности фотопериода или использование при выращивании растений в условиях искусственного климата аномальных свето-темновых циклов вызывает у них стресс, получивший в литературе название фотопериодического стресса. Аналогично другим видам стресса он вызывает целый спектр изменений и/или нарушений в жизнедеятельности растений, накопление которых может стать для них губительным. В частности, под влиянием фотопериодического стресса в растениях происходит усиление генерации активных форм кислорода (АФК), следствием чего является развитие окислительного стресса. Однако, если сила стрессирующего воздействия не слишком велика (мягкий или умеренный стресс), благодаря включению механизмов неспецифической устойчивости растения сохраняют жизнеспособность и благополучно переживают неблагоприятный период. Принципиально, что последствия такого стресса не обязательно являются исключительно негативными. Более того, манипулируя фотопериодическими условиями, можно выявить такие, которые, являясь в принципе аномальными для растений, тем не менее способны оказывать положительный эффект, например, в плане улучшения каких-то важных с хозяйственной точки зрения показателей, в частности, тех, которые определяют пищевую ценность и биобезопасность (за счет снижения содержания нитратов) растительной продукции. Следовательно, если для растений фотопериодический стресс, как правило, вреден, то для человека, как субъекта хозяйственной деятельности, он может оказаться полезным, выступая условием достижения намеченного хозяйственного результата. Последний может находить свое выражение как в получении большего урожая или урожая более высокого качества (по потребительским характеристикам), так и в снижении затрат на получение единицы продукции.

Ключевые слова: растения; фотопериод; свето-темновые циклы; стресс; фабрики растений; продуктивность; энергоэффективность

Для цитирования: Шибаева Т. Г., Титов А. Ф. Всегда ли фотопериодический стресс вреден? // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 3. С. 5–22. doi: 10.17076/eb2098

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта РНФ (проект 23-16-00160).

T. G. Shibaeva*, A. F. Titov. IS PHOTOPERIOD STRESS ALWAYS HARMFUL?

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *shibaeva@krc.karelia.ru*

The article presents a review of studies that have experimentally shown that a sudden increase in the photoperiod duration or the use of abnormal light-dark cycles when growing plants under artificial climate conditions causes photoperiod stress. Similarly to other types of stress, it induces a whole range of changes and/or disturbances in plants, which may add up to become fatal. As studies show, photoperiod stress increases the generation of ROS in plants, resulting in the development of oxidative stress. However, if the stress is not too strong (mild or moderate), then the induced non-specific resistance mechanisms help the plants retain viability and successfully survive the stressful period. Importantly, the consequences of such stress are not necessarily negative. Moreover, by manipulating photoperiod length it is possible to identify those that, although fundamentally abnormal for plants, are nevertheless capable of exerting a positive effect in terms of improving some economically important indices, in particular those that determine the nutritional value and biosafety (due to a decrease in nitrate content) of plant products. Consequently, even if photoperiod stress is generally harmful for plants, it can still be useful for humans in achieving the intended economic result, whether it is increased yield, higher quality (better consumer characteristics), or reduced costs per unit produce.

Keywords: plants; photoperiod; light-dark cycles; stress; plant factories; productivity; energy efficiency

For citation: Shibaeva T. G., Titov A. F. Is photoperiod stress always harmful? *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 3. P. 5–22. doi: 10.17076/eb2098

Funding. This study was supported by the Russian Science Foundation (RSF, no. 23-16-00160).

Введение

В 2022 г. население мира превысило 8 миллиардов человек и, по прогнозам, достигнет 9 миллиардов к 2037 г., что дополнительно обостряет проблему продовольственной безопасности во многих странах, включая и экономически развитые. Одновременно с этим возросшая в силу глобальных изменений климата нестабильность сельскохозяйственного производства в открытом грунте указывает на то, что альтернативные системы производства продуктов питания будут играть в дальнейшем все более важную роль. В настоящее время наиболее распространенной в мире формой производства растений в контролируемых условиях являются теплицы, но постепенно закрытые производственные системы, включающие фабрики растений с искусственным освещением (plant factories with artificial lighting) или вертикальные фермы (vertical farm), превращаются в коммерчески все более привлекательную отрасль [Warner et al., 2023]. Как считают многие специалисты, перед данной отраслью уже в самое ближайшее время открываются огромные перспективы, хотя для ее экономического

процветания необходимо сосредоточиться на эффективности использования ресурсов [Kikuchi, 2016; Graamans et al., 2018; Kaiser et al., 2024]. По сути, выращивание растений в закрытых помещениях – это не новая концепция, но именно в последние годы она быстро приобретает форму крупномасштабного производства. Однако прогресс в этой области мог бы быть еще более быстрым и впечатляющим, если бы его не сдерживали некоторые не до конца решенные вопросы. Среди них в первую очередь следует назвать необходимость выявления, а затем и применения наиболее оптимальных световых (свето-темновых) условий для выращивания растений, поскольку затраты на энергопотребление в закрытых системах составляют 20–40 % от всех производственных затрат [Avgoustaki, Xydis, 2021; Kozai, 2022], а на искусственное освещение расходуется 60–85 % всей электроэнергии [Graamans et al., 2018; Avgoustaki, Xydis, 2021].

Хорошо известно, что в обычных условиях естественной среды растения в течение жизни очень часто испытывают стресс, обусловленный действием тех или иных неблагоприятных биотических и/или абиотических факторов,

а их выживание напрямую зависит от адаптивного потенциала, которым они обладают. В отличие от этого в искусственной среде, в том числе на фабриках растений или вертикальных фермах, стресс у растений может возникать только в результате каких-то технических сбоев и неполадок. Параметры внешней среды, которые устанавливаются и контролируются в закрытых системах, считаются для растений оптимальными (или близкими к ним). Поэтому на сегодняшний день большая часть исследований, направленных на совершенствование производственного цикла на вертикальных фермах, сосредоточена на выращивании растений в постоянных климатических условиях. Однако растущие технические возможности тонкой настройки параметров в закрытых системах приводят к появлению идей и подходов, которые способствуют повышению эффективности производства за счет динамического контроля параметров окружающей среды [Kaiser et al., 2024]. Фотопериод является одним из наиболее важных из числа контролируемых параметров искусственной среды. Чаще всего при выращивании тех или иных культур оптимальный для них фотопериод используется на протяжении всего производственного цикла. При этом, как показывают недавние исследования, значительное изменение фотопериода может вызывать различные изменения и/или нарушения, которые в целом сходны с неспецифическими изменениями, характерными для реакции растений на другие стрессоры [Nitschke et al., 2016, 2017; Abuelsoud et al., 2020; Cortleven et al., 2022]. Накопление такого рода данных привело к появлению и закреплению в литературе понятия «фотопериодический стресс» [Frank et al., 2020; Roeber et al., 2021, 2022; Shibaeva, Titov, 2025]. Важно подчеркнуть, что в природе растения, по сути, никогда не сталкиваются с фотопериодическим стрессом, так как любые изменения в соотношении светового и темного периодов в обычном 24-часовом суточном цикле происходят в течение года очень медленно и только в определенных рамках. Следовательно, выживание растений в условиях аномальных фотопериодов или, точнее, аномальных светотемновых циклов могут обеспечить только те механизмы устойчивости, которые они приобрели ранее в процессе эволюции, адаптируясь к действию других стресс-факторов. Поэтому на первый взгляд кажется очевидным вывод о безусловном вреде фотопериодического стресса. Однако результаты исследований последних лет позволяют взглянуть на этот вопрос по-другому.

Оптимизация световых условий выращивания растений в контролируемой среде

Свет является поставщиком энергии для фотосинтеза, и выбор оптимального уровня освещения важен для получения высоких урожаев и урожая хорошего качества. Растения используют для фотосинтеза видимую часть электромагнитного спектра в диапазоне от 400 до 700 нм, называемую фотосинтетически активной радиацией (photosynthetically active radiation, PAR). Последние исследования показывают, что на самом деле этот диапазон несколько шире и включает волны дальнего красного света (400–750 нм) [Zhen et al., 2021]. Важным показателем является интеграл дневного освещения (daily light integral, DLI) – общее количество PAR, которое растение получает в течение суток, выраженное в моль/(м²·сут). Вклад в DLI вносят интенсивность света, а именно плотность потока фотосинтетических фотонов (photosynthetic photon flux density, PPFD), выраженная в мкмоль/(м²·с), и продолжительность светового периода (фотопериод). При выращивании растений в контролируемых условиях фотопериод обычно составляет от 12 до 18 ч, а PPFD варьирует от 150 до 600 мкмоль/(м²·с) [Ahmed et al., 2020]. К примеру, идеальный DLI для листовой зелени составляет 8–14 моль/(м²·сут), что достигается при PPFD от 150 до 250 мкмоль/(м²·с) в течение 16-часового фотопериода [Albright et al., 2000; Dou, Niu, 2020]. Обычно с увеличением DLI урожайность повышается, независимо от того, за счет чего увеличилось количество света – фотопериода или PPFD [Lefsrud et al., 2006; Ahmed et al., 2020; Gao et al., 2020]. Однако данная закономерность сохраняется только в определенном диапазоне условий. Так, например, увеличение фотопериода в диапазоне от 12 до 18 ч при постоянном PPFD 400 моль/(м²·с) приводит к увеличению урожайности салата, количества листьев и их площади, но увеличение фотопериода до 24 ч не приводило к дальнейшему повышению сухой массы растений, а количество листьев и их площадь при этом уменьшались [Silva et al., 2022]. При низком уровне освещенности у растений наблюдаются различные морфологические адаптации, направленные на оптимизацию использования доступного света, аналогичные ответу на затенение [Shafiq et al., 2021]. В результате в условиях слабого освещения или затенения листья характеризуются более низким значением массы листа на единицу площади, т. е. листья становятся более тонкими, но с большей площадью [Evans, Poorter, 2001].

Световая кривая фотосинтеза демонстрирует взаимосвязь между интенсивностью света и нетто-фотосинтезом. Когда уровень освещенности равен нулю или очень низок, величина нетто-фотосинтеза равна нулю или отрицательна, поскольку в этот момент в растениях осуществляется темновое дыхание, скорость которого или равна скорости фотосинтеза, или несколько выше. Минимальная PPFD, которая обеспечивает максимальную скорость фотосинтеза, – это точка светового насыщения (light saturation point, LSP). На нее влияет общее количество фотосинтетического материала в растительной ткани, и поэтому она смещается по мере роста растения. При этой интенсивности свет больше не ограничивает скорость фотосинтеза, и она лимитируется скоростью темновых реакций. При интенсивности намного большей, чем LSP, происходит фотоингибирование, вызывающее повреждение фотосинтетического аппарата и торможение роста растений. При избыточном освещении скорость передачи энергии на фотосистему II (ФСII) выше, чем скорость ее использования, поэтому избыточная энергия должна рассеиваться в виде тепла в результате нефотохимического тушения (NPQ). Без рассеивания избыточной энергии происходит накопление активных форм кислорода (АФК) и усиливается фотоокислительный стресс, что приводит к фотоингибированию ФСII и в конечном итоге к ингибированию фотосинтеза [Ruban et al., 2012; Shafiq et al., 2021].

Фотопериодический стресс у растений – новый вид стресса

Относительно недавно установлено, что внезапная смена фотопериода, например, его удлинение на несколько часов, может вызывать у растений окислительный стресс. Так, продление светового периода на 24 часа (с 8 до 32 ч) вызывает у адаптированных к короткому дню растений *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. целый спектр изменений, типичных для стресса [Nitschke et al., 2016, 2017]. Такого рода результаты и их анализ привели, как это отмечено выше, к появлению и закреплению в литературе такого понятия, как фотопериодический стресс [Frank et al., 2020; Roeber et al., 2021, 2022]. Что же происходит в растениях в ответ на неожиданное изменение фотопериода (в частности, удлинение с 8 до 32 ч)? В растениях *A. thaliana* в течение ночи после продленного светового периода: а) индуцируется экспрессия генов-маркеров стресса (таких как *ZINC FINGER of ARABIDOPSIS*

THALIANA12 (ZAT12) и *BON ASSOCIATED PROTEIN1 (BAP1)*); б) увеличивается содержание жасмоновой и салициловой кислот, которые считаются гормонами стресса; в) усиливается генерация АФК и развивается окислительный стресс; г) ночное усиление окислительного стресса совпадает с изменением окислительно-восстановительного статуса аскорбиновой кислоты и образованием пероксидов; д) образование пероксидов, в свою очередь, приводит к усилению экспрессии гена, контролирующего синтез пероксидазы, повышению ее активности и одновременно снижению активности каталазы [Abuelsoud et al., 2020]. В течение следующего дня наблюдается снижение максимальной квантовой эффективности ФСII (*Fv/Fm*), что указывает на нарушение работы фотосинтетического аппарата, и в конечном итоге из-за целого ряда структурно-функциональных нарушений в листьях запускается процесс программируемой гибели клеток [Nitschke et al., 2016, 2017].

Впервые же фотопериодический стресс (названный авторами циркадным стрессом), по видимому, был выявлен у растений *A. thaliana* с дефицитом цитокинина и у мутантов по генам биологических часов, таких как *cca1*, *lhy*, *elf3* (*LATE ELONGATED HYPOCOTIL, CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED1, EARLY FLOWERING3*) [Nitschke et al., 2016, 2017; Frank et al., 2020]. Мутантные растения демонстрируют особенно сильно выраженную реакцию на стресс на молекулярном уровне, которая затем проявляется фенотипически в виде повреждений листьев растений, которые в итоге погибали. Позднее было показано, что регуляторами ответной реакции на стресс у растений являются цитокинины (в основном транс-зеатин, выполняющий защитную функцию, действуя через рецептор *ARABIDOPSIS HISTIDINE KINASE3 (AHK3)* и транскрипционные регуляторы *ARABIDOPSIS RESPONSE REGULATOR2 (ARR2)*, *ARR10* и *ARR12*) и белки *CCA1/LHY*, являющиеся двумя ключевыми регуляторами работы биологических часов, отвечающими за поддержание циркадной ритмики в условиях постоянного действия света. Это говорит о том, что растению для преодоления фотопериодического стресса необходимо нормальное функционирование циркадных часов, а цитокинин, по мнению авторов, помогает поддерживать функцию внутреннего таймера, особенно в условиях стресса [Nitschke et al., 2016, 2017]. Поэтому у контрольных растений с нормальным уровнем эндогенного цитокинина, в отличие от мутантов, эндогенные часы функционировали почти бесперебойно даже в условиях циркадного стресса.

Сила стресса, который при этом испытывают растения, зависит от продолжительности светового периода [Abuelsoud et al., 2020], и значительное его удлинение может быть повреждающим (дистресс), а непродолжительное, напротив, способно оказывать положительный эффект (эустресс) [Krasensky-Wrzaczek, Kangasjarvi, 2018]. Последнее вызывает особый интерес с точки зрения практики.

Использование длинных фотопериодов, включая круглосуточное освещение

DLI является наиболее важным параметром для оптимизации при выращивании растений в закрытых системах, но количество света, которое получают растения, как уже упоминалось, зависит от двух параметров – фотопериода и PPFD. Поэтому многочисленные исследования по оптимизации всех аспектов освещения в закрытых системах включают изучение того, что является более выгодным при одинаковом DLI – поддерживать высокую освещенность при более коротких фотопериодах или, напротив, использовать длинные фотопериоды, снижая при этом уровень освещения. Важно, что разные сочетания фотопериода и PPFD, несмотря на одинаковый DLI, приводят к изменениям в морфологии листьев и растений, а также в эффективности фотосинтеза и урожайности [Sysoeva et al., 2010; Elkins, van Iersel, 2020; Weaver, van Iersel, 2020; Shibaeva et al., 2022a, 2023a]. При одинаковом DLI удлинение фотопериода с использованием более низкой освещенности, как правило, приводит к более высокой урожайности, чем при коротких фотопериодах с высокой освещенностью. Так, увеличение сырой и сухой массы побегов отмечено у салата, огурца, мизуны (*Brassica rapa* 'japonica'), настурции (*Tropaeolum majus*), рудбекии (*Rudbeckia fulgida* 'Goldstrum'), клубники (*Fragaria* × *ananassa*) и стевии (*Stevia rebaudiana*) [Koontz, Prince, 1986; Kitaya et al., 1998; Ohyama et al., 2005; Matsuda et al., 2014; Ohtake et al., 2018; Tsuruyama, Shibuya, 2018; Zhang et al., 2018; Mao et al., 2019; Elkins, van Iersel, 2020; Kelly et al., 2020; Palmer, van Iersel, 2020; Xu et al., 2021; Yan et al., 2021; Rengasamy et al., 2022]. Эти результаты получены при фотопериодах в диапазоне от 8 до 22 ч. Использование же 24-часового фотопериода, то есть круглосуточного освещения (continuous lighting, CL), с более низкой интенсивностью освещения, как показали многочисленные исследования, тоже открывает значительные дополнительные возможности для повышения урожайности и качества урожая без увеличения

энергетических затрат [Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011; Proietti et al., 2021; Lanoue et al., 2022]. В целом CL теоретически предполагает большее накопление биомассы и более высокий урожай, так как обеспечивает постоянное поступление энергии для ассимиляции углерода [Velez-Ramirez et al., 2012]. Но положительный экономический эффект от использования CL может быть достигнут только при условии, что такой световой режим не приводит к фотоповреждению листьев, поскольку известно, что продолжительные световые периоды вызывают хлороз и/или некроз листьев и снижение урожайности некоторых овощных культур, что ограничивает применение этого экономически выгодного режима освещения при выращивании определенных видов овощей [Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011].

Мы считаем, что реакцию растений на CL можно трактовать в терминах фотопериодического стресса. Так, многочисленные данные свидетельствуют, что у растений, чувствительных к длинным фотопериодам, в условиях CL наблюдается эпинастия листьев, появляются фотоповреждения листьев в виде межжилкового хлороза и некротических пятен и происходят характерные изменения в пигментном комплексе (уменьшение содержания хлорофилла, увеличение соотношения хлорофиллов *a/b*, уменьшение соотношения хлорофилл/каротиноиды, редукция светособирающего комплекса), направленные на снижение поглощения света фотосинтетическим аппаратом (ФСА) [Shibaeva et al., 2022a, 2023a, б, 2024a]. При этом ускоряется развитие растений и старение листьев [Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011; Shibaeva et al., 2023a, 2024a]. У чувствительных видов CL ингибирует фотосинтез и дыхание, причем фотосинтез в большей степени, что существенно увеличивает соотношение дыхание/фотосинтез, то есть смещает баланс углерода в сторону больших потерь, выступая тем самым в качестве фактора, лимитирующего рост и продуктивность растений [Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011; Ikkonen et al., 2022]. Важно, что в условиях длительного действия CL восстановление активности ФСА с течением времени не происходит, что говорит об отсутствии у таких растений способности к адаптации ФСА к подобному воздействию [Ikkonen et al., 2022]. Симптомы светового повреждения листьев при CL отмечены у таких культур, как томат, баклажан, сладкий перец, огурец, картофель (неустойчивые сорта) и некоторых других [Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011].

Возможными причинами светового повреждения являются фотоокисление, гипераккумуляция крахмала, индукция процесса старения, циркадная асинхрония и др. [Velez-Ramirez et al., 2011, 2017; Shibaeva et al., 2023a]. Описанные выше события можно считать стрессовой реакцией на фотопериодический стресс, так как доказано, что повреждения, вызванные CL, не связаны с избыточностью света, возникающей вследствие более высокого DLI, а являются непосредственно результатом непрерывного поступления света. Показано, что непрерывность поступления светового сигнала, протекания фотосинтеза и фотоокислительных процессов может вызывать повреждения листьев, даже если значения DLI невысоки [Shibaeva et al., 2022a]. Следовательно, сам по себе длинный фотопериод уже может быть причиной избытка поглощенного света, в том числе в условиях, когда DLI не выше, чем обычно требуется растениям при более коротких фотопериодах.

В отличие от чувствительных, у устойчивых к CL видов снижение содержания хлорофилла не происходит, а наблюдается увеличение содержания антиоксидантов (каротиноидов, антоцианов, флавоноидов, пролина) и усиление активности антиоксидантных ферментов [Shibaeva et al., 2023a, б]. У ряда видов растений (салат, редис, картофель (устойчивые сорта), листовая капуста *Brassica oleracea* var. *acephala*, рукола *Eruca sativa* L., микрозелень ряда культур и др.) действие CL положительно сказывается на фотосинтетической продуктивности и урожае [Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011; Shibaeva et al., 2022б, 2023а, в; Meng, Severin, 2024]. При выращивании листовых овощей и микрозелени очень важным обстоятельством является то, что CL повышает не только урожайность, но и пищевую ценность и биобезопасность растений. Растения, испытывая в таких условиях легкий или умеренный окислительный стресс, накапливают больше низкомолекулярных антиоксидантов (пролина, каротиноидов, антоцианов, флавоноидов) и отличаются высокой активностью антиоксидантных ферментов, что повышает пищевую ценность растений, рекомендуемых в качестве функционального продукта (functional food) для здорового питания [Samuoliene et al., 2013; Bian et al., 2016; Liu et al., 2020; Proietti et al., 2021; Shibaeva et al., 2022б, 2023в]. Наряду с этим в растениях под влиянием CL снижается содержание нитратов, что соответственно повышает их биобезопасность [Proietti et al., 2021; Rubaeva et al., 2023; Shibaeva et al., 2023в, 2025].

Наблюдаемое увеличение биомассы в ответ на более длинный фотопериод при одинаковом DLI происходит в результате морфологических изменений и физиологических реакций растений. «Растягивание» DLI во времени с использованием более низкой PPFD имеет вполне определенные преимущества для производителей, так как позволяет, во-первых, снизить первоначальные капитальные затраты благодаря уменьшению количества источников света (ламп) для обеспечения необходимого DLI. Во-вторых, за счет увеличения эффективности использования световой энергии повышается выход продукции на единицу затраченных средств. В-третьих, использование более низкой интенсивности освещения в течение длительного времени уменьшает количество выделяемого источниками освещения тепла, снижая затраты на кондиционирование помещения (охлаждение, отвод влаги). Наконец, длинный фотопериод позволяет использовать преимущества более низких ночных тарифов на электроэнергию.

Особо следует отметить, что в целом ряде работ показано, что повышение пищевой ценности и биобезопасности листовых овощей, в том числе микрозелени, возможно при применении CL в течение всего 2–3 сут в конце продукционного цикла (непосредственно перед сбором урожая) [Zhou et al., 2013; Bian et al., 2016, 2018; Zhang et al., 2021; Hooks et al., 2022; Yang et al., 2022; Shibaeva et al., 2022б, 2023в, 2025; Appolloni et al., 2023; Shen et al., 2024; Zhao et al., 2024; Rubaeva et al., 2024]. В этом случае более короткие сроки применения CL, с одной стороны, ощутимо снижают энергозатраты и повышают эффективность производства (по сравнению с применением CL в течение всего продукционного цикла), а с другой, снижают потенциальные риски, связанные с возможным фотоповреждением растений [Shibaeva et al., 2025].

Не менее важно и то, что непродолжительное применение CL непосредственно перед сбором урожая для повышения пищевой ценности и биологической безопасности растений может быть даже эффективнее, чем применение CL в течение всего периода выращивания. Это происходит в тех случаях, когда в начальный период действия CL растения испытывают стресс, в ответ на который синтезируются различные защитные вещества и активизируется работа антиоксидантных ферментов, а впоследствии происходит адаптация растения к CL и, соответственно, изменяется состав веществ в растении. Так, показано, что у растений маша *Vigna radiata* L. такая адаптация

происходила через 6 сут действия CL, когда наблюдалось снижение активности антиоксидантных ферментов (каталазы, супероксиддисмутазы и гваякол-пероксидазы) и содержания пролина на фоне снижения интенсивности перекисного окисления липидов [Kumar et al., 2022]. Максимальное снижение содержания нитратов в листьях китайской черешковой капусты *Brassica campestris* L. при CL происходило уже через 24 ч, а затем наблюдалось некоторое их увеличение [Fan et al., 2019].

Отметим, что приемы стимулирования слабыми дозами стрессора успешно применяются и для повышения послеуборочного качества растительной продукции. В этом случае определенные преимущества обеспечиваются благодаря усилению в ответ на стресс синтеза вторичных метаболитов, которые или улучшают качество пищевых продуктов и полезны для здоровья человека, или снижают возможные риски ухудшения качества продукции в результате патогенной атаки, продлевая тем самым сроки ее хранения [Duarte-Sierra et al., 2022]. Биологические механизмы, лежащие в основе этих процессов, связаны с генерацией АФК и развитием неспецифических защитных реакций. Попутно заметим, что в литературе даже появилось понятие «послеуборочный гормезис» (postharvest hormesis), хотя ранее понятие и термин «гормезис» использовали главным образом в медицине, токсикологии и радиобиологии [Ерофеева и др., 2023]. Следовательно, легкий стресс может сократить послеуборочные потери, являющиеся одной из основных причин снижения эффективности производства растительной продукции, и повысить ее послеуборочное качество [Agathokleous et al., 2024].

Добавим, что ряд авторов считают, что фотопериодический стресс повышает устойчивость растений к патогенам и может быть использован для усиления защитных реакций растений и при разработке новых безопасных методов борьбы с вредителями [Galle et al., 2021; Lazzarin et al., 2021]. В качестве примера можно привести опыты с растениями *A. thaliana*, которые после непрерывного освещения оказались менее восприимчивыми к инфекциям, вызываемым оомицетом *Hyaloperonospora parasitica* Noco2 [Evrard et al., 2009] и бактерией *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 [Cortleven et al., 2022]. При смене фотопериода с короткого на длинный у растений *A. thaliana* повышалась устойчивость к некротрофному грибку *Botrytis cinerea* [Cagnola et al., 2018] и гемибiotрофному грибку *Pyricularia oryzae* [Shimizu et al., 2021].

Однако пока открытым остается вопрос, как предобработка растений фотопериодическим стрессом повышает устойчивость к патогенам, но, предположительно, это также связано с повышенными уровнями АФК в результате стрессового воздействия, и кроме того, в этом случае могут участвовать другие известные иммунные пути, связанные с сигнальной функцией салициловой и/или жасмоновой кислот [Abuelsoud et al., 2020; Cortleven et al., 2022]. Так, с помощью транскриптомного анализа выявлено, что при переводе растений *A. thaliana* из условий короткого в условия длинного дня усиливаются защитные реакции растений, связанные с жасмоновой кислотой [Cagnola et al., 2018]. У растений томата дополнительное освещение красным светом (заменяющее нормальный темный период и тем самым увеличивающее продолжительность общего светового периода) вызывало повышение устойчивости растений к заражению *P. syringae* pv. *tomato* DC3000, которое коррелировало с накоплением салициловой кислоты и с увеличением количества транскриптов, связанных с устойчивостью к данному патогену [Yang et al., 2015]. Ряд авторов считают, что сигналы фотопериодического стресса могут иметь преадаптивное значение, действуя как прайминговый агент, который повышает устойчивость растений к возможным последующим стрессам (более сильным или стрессам иной природы, в том числе биотическим) [Roeber et al., 2022].

Наконец, следует сказать, что длинные фотопериоды (22–24 ч) используют также в составе методов скоростной селекции (speed breeding), направленных на ускорение получения урожая за счет использования контролируемых условий окружающей среды. В начале 1980-х годов непрерывный световой режим был использован для ускорения роста и развития сельскохозяйственных культур, благодаря чему в НАСА (НАСА, США) добились существенного ускорения в космосе жизненного цикла пшеницы и вывели сорт USU-Apogee с признаками карликовости и высокой урожайностью [Bugbee et al., 1997]. Сегодня скоростная селекция стала уже распространенным подходом для улучшения сельскохозяйственных культур. В частности, разработаны протоколы для производства семян таких видов, как пшеница, ячмень, нут, горох, рапс, клевер и арахис [Watson et al., 2018]. К примеру, пшеница, горох, ячмень, нут, канولا (разновидность рапса *Brassica napus* L.) при таком способе селекции дают 6–9 поколений в год [Zheng et al., 2013; Yao et al., 2016].

Но поскольку обеспечение растений высокой PPFD в течение длительного фотопериода обходится дорого, применение скоростной селекции пока ограничивается производством новых сортов только коммерчески ценных культур. Однако учитывая, что продление фотопериода сокращает время до сбора урожая у многих культур, видимо, целесообразно рассматривать возможность их применения для устойчивых к длительным фотопериодам культур, если в конечном итоге инвестиции окажутся экономически оправданными.

Использование аномальных светотемновых режимов

Новым фактором производства растений в закрытых системах является не только отсутствие зависимости от солнечного света, но и то, что нет необходимости учитывать и ориентироваться на 24-часовую продолжительность суток. Это позволяет производителям использовать любые режимы освещения, выходя за пределы 24 ч, то есть применять аномальные светотемновые циклы (*abnormal light/dark cycles*), которые могут быть как короче, так и длиннее 24 ч [Bowsher et al., 1991; Chang et al., 2013]. В качестве примеров укороченных циклов можно назвать 6/6, 3/3, 8/4, 4/2 ч, удлинённых – 24/12, 48/24, 96/48, 120/60 ч и т. д. В условиях аномальных светотемновых циклов растения могут освещаться во время скотфильной фазы, и напротив, во время фототильной фазы может быть темнота. Такие аномальные режимы поступления света способны приводить к рассогласованию у растений эндогенных (циркадных) биоритмов с внешним циклом свет/темнота, что также может вызывать у растений различные изменения и нарушения и инициировать неспецифические защитные реакции. В большинстве случаев при удлинённых светотемновых циклах (24/12, 48/24, 96/48, 120/60 ч) растения демонстрировали признаки развития легкого окислительного стресса и, соответственно, изменения в пигментном комплексе, содержании антиоксидантов и активности антиоксидантных ферментов, направленные на защиту от избыточного света, хотя суммарно за время опыта растения и не получали избытка фотонов света [Shibaeva et al., 2024б, в, г]. Вероятно, фотозащитные реакции развиваются в ответ на длительное (24, 48, 96 и 120 ч) действие света в первой части светотемнового цикла.

Отмечены разные реакции растений на укороченные циклы. Так, сравнение обычных фотопериодов 16/8 и 8/16 ч с укороченными

циклами, обеспечивающими одинаковый DLI – 9/3, 6/2 ч и 4/8, 2,67/5,3 ч, показало, что один световой период в сутках предпочтительней, чем несколько, так как урожайность и качество, например, салата были выше в условиях нормальных фотопериодов [Ishii et al., 1995; Kang et al., 2013]. Увеличение количества циклов и уменьшение продолжительности периода света и темноты с одного цикла (12/12 ч) до двух (6/6 ч), трех (4/4 ч) и четырех (3/3 ч) снижало накопление биомассы, площадь листьев и максимальную скорость фотосинтеза у салата [Hang et al., 2019; Zhou et al., 2020]. На растениях стевии получены такие же результаты, как и на салате, поскольку урожайность свежей продукции снижалась при выращивании в циклах 5,3/2,7 ч, хотя урожайность сухой продукции не менялась по сравнению со стандартным циклом 18/6 ч [Rengasamy et al., 2022]. Напротив, урожайность салата увеличивалась в циклах 4/2, 3/1,5 и 2/1 ч по сравнению с фотопериодом 16/8 ч [Chen, Yang, 2018]. У растений томата и огурца отмечено снижение сухого веса растений, высоты растения и площади листьев в условиях цикла 6/6 ч по сравнению с фотопериодом 12/12 и 6/6 ч [Chi, 2003]. Тем не менее в этом же опыте укороченный цикл не оказал негативного влияния на биомассу растений острого перца. В другой работе сообщается, что циклы 9/3 и 6/2 ч не влияли на рост рассады томата, тогда как урожайность огурца снижалась по сравнению с фотопериодом 18/6 ч [Garcia-Caparrós et al., 2020].

В целом имеющиеся результаты показывают, что чувствительность растений к тем или иным аномальным светотемновым циклам в определенной степени видоспецифична, и особенно это проявляется в ответных реакциях, связанных с образованием защитных метаболитов. Например, постоянное освещение микрозелени амаранта и листовой капусты приводило к увеличению у них содержания фенольных соединений и антоцианов, а также к усилению антиоксидантной активности, но в этих же условиях биохимический состав зеленого и фиолетового базилика не изменялся [Lanoue et al., 2022]. Следовательно, для повышения эффективности, урожайности и качества растений оценка их реакции на освещение и условия выращивания должна быть проведена для каждого вида.

Важно, что аномальные светотемновые циклы способны оказывать на растения воздействие, которое приводит к повышению их хозяйственных качеств. Так, определенные аномальные светотемновые циклы ускоряют рост и развитие, увеличивают накопление ценных

и снижают содержание нежелательных метаболитов, таких как нитраты. При этом они могут приводить к уменьшению энергозатрат на единицу продукции, в основном за счет возможности использования непиковых тарифов на электроэнергию и преимуществ передвижных столов, на которых размещаются растения [Kurata et al., 1998; Chen, Yang, 2018; Chen et al., 2022].

Наши недавние исследования показали, что для культур с непродолжительным продукционным циклом (микрорезень, baby leaf) имеется реальная возможность повышения энергоэффективности производства за счет изменения распределения DLI в суточном цикле. Например, применение аномального свето-темнового цикла 7/4/9/4 ч (в котором темновые 4-часовые фазы совпадали с периодами пиковых нагрузок, то есть максимальных тарифов и затрат на электроэнергию) при выращивании микрорезени борago (*Borago officinalis* L.), пажитника (*Trigonella foenum-graecum* L.) и подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) показало, что такой аномальный режим освещения не оказывает значимого влияния на урожайность и пищевую ценность всех трех культур. Не было отмечено и явных признаков окислительного стресса – увеличения содержания перекиси водорода, интенсивности перекисного окисления липидов или проницаемости мембран. При этом стоимость суточного потребления электроэнергии была снижена по сравнению с фотопериодом 16/8 ч на 32 % при расчете по тарифу, дифференцированному по трем зонам суток (пиковая, полупиковая, ночная).

Заключение

Общей чертой всех растений на Земле является их приспособление к суточному фотопериоду, при котором световой (дневной) и темный (ночной) периоды чередуются в закономерном и предсказуемом порядке. Иными словами, ритмичность биологических процессов, из которых складывается жизнь, задается суточной ритмикой свето-темновых условий. Это вполне объяснимо, поскольку значительная часть генов в геноме растений светочувствительны, и они строго определенным образом (ритмично) изменяют свою активность в течение суток в зависимости от наличия или отсутствия света [Harmer et al., 2000; Schaffer et al., 2001; Covington et al., 2008]. Соответственно, целые группы генов запускаются в одно и то же время суток, подготавливая растения к автотрофному метаболизму, преобладающему днем, и к гетеротрофному ночью.

Это позволяет растениям четко координировать метаболические процессы, контролировать рост и определять сроки наступления очередных этапов развития. Соответственно, любые серьезные отклонения от привычного для растений фотопериода могут нарушать эндогенную ритмику, что в свою очередь может приводить к тем или иным нарушениям их жизнедеятельности.

В искусственной среде, как это следует из специальных экспериментов и наблюдений (в климатических камерах и на фабриках растений), непрерывный свет при постоянных остальных параметрах окружающей среды способен вызывать повреждения листьев растений вследствие окислительного стресса, основной причиной которого, судя по всему, является циркадная асинхрония, то есть несоответствие между внутренними эндогенными ритмами и внешними свето-темновыми циклами [Velez-Ramirez et al., 2017; Shibaeva et al., 2023a]. Интересно, что в природе, например, в течение длинного полярного дня растения не подвергаются фотоповреждению. Возможно, это объясняется тем, что изменения фотопериода как фактора, задающего эндогенную ритмику, могут в естественных условиях полностью или хотя бы частично компенсироваться действием других внешних факторов (температура, влажность, интенсивность света, его спектральный состав), также участвующих прямо или опосредованно в контроле эндогенных ритмов [Velez-Ramirez et al., 2011; Shibaeva et al., 2024a]. Когда же этого оказывается недостаточно и растения испытывают стресс, то у них включаются механизмы неспецифической устойчивости и происходит мобилизация защитных сил, призванных обеспечить их выживание в условиях стресса.

Согласно нашим представлениям, в терминах фотопериодического стресса следует трактовать реакцию растений не только на резкую и неожиданную смену фотопериода, но и в целом на аномальные фотопериоды, такие, например, как круглосуточное освещение, а также удлиненные и укороченные свето-темновые циклы, отличающиеся от естественного 24-часового цикла смены дня и ночи, поскольку аномальные режимы поступления света способны приводить к рассогласованию у растений эндогенных (циркадных) биоритмов с внешним циклом свет/темнота.

В целом можно заключить, что фотопериодический стресс, подобно другим стрессорам, вызывает многочисленные изменения и/или нарушения в жизнедеятельности растений, накопление которых может привести к их гибели.

При этом одним из главных негативных событий, происходящих в обмене веществ в растениях под влиянием фотопериодического стресса, является усиленная генерация и накопление АФК и, как следствие, развитие окислительного стресса. Однако если интенсивность стресса не столь велика, то он вызывает лишь неглубокие и обратимые изменения, которые за счет включения и мобилизации адаптационных механизмов могут быть «устранены», а растительный организм из состояния стресса возвращается в состояние нормы. Принципиально, что последствия такого стресса не обязательно являются сугубо негативными, что, в частности, породило в рамках классической теории стресса понятие эустресса (то есть положительного, полезного стресса) в противоположность дистрессу (отрицательному, вредному стрессу), который вызывают более сильные стрессирующие воздействия.

На наш взгляд, результаты собственных исследований и анализ литературы убедительно доказывают, что, манипулируя фотопериодическими условиями, можно выявить такие, которые, являясь в принципе аномальными для растений, тем не менее способны оказывать положительный эффект в плане улучшения каких-то важных с хозяйственной точки зрения показателей. Например, инициировать повышение тех показателей, которые определяют пищевую ценность, биобезопасность и другие потребительские свойства растительной продукции. В этом случае, в отличие от обычной ситуации, не только не следует стремиться вернуть растения из состояния стресса в состояние нормы, а напротив, необходимо их на какое-то время «зафиксировать» в этом состоянии. Таким образом, намеренно создавая стресс определенной интенсивности и продолжительности, мы получаем в свои руки новый инструмент управления ростом растений, что крайне важно при их выращивании с хозяйственными целями в закрытых системах, таких как современные фабрики растений (или вертикальные фермы), играющих во многих странах мира все более значимую роль в решении проблемы продовольственной безопасности.

Подытоживая и возвращаясь к вопросу, вынесенному в название данной статьи, мы приходим к следующему ответу. Для растений фотопериодический стресс, как правило, вреден, так как нарушает естественный ход многих физиолого-биохимических процессов, из которых складывается их жизнедеятельность. Для человека же, который намеренно и определенным образом изменяет свето-темновые условия выращивания растений в закрытых системах,

опираясь при этом на результаты соответствующих исследований, это становится условием достижения намеченного хозяйственного результата. Последний момент может находить свое выражение в получении большего урожая, урожая с улучшенными потребительскими характеристиками или в снижении затрат на получение единицы растительной продукции. Не исключено, что в каких-то случаях возможно и то, и другое.

Литература

- Ерофеева Е. А., Гелашвили Д. Б., Розенберг Г. С. Современная концепция гормезиса: обзор проблемы и значение для экологии // Успехи современной биологии. 2023. Т. 143, № 6. С. 553–564. doi: 10.31857/S0042132423060030
- Abuelsoud W., Cortleven A., Schmölling T. Photo-period stress induces an oxidative burst-like response and is associated with increased apoplastic peroxidase and decreased catalase activities // J. Plant Physiol. 2020. Vol. 253. Art. 153252. doi: 10.1016/j.jplph.2020.153252
- Agathokleous E., Calabrese E. J., Fotopoulos V. Low-dose stress promotes sustainable food production // NPJ Sustain. Agric. 2024. Vol. 2. Art. 19. doi: 10.1038/s44264-024-00026-0
- Ahmed H. A., Yu-Xin T., Qi-Chang Y. Optimal control of environmental conditions affecting lettuce plant growth in a controlled environment with artificial lighting: A review // S. Afr. J. Bot. 2020. Vol. 130. P. 75–89. doi: 10.1016/j.sajb.2019.12.018
- Albright L., Both A. J., Chiu A. J. Controlling greenhouse light to a consistent daily integral // Trans. ASAE. 2000. Vol. 43. P. 421–431. doi: 10.13031/2013.2721
- Appolloni E., Pennisi G., Paucek I., Cellini A., Crepaldi A., Spinelli F., Gianquinto G., Gabarrell X., Orsini F. Potential application of pre-harvest LED inter-lighting to improve tomato quality and storability // Post-harvest Biol. Technol. 2023. Vol. 195. Art. 112113. doi: 10.1016/j.postharvbio.2022.112113
- Avgoustaki D. D., Xydis G. Energy cost reduction by shifting electricity demand in indoor vertical farms with artificial lighting // Biosyst. Eng. 2021. Vol. 211. P. 219–229. doi: 10.1016/j.biosystemseng.2021.09.006
- Bian Z.-H., Cheng R.-F., Yang Q.-C., Wang J., Lu C. Continuous light from red, blue, and green light-emitting diodes reduces nitrate content and enhances phytochemical concentrations and antioxidant capacity in lettuce // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 2016. Vol. 141(2). P. 186–195. doi: 10.21273/JASHS.141.2.186
- Bian Z., Cheng R., Wang Yu., Yang Q., Lu C. Effect of green light on nitrate reduction and edible quality of hydroponically grown lettuce (*Lactuca sativa* L.) under short-term continuous light from red and blue light-emitting diodes // Environ. Exp. Bot. 2018. Vol. 153. P. 63–71. doi: 10.1016/j.envexpbot.2018.05.010
- Bowsher C. G., Long D. M., Oaks A., Rothstein S. J. Effect of light/dark cycles on expression of nitrate assimilatory genes in maize shoots and roots // Plant Physiol. 1991. Vol. 95. P. 281–285.

- Bugbee B., Koerner G., Albrechtsen R., Dewey W., Clawson S. Registration of cultivars: registration of 'USU-Apogee' wheat // *Crop Sci.* 1997. Vol. 37, no. 2. P. 626. doi: 10.2135/cropsci1997.0011183x003700020053x
- Cagnola J. I., Cerdan P. D., Pacin M., Andrade A., Rodriguez V., Zurbriggen M. D., Legris M., Buchovsky S., Carrillo N., Chory J., Blázquez M. A., Alabadi D., Casal J. J. Long-day photoperiod enhances jasmonic acid-related plant defense // *Plant Physiol.* 2018. Vol. 178. P. 163–173. doi: 10.1104/pp.18.00443
- Chang A. C., Yang T. Y., Riskowskic G. L. Ascorbic acid, nitrate, and nitrite concentration relationship to the 24 hour light/dark cycle for spin achgrown in different condition // *Food Chem.* 2013. Vol. 138. P. 382–388. doi: 10.1016/j.foodchem.2012.10.036
- Chen X., Li Y., Wang L., Yang Q., Guo W. Responses of butter leaf lettuce to mixed red and blue light with extended light/dark cycle period // *Sci. Rep.* 2022. Vol. 12. Art. 6924. doi: 10.1038/s41598-022-10681-3
- Chen X. L., Yang Q. C. Effects of intermittent light exposure with red and blue light emitting diodes on growth and carbohydrate accumulation of lettuce // *Sci. Hortic.* 2018. Vol. 234. P. 220–226. doi: 10.1016/j.scienta.2018.02.055
- Chi S.-H. Effect of photoperiod shortening on the nutrient uptake and carbon metabolism of tomato and hot pepper seedlings grown hydroponically // *J. Bio-Environ. Control.* 2003. Vol. 12. P. 121–126.
- Cortleven A., Roeber V. M., Frank M., Bertels J., Lortzing V., Beemster G., Schmölling T. Photoperiod stress in *Arabidopsis thaliana* induces a transcriptional response resembling that of pathogen infection // *Front. Plant Sci.* 2022. Vol. 13. Art. 838284. doi: 10.3389/fpls.2022.838284
- Covington M. F., Maloof J. N., Straume M., Kay S. A., Harmer S. L. Global transcriptome analysis reveals circadian regulation of key pathways in plant growth and development // *Genome Bio.* 2008. Vol. 9. P. 130. doi: 10.1186/gb-2008-9-8-r130
- Dou H., Niu G. Plant responses to light // *Plant Factory: An Indoor Vertical Farming System for Efficient Quality Food Production* / Eds. T. Kozai, G. Niu, M. Takagaki. Amsterdam: Elsevier, 2020. P. 153–166. doi: 10.1016/B978-0-12-816691-8.00009-1
- Duarte-Sierra A., Tiznado-Hernández M.-E., Jha D. K. Postharvest hormones in produce // *Curr. Opin. Environ. Sci. Heal.* 2022. Vol. 29. Art. 100376. doi: 10.1016/j.coesh.2022.100376
- Elkins C., van Iersel M.W. Longer photoperiods with the same daily light integral improve growth of rudbeckia seedlings in a greenhouse // *Hort. Sci.* 2020. Vol. 55. P. 1676–1682. doi: 10.21273/HORTSCI15200-20
- Evans J. R., Poorter H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: The relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain // *Plant Cell Environ.* 2001. Vol. 24. P. 755–767. doi: 10.1046/j.1365-3040.2001.00724.x
- Evrard A., Ndatimana T., Eulgem T. FORCA, a promoter element that responds to crosstalk between defense and light signaling // *BMC Plant Biol.* 2009. Vol. 9. Art. 2. doi: 10.1186/1471-2229-9-2
- Fan X.-X., Xue F., Song B., Chen L.-Z., Xu G., Xu H. Effects of blue and red light on growth and metabolism in pakchoi // *Open Chem.* 2019. Vol. 17, no. 1. P. 456–464. doi: 10.1515/chem-2019-0038.
- Frank M., Cortleven A., Novak O., Schmölling T. Root-derived trans-zeatin cytokinin protects *Arabidopsis* plants against photoperiod stress // *Plant Cell Environ.* 2020. Vol. 43. Art. 2637. doi: 10.1111/pce.13860
- Galle A., Czekus Z., Toth L., Galgoczy L., Poor P. Pest and disease management by red light // *Plant Cell Environ.* 2021. Vol. 44. Art. 3197. doi: 10.1111/pce.14142
- Gao W., He D., Ji F., Zhang S., Zheng J. Effects of daily light integral and LED spectrum on growth and nutritional quality of hydroponic spinach // *Agronomy.* 2020. Vol. 10. Art. 1082. doi: 10.3390/agronomy10081082
- García-Caparrós P., Sabio F., Barbero F. J., Chica R. M., Lao M. T. Physiological responses of tomato and cucumber seedlings under different light-dark cycles // *Agronomy.* 2020. Vol. 10. Art. 945. doi: 10.3390/agronomy10070945
- Graamans L., Baeza E., van den Dobbelsteen A., Tsafaras I., Stanghellini C. Plant factories versus greenhouses: Comparison of resource use efficiency // *Agric. Syst.* 2018. Vol. 160. P. 31–43. doi: 10.1016/j.agsy.2017.11.003
- Hang T., Lu N., Takagaki M., Mao H. Leaf area model based on thermal effectiveness and photosynthetically active radiation in lettuce grown in mini-plant factories under different light cycles // *Sci. Hortic.* 2019. Vol. 252. P. 113–120. doi: 10.1016/j.scienta.2019.03.057
- Harmer S. L., Hogenesch J. B., Straume M., Chang H. S., Han B., Zhu T., Wang X., Kreps J. A., Kay S. A. Orchestrated transcription of key pathways in *Arabidopsis* by the circadian clock // *Science.* 2000. Vol. 290. Art. 2110. doi: 10.1126/science.290.5499.2110
- Hooks T., Sun L., Kong Yu., Masabni J., Niu G. Short-term pre-harvest supplemental lighting with different light emitting diodes improves greenhouse lettuce quality // *Horticulturae.* 2022. Vol. 8, no. 5. P. 435. doi: 10.3390/horticulturae8050435
- Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Titov A. F. Effect of continuous lighting on mitochondrial respiration in *Solanacea* plants // *Russ. J. Plant Physiol.* 2022. Vol. 69. Art. 114. doi: 10.1134/S1021443722060139
- Ishii M., Ito T., Maruo T., Suzuki K., Matsuo K. Plant growth and physiological characters of lettuce plants grown under artificial light of different irradiating cycles // *Environ. Control Biol.* 1995. Vol. 33. P. 143–149. (In Japan.). doi: 10.2525/ecb1963.33.143
- Kaiser E., Kusuma P., Viallet-Chabrand S., Folta K., Liu Y., Poorter H., Woning N., Shrestha S., Ciarreta A., van Brenk J., Karpe M., Ji. Y., David S., Zepeda C., Zhu X.-G., Huntentburg K., Verdonk J. C., Woltering E., Gauthier P. P. G., Courbier S., Taylor G., Marcellis L. F. M. Vertical farming goes dynamic: optimizing resource use efficiency, product quality, and energy costs // *Front. Sci.* 2024. Vol. 2. Art. 1411259. doi: 10.3389/fsci.2024.1411259
- Kang J. H., Sugumaran K., Atulba S. L. S., Jeong B. R., Hwang S. J. Light intensity and photoperiod influence the growth and development of hydroponically

grown leaf lettuce in a closed-type plant factory system // Hort. Environ. Biotechnol. 2013. Vol. 54. P. 501–509. doi: 10.1007/s13580-013-0109-8

Kelly N., Choe D., Meng Q., Runkle E. S. Promotion of lettuce growth under an increasing daily light integral depends on the combination of the photosynthetic photon flux density and photoperiod // Sci. Hortic. 2020. Vol. 272. Art. 109565. doi: 10.1016/j.scienta.2020.109565

Kikuchi Y. Life cycle assessment // Plant Factory / Eds. T. Kozai, G. Niu, M. Takagaki. San Diego, CA, USA: Academic Press, 2016. P. 321–329. doi: 10.1016/B978-0-12-801775-3.00024-X

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. Vol. 33. P. 988–991. doi: 10.21273/HORTSCI.33.6.988

Koontz H. V., Prince R. P. Effect of 16 and 24 hours daily radiation (light) on lettuce growth // Hort. Sci. 1986. Vol. 21. P. 123–124. doi: 10.21273/HORTSCI.21.1.123

Kozai T. Terms related to PFALs. In Plant Factory Basics, Applications and Advances / Eds. T. Kozai, G. Niu, J. Masabni. San Diego, CA, USA: Academic Press, 2022. P. 11–23. doi: 10.1016/B978-0-323-85152-7.00007-0

Krasensky-Wrzaczek J., Kangasjarvi J. The role of reactive oxygen species in the integration of temperature and light signals // J. Exp. Bot. 2018. Vol. 69. P. 3347. doi: 10.1093/jxb/ery074

Kumar D., Singh H., Bhatt U., Soni V. Effect of continuous light on antioxidant activity, lipid peroxidation, proline and chlorophyll content in *Vigna radiata* L. // Funct. Plant Biol. 2022. Vol. 49, no. 2. P. 145–154. doi: 10.1071/fp21226

Kurata H., Achioku T., Furusaki S. The light/dark cycle operation with an hour-scale period enhances caffeine production by *Coffea arabica*, cells // Enzyme Microb. Technol. 1998. Vol. 23. P. 518–523.

Lanoue J., Little C., Hao X. The power of far-red light at night: photomorphogenic, physiological, and yield response in pepper during dynamic 24 hour lighting // Front. Plant Sci. 2022. Vol. 13. Art. 857616. doi: 10.3389/fpls.2022.857616

Lazzarin M., Meisenburg M., Meijer D., van Ieperen W., Marcelis L. F. M., Kappers I. F., van der Krol A. R., van Loom J. J. A., Dicke M. LEDs make it resilient: effects on plant growth and defense // Trends Plant Sci. 2021. Vol. 26. Art. 496. doi: 10.1016/j.tplants.2020.11.013

Lefsrud M. G., Kopsell D. A., Kopsell D. E., Curran-Celentano J. Irradiance levels affect growth parameters and carotenoid pigments in kale and spinach grown in a controlled environment // Physiol. Plant. 2006. Vol. 127. P. 624–631. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00692.x

Liu W., Zha L., Zhang Y. Growth and nutrient element content of hydroponic lettuce are modified by LED continuous lighting of different intensities and spectral qualities // Agronomy. 2020. Vol. 10. Art. 1678. doi: 10.3390/agronomy10111678

Mao H., Hang T., Zhang X., Lu N. Both multi-segment light intensity and extended photoperiod lighting strategies, with the same daily light integral, promoted *Lactuca sativa* L. growth and photosynthesis // Agronomy. 2019. Vol. 9. Art. 857. doi: 10.3390/agronomy9120857

Matsuda R., Ozawa N., Fujiwara K. Leaf photosynthesis, plant growth, and carbohydrate accumulation of tomato under different photoperiods and diurnal temperature differences // Sci. Hortic. 2014. Vol. 170. P. 150. doi: 10.1016/j.scienta.2014.03.014

Meng Q., Severin S. N. Continuous light can promote growth of baby greens over diurnal light under a high daily light integral // Environ. Exp. Bot. 2024. Vol. 220. Art. 105695. doi: 10.1016/j.envexpbot.2024.105695

Nitschke S., Cortleven A., Iven T., Feussner I., Havaux M., Riefler M., Schmullig T. Circadian stress regimes affect the circadian clock and cause jasmonic acid-dependent cell death in cytokinin-deficient *Arabidopsis* plants // Plant Cell. 2016. Vol. 28. Art. 1616. doi: 10.1105/tpc.16.00016

Nitschke S., Cortleven A., Schmülling T. Novel stress in plants by altering the photoperiod // Trends Plant Sci. 2017. Vol. 22. Art. 913. doi: 10.1016/j.tplants.2017.09.005

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. Vol. 53. Art. 1804. doi: 10.21273/HORTSCI13469-18

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. Vol. 40. Art. 1304. doi: 10.21273/HORTSCI.40.5.1304

Palmer S., van Iersel M. W. Increasing growth of lettuce and mizuna under sole-source LED lighting using longer photoperiods with the same daily light integral // Agronomy. 2020. Vol. 10. Art. 1659. doi: 10.3390/agronomy10111659

Proietti S., Moscatello S., Riccio F., Downey P., Battistelli A. Continuous lighting promotes plant growth, light conversion efficiency, and nutritional quality of *Eruca vesicaria* (L.) Cav. in controlled environment with minor effects due to light quality // Front. Plant Sci. 2021. Vol. 12. Art. 730119. doi: 10.3389/fpls.2021.730119

Rengasamy N., Othman R. Y., Che H. S., Hari-krishna J. A. Artificial lighting photoperiod manipulation approach to improve productivity and energy use efficacies of plant factory cultivated *Stevia rebaudiana* // Agronomy. 2022. Vol. 12. Art. 1787. doi: 10.3390/agronomy12081787

Roeber V. M., Bajaj I., Rohde M., Schmullig T., Cortleven A. Light acts as a stressor and influences abiotic and biotic stress responses in plants // Plant Cell Environ. 2021. Vol. 44. Art. 645. doi: 10.1111/pce.13948

Roeber V. M., Schmülling T., Cortleven A. The photoperiod: handling and causing stress in plants // Front. Plant Sci. 2022. Vol. 12. Art. 781988. doi: 10.3389/fpls.2021.781988

Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Shibaeva T. G. LED continuous lighting reduces nitrate content in *Brassicaceae* microgreens // E3S Web of Conferences. 2023. Vol. 411. Art. 01068. doi: 10.1051/e3sconf/202341101068

Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N., Titov A. F., Shibaeva T. G. Effect of pre-harvest continuous lighting on yield, nutritional quality and energy efficiency in indoor production of pea shoots // AIP

Conference Proceedings. 2024. Vol. 3184, no. 1. P. 20046. doi: 10.1063/5.0212331

Ruban A. V., Johnson M. P., Duffy C. D. P. The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna // Biochim. Biophys. Acta (BBA) – Bioenerg. 2012. Vol. 1817. P. 167–181. doi: 10.1016/j.bbabi.2011.04.007

Samuoliene G., Brazaityte A., Jankauskiene J., Virsile A., Sirtautas R., Novickovas A., Sakalauskiene S., Sakalauskaite J., Duchovskis P. LED irradiance level affects growth and nutritional quality of *Brassica* microgreen // Cent. Eur. J. Biol. 2013. Vol. 8. P. 1241–1249. doi: 10.2478/s11535-013-0246-1

Schaffer R., Landgraf J., Accerbi M., Simon V., Larson M., Wisman E. Microarray analysis of diurnal and circadian-regulated genes in *Arabidopsis* // Plant Cell. 2001. Vol. 13. P. 113–123. doi: 10.1105/tpc.13.1.113

Shafiq I., Hussain S., Raza M. A., Iqbal N., Asghar M. A., Raza A., Fan Y.-F., Mumtaz M., Shoaib M., Ansar M., Manaf A., Yang W., Yang F. Crop photosynthetic response to light quality and light intensity // J. Integr. Agric. 2021. Vol. 20. P. 4–23. doi: 10.1016/S2095-3119(20)63227-0

Shen W., Zhang W., Li J., Huang Z., Tao Yu., Hong J., Zhang L., Zhou Ya. Pre-harvest short-term continuous LED lighting improves the nutritional quality and flavor of hydroponic purple-leaf lettuce // Sci. Hortic. 2024. Vol. 334. Art. 113304. doi: 10.1016/j.scienta.2024.113304

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. 2022a. Vol. 69. Art. 7. doi: 10.1134/S1021443722010216

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. 2022b. Vol. 11. Art. 176. doi: 10.3390/plants11020176

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. 2023a. Vol. 70. Art. 15. doi: 10.1134/S1021443722602646

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Levkin I. A., Titov A. F. Effects of abnormal light-dark cycles on pigments of *Brassicaceae* and *Solanaceae* plants // Russ. J. Plant Physiol. 2023b. Vol. 70. Art. 168. doi: 10.1134/S1021443723700310

Shibaeva T. G., Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Titov A. F. Continuous lighting increases yield and nutritional value and decreases nitrate content in *Brassicaceae* microgreens // Russ. J. Plant Physiol. 2023b. Vol. 70. Art. 118. doi: 10.1134/S1021443723601337

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Shmakova N. Y., Titov A. F. Response of native and non-native subarctic plant species to continuous illumination by natural and artificial light // Plants. 2024a. Vol. 13. Art. 2742. doi: 10.3390/plants13192742

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N., Rubaeva A. A., Levkin I. A., Titov A. F. Effects of extended light/dark cycles on *Solanaceae* plants // Plants. 2024b. Vol. 13. Art. 244. doi: 10.3390/plants13020244

Shibaeva T. G., Mamaev A. V., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N., Titov A. F. Responses of tomato and

eggplant to abnormal light/dark cycles and continuous lighting // Russ. J. Plant Physiol. 2024b. Vol. 71. Art. 12. doi: 10.1134/S1021443723602951

Shibaeva T., Rubaeva A., Sherudilo E., Ikkonen E., Titov A. The effect of shortened light/dark cycles on growth, yield and nutritional value of pea shoots // Lecture Notes in Networks and Systems. 2024r. Vol. 1130. P. 122–130. doi: 10.1007/978-3-031-70673-8_14

Shibaeva T. G., Titov A. F. Photoperiod stress in plants: A new look at plant response to abnormal light-dark cycles // Russ. J. Plant Physiol. 2025. Vol. 72, no. 4. Art. 120. doi: 10.1134/S102144372560165X

Shibaeva T. G., Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Titov A. F. Changing the photoperiod at the end of the production cycle allows to increase the productivity and nutritional value of rapini microgreens // Russ. J. Plant Physiol. 2025. Vol. 72, no. 3. Art. 68. doi: 10.1134/S1021443724609686

Shimizu S., Yamauchi Y., Ishikawa A. Photoperiod following inoculation of *Arabidopsis* with *Pyriculariaoryzae* (syn. *Magnaportheoryzae*) influences on the plant-pathogen interaction // Int. J. Mol. Sci. 2021. Vol. 22. Art. 5004. doi: 10.3390/ijms22095004

Silva L. M., Cruz L. P., Pacheco V. S., Machado E. C., Purquerio L. F. V., Ribeiro R. V. Energetic efficiency of biomass production is affected by photoperiod in indoor lettuce cultivation // Theor. Exp. Plant Physiol. 2022. Vol. 34. P. 265–276. doi: 10.1007/s40626-022-00246-0

Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Shibaeva T. G. Plant under continuous light: a review // Plant Stress. 2010. Vol. 4, no. 1. P. 5–17.

Tsuruyama J., Shibuya T. Growth and flowering responses of seed-propagated strawberry seedlings to different photoperiods in controlled environment chambers // Hort. Technol. 2018. Vol. 28. P. 453–458. doi: 10.21273/HORTTECH04061-18

Velez-Ramirez A. I., van Ieperen W., Vreugdenhil D., Millenaar F. F. Plants under continuous light // Trends Plant Sci. 2011. Vol. 16. P. 310–318. doi: 10.1016/j.tplants.2011.02.003

Velez-Ramirez A. I., Heuvelink E., van Ieperen W., Vreugdenhil D., Millenaar F. Continuous light as a way to increase greenhouse tomato production: Expected challenges // ISHS Acta Hortic. 2012. Vol. 956. P. 51–57. doi: 10.17660/ActaHortic.2012.956.3

Velez-Ramirez A. I., Dünner-Planella G., Vreugdenhil D., Millenaar F. F., van Ieperen W. On the induction of injury in tomato under continuous light: circadian asynchrony as the main triggering factor // Funct. Plant Biol. 2017. Vol. 6. P. 597–611. doi: 10.1071/FP16285

Warner R., Wu B.-S., MacPherson S., Lefsrud M. How the distribution of photon delivery impacts crops in indoor plant environments: A review // Sustainability. 2023. Vol. 15. Art. 4645. doi: 10.3390/su15054645

Watson A., Ghosh S., Williams M. J., Cuddy W. S., Simmonds J., Rey M. D., Asyraf Md Hatta M., Hinchliffe A., Steed A., Reynolds D., Adamski N. M., Breakspear A., Korolev A., Rayner T., Dixon L. E., Riaz A., Martin W., Ryan M., Edwards D., Hickey L. T. Speed breeding is a powerful tool to accelerate crop research and breeding // Nature Plants. 2018. Vol. 4, no. 1. P. 23–29. doi: 10.1038/s41477-017-0083-8

Weaver G., van Iersel M. W. Longer photoperiods with adaptive lighting control can improve growth of greenhouse-grown 'Little Gem' lettuce (*Lactuca sativa*) // Hort. Science. 2020. Vol. 55. P. 573–580. doi: 10.21273/HORTSCI14721-19

Xu W., Lu N., Kikuchi M., Takagaki M. Continuous lighting and high daily light integral enhance yield and quality of mass-produced nasturtium (*Tropaeolum majus* L.) in plant factories // Plants. 2021. Vol. 10. Art. 1203. doi: 10.3390/plants10061203

Yan Z., Wang L., Dai J., Liu Y., Lin D., Yang Y. Morphological and physiological responses of cucumber seedlings to different combinations of light intensity and photoperiod with the same daily light integral // Hort. Science. 2021. Vol. 56. P. 1430–1438. doi: 10.21273/HORTSCI16153-21

Yang Y.-X., Wang M.-M., Yin Y.-L., Onac E., Zhou G.-F., Peng S., Xia X.-J., Shi K., Yu J.-Q., Zhou Y.-H. RNA-seq analysis reveals the role of red light in resistance against *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 in tomato plants // BMC Genomics. 2015. Vol. 16. Art. 120. doi: 10.1186/s12864-015-1228-7

Yang X., Gil M. I., Yang Q., Tomas-Barberan F. A. Bioactive compounds in lettuce: Highlighting the benefits to human health and impacts of preharvest and postharvest practices // Compr. Rev. Food Sci. Food Saf. 2022. Vol. 21, no. 1. P. 4–45. doi: 10.1111/1541-4337.12877

Yao Y., Zhang P., Wang H. B., Lu Z. Y., Liu C. J., Liu H., Yan G. J. How to advance up to seven generations of canola (*Brassica napus* L.) per annum for the production of pure line populations? // Euphytica. 2016. Vol. 209. P. 113–119. doi: 10.1007/s10681-016-1643-0

Zhang X., He D., Niu G., Yan Z., Song J. Effects of environment lighting on the growth, photosynthesis, and quality of hydroponic lettuce in a plant factory // Int. J. Agric. Biol. Eng. 2018. Vol. 11. P. 33–40. doi: 10.25165/j.ijabe.20181102.3420

Zhang Yu., Zha L., Liu W., Zhou Ch., Shao M., Yang, Q. LED light quality of continuous light before harvest affects growth and AsA metabolism of hydroponic lettuce grown under increasing doses of nitrogen // Plants. 2021. Vol. 10, no. 1. P. 176. doi: 10.3390/plants10010176

Zhao X., Peng J., Zhang L., Yang X., Qiu Yu., Cai Ch., Hu J., Huang T., Liang Yi., Li Z., Tian M., Liu F., Wang Zh. Optimizing the quality of horticultural crop: Insights into pre-harvest practices in controlled environment agriculture // Front. Plant Sci. 2024. Vol. 15. Art. 1427471. doi: 10.3389/fpls.2024.1427471

Zhen S., van Iersel M., Bugbee B. Why far-red photons should be included in the definition of photosynthetic photons and the measurement of horticultural fixture efficacy // Front. Plant Sci. 2021. Vol. 12. Art. 693445. doi: 10.3389/fpls.2021.693445

Zheng Z., Wang H. B., Chen G. D., Yan G. J., Liu C. J. A procedure allowing up to eight generations of wheat and nine generations of barley per annum // Euphytica. 2013. Vol. 191. P. 311–316. doi: 10.1007/s10681-013-0909-z

Zhou W., Wenke L., Qichang Y. Reducing nitrate content in lettuce by pre-harvest continuous light delivered by red and blue light-emitting diodes // J. Plant Nutr. 2013. Vol. 36. P. 481–490. doi: 10.1080/01904167.2012.748069

Zhou J., Wang J. Z., Hang T., Li P. P. Photosynthetic characteristics and growth performance of lettuce (*Lactuca sativa* L.) under different light/dark cycles in mini plant factories // Photosynthetica. 2020. Vol. 58. P. 740–747. doi: 10.32615/ps.2020.013

References

Abuelsoud W., Cortleven A., Schmölling T. Photo-period stress induces an oxidative burst-like response and is associated with increased apoplastic peroxidase and decreased catalase activities. *J. Plant Physiol.* 2020;253:153252. doi: 10.1016/j.jplph.2020.153252

Agathokleous E., Calabrese E. J., Fotopoulos V. Low-dose stress promotes sustainable food production. *NPJ Sustain. Agric.* 2024;2:19. doi: 10.1038/s44264-024-00026-0

Ahmed H. A., Yu-Xin T., Qi-Chang Y. Optimal control of environmental conditions affecting lettuce plant growth in a controlled environment with artificial lighting: A review. *S. Afr. J. Bot.* 2020;130:75–89. doi: 10.1016/j.sajb.2019.12.018

Albright L., Both A. J., Chiu A. J. Controlling greenhouse light to a consistent daily integral. *Trans. ASAE.* 2000;43:421–431. doi: 10.13031/2013.2721

Appolloni E., Pennisi G., Paucek I., Cellini A., Crepaldi A., Spinelli F., Gianquinto G., Gabarrell X., Orsini F. Potential application of pre-harvest LED interlighting to improve tomato quality and storability. *Postharvest Biol. Technol.* 2023;195:112113. doi: 10.1016/j.postharvbio.2022.112113

Avgoustaki D. D., Xydis G. Energy cost reduction by shifting electricity demand in indoor vertical farms with artificial lighting. *Biosystems Engineering.* 2021;211: 219–229. doi: 10.1016/j.biosystemseng.2021.09.006

Bian Z.-H., Cheng R.-F., Yang Q.-C., Wang J., Lu C. Continuous light from red, blue, and green light-emitting diodes reduces nitrate content and enhances phytochemical concentrations and antioxidant capacity in lettuce. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 2016;141(2):186–195. doi: 10.21273/JASHS.141.2.186

Bian Z., Cheng R., Wang Yu., Yang Q., Lu C. Effect of green light on nitrate reduction and edible quality of hydroponically grown lettuce (*Lactuca sativa* L.) under short-term continuous light from red and blue light-emitting diodes. *Environ. Exp. Bot.* 2018;153:63–71. doi: 10.1016/j.envexpbot.2018.05.010

Bowsher C. G., Long D. M., Oaks A., Rothstein S. J. Effect of light/dark cycles on expression of nitrate assimilatory genes in maize shoots and roots. *Plant Physiol.* 1991;95:281–285.

Bugbee B., Koerner G., Albrechtsen R., Dewey W., Clawson S. Registration of cultivars: registration of 'USU-Apogee' wheat. *Crop Sci.* 1997;37(2):626. doi: 10.2135/cropsci1997.0011183x003700020053x

Cagnola J. I., Cerdan P. D., Pacin M., Andrade A., Rodriguez V., Zurbriggen M. D., Legris M., Buchovsky S., Carrillo N., Chory J., Blázquez M. A., Alabadi D., Casal J. J. Long-day photoperiod enhances jasmonic acid-related plant defense. *Plant Physiol.* 2018;178:163–173. doi: 10.1104/pp.18.00443

Chang A. C., Yang T. Y., Riskowskic G. L. Ascorbic acid, nitrate, and nitrite concentration relationship

to the 24 hour light/dark cycle for spinach grown in different condition. *Food Chem.* 2013;138:382–388. doi: 10.1016/j.foodchem.2012.10.036

Chen X., Li Y., Wang L., Yang Q., Guo W. Responses of butter leaf lettuce to mixed red and blue light with extended light/dark cycle period. *Sci. Rep.* 2022;12:6924. doi: 10.1038/s41598-022-10681-3

Chen X. L., Yang Q. C. Effects of intermittent light exposure with red and blue light emitting diodes on growth and carbohydrate accumulation of lettuce. *Sci. Hortic.* 2018;234:220–226. doi: 10.1016/j.scienta.2018.02.055

Chi S.-H. Effect of photoperiod shortening on the nutrient uptake and carbon metabolism of tomato and hot pepper seedlings grown hydroponically. *J. Bio-Environ. Control.* 2003;12:121–126.

Cortleven A., Roeber V. M., Frank M., Bertels J., Lortzing V., Beemster G., Schmülling T. Photoperiod stress in *Arabidopsis thaliana* induces a transcriptional response resembling that of pathogen infection. *Front. Plant Sci.* 2022;13:838284. doi: 10.3389/fpls.2022.838284

Covington M. F., Maloof J. N., Straume M., Kay S. A., Harmer S. L. Global transcriptome analysis reveals circadian regulation of key pathways in plant growth and development. *Genome Bio.* 2008;9:R130. doi: 10.1186/gb-2008-9-8-r130

Dou H., Niu G. Plant responses to light. *Plant Factory: An Indoor Vertical Farming System for Efficient Quality Food Production.* Amsterdam: Elsevier; 2020. P.153–166. doi: 10.1016/B978-0-12-816691-8.00009-1

Duarte-Sierra A., Tiznado-Hernández M.-E., Jha D. K. Postharvest hormesis in produce. *Curr. Opin. Environ. Sci. Heal.* 2022;29:100376. doi: 10.1016/j.coesh.2022.100376

Elkins C., van Iersel M. W. Longer photoperiods with the same daily light integral improve growth of rudbeckia seedlings in a greenhouse. *Hort. Science.* 2020;55:1676–1682. doi: 10.21273/HORTSCI15200-20

Erofeeva E. A., Gelashvili D. B., Rozenberg G. S. The modern concept of hormesis: a review of the problem and its significance for ecology. *Uspekhi sovremennoi biologii = Advances in Modern Biology.* 2023;143(6): 553–564. (In Russ.). doi: 10.31857/S0042132423060030

Evans J. R., Poorter H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: The relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant Cell Environ.* 2001;24:755–767. doi: 10.1046/j.1365-3040.2001.00724.x

Evrard A., Ndatimana T., Eulgem T. FORCA, a promoter element that responds to crosstalk between defense and light signaling. *BMC Plant Biol.* 2009;9:2. doi: 10.1186/1471-2229-9-2

Fan X.-X., Xue F., Song B., Chen L.-Z., Xu G., Xu H. Effects of blue and red light on growth and metabolism in pakchoi. *Open Chem.* 2019;17(1):456–464. doi: 10.1515/chem-2019-0038

Frank M., Cortleven A., Novak O., Schmülling T. Root-derived trans-zeatin cytokinin protects *Arabidopsis* plants against photoperiod stress. *Plant Cell Environ.* 2020;43:2637. doi: 10.1111/pce.13860

Galle A., Czekus Z., Toth L., Galgoczy L., Poor P. Pest and disease management by red light. *Plant Cell Environ.* 2021;44:3197. doi: 10.1111/pce.14142

Gao W., He D., Ji F., Zhang S., Zheng J. Effects of daily light integral and LED spectrum on growth and nutritional quality of hydroponic spinach. *Agronomy.* 2020;10:1082. doi: 10.3390/agronomy10081082

García-Caparrós P., Sabio F., Barbero F. J., Chica R. M., Lao M. T. Physiological responses of tomato and cucumber seedlings under different light–dark cycles. *Agronomy.* 2020;10:945. doi: 10.3390/agronomy10070945

Graamans L., Baeza E., van den Dobbelsteen A., Tsafaras I., Stanghellini C. Plant factories versus greenhouses: Comparison of resource use efficiency. *Agric. Syst.* 2018;160:31–43. doi: 10.1016/j.agsy.2017.11.003

Hang T., Lu N., Takagaki M., Mao H. Leaf area model based on thermal effectiveness and photosynthetically active radiation in lettuce grown in mini-plant factories under different light cycles. *Sci. Hortic.* 2019;252: 113–120. doi: 10.1016/j.scienta.2019.03.057

Harmer S. L., Hogenesch J. B., Straume M., Chang H. S., Han B., Zhu T., Wang X., Kreps J. A., Kay S. A. Orchestrated transcription of key pathways in *Arabidopsis* by the circadian clock. *Science.* 2000;290: 2110–2113. doi: 10.1126/science.290.5499.2110

Hooks T., Sun L., Kong Yu., Masabni J., Niu G. Short-term pre-harvest supplemental lighting with different light emitting diodes improves greenhouse lettuce quality. *Horticulturae.* 2022;5:435. doi: 10.3390/horticulturae80504375

Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Titov A. F. Effect of continuous lighting on mitochondrial respiration in *Solanacea* plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 2022;69:114. doi: 10.1134/S1021443722060139

Ishii M., Ito T., Maruo T., Suzuki K., Matsuo K. Plant growth and physiological characters of lettuce plants grown under artificial light of different irradiating cycles. *Environ. Control Biol.* 1995;33:143–149. (In Japan.). doi: 10.2525/ecb1963.33.143

Kaiser E., Kusuma P., Violet-Chabrand S., Folta K., Liu Y., Poorter H., Woning N., Shrestha S., Ciarreta A., van Brenk J., Karpe M., Ji. Y., David S., Zepeda C., Zhu X.-G., Huntentburg K., Verdonk J. C., Woltering E., Gauthier P. P. G., Courbier S., Taylor G., Marcelis L. F. M. Vertical farming goes dynamic: optimizing resource use efficiency, product quality, and energy costs. *Front. Sci.* 2024;2:1411259. doi: 10.3389/fsci.2024.1411259

Kang J. H., Sugumaran K., Atulba S. L. S., Jeong B. R., Hwang S. J. Light intensity and photoperiod influence the growth and development of hydroponically grown leaf lettuce in a closed-type plant factory system. *Hortic. Environ. Biotechnol.* 2013;54:501–509. doi: 10.1007/s13580-013-0109-8

Kelly N., Choe D., Meng Q., Runkle E. S. Promotion of lettuce growth under an increasing daily light integral depends on the combination of the photosynthetic photon flux density and photoperiod. *Sci. Hortic.* 2020;272:109565. doi: 10.1016/j.scienta.2020.109565

Kikuchi Y. Life cycle assessment. *Plant Factory.* San Diego, CA, USA: Academic Press; 2016. P. 321–329. doi: 10.1016/B978-0-12-801775-3.00024-X

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;33:988–991. doi: 10.21273/HORTSCI.33.6.988
- Koontz H. V., Prince R. P. Effect of 16 and 24 hours daily radiation (light) on lettuce growth. *Hort. Sci.* 1986;21:123–124. doi: 10.21273/HORTSCI.21.1.123
- Kozai T. Terms related to PFALs. *Plant Factory Basics, Applications and Advances*. San Diego, CA, USA: Academic Press; 2022. P. 11–23. doi: 10.1016/B978-0-323-85152-7.00007-0
- Krasensky-Wrzaczek J., Kangasjarvi J. The role of reactive oxygen species in the integration of temperature and light signals. *J. Exp. Bot.* 2018;69:3347. doi: 10.1093/jxb/ery074
- Kumar D., Singh H., Bhatt U., Soni V. Effect of continuous light on antioxidant activity, lipid peroxidation, proline and chlorophyll content in *Vigna radiata* L. *Funct. Plant Biol.* 2022;49(2):145–154. doi: 10.1071/fp21226
- Kurata H., Achioku T., Furusaki S. The light/dark cycle operation with an hour-scale period enhances caffeine production by *Coffea arabica*, cells. *Enzyme Microb. Technol.* 1998;23:518–523.
- Lanoue J., Little C., Hao X. The power of far-red light at night: photomorphogenic, physiological, and yield response in pepper during dynamic 24 hour lighting. *Front. Plant Sci.* 2022;13:857616. doi: 10.3389/fpls.2022.857616
- Lazzarin M., Meisenburg M., Meijer D., van Ieperen W., Marcelis L. F. M., Kappers I. F., van der Krol A. R., van Loom J. J. A., Dicke M. LEDs make it resilient: effects on plant growth and defense. *Trends Plant Sci.* 2021;26:496. doi: 10.1016/j.tplants.2020.11.013
- Lefsrud M. G., Kopsell D. A., Kopsell D. E., Curran-Celentano J. Irradiance levels affect growth parameters and carotenoid pigments in kale and spinach grown in a controlled environment. *Physiol. Plant.* 2006;127:624–631. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00692.x
- Liu W., Zha L., Zhang Y. Growth and nutrient element content of hydroponic lettuce are modified by LED continuous lighting of different intensities and spectral qualities. *Agronomy.* 2020;10:1678. doi: 10.3390/agronomy10111678
- Mao H., Hang T., Zhang X., Lu N. Both multi-segment light intensity and extended photoperiod lighting strategies, with the same daily light integral, promoted *Lactuca sativa* L. growth and photosynthesis. *Agronomy.* 2019;9:857. doi: 10.3390/agronomy9120857
- Matsuda R., Ozawa N., Fujiwara K. Leaf photosynthesis, plant growth, and carbohydrate accumulation of tomato under different photoperiods and diurnal temperature differences. *Sci. Hortic.* 2014;170:150–158. doi: 10.1016/j.scienta.2014.03.014
- Meng Q., Severin S. N. Continuous light can promote growth of baby greens over diurnal light under a high daily light integral. *Environ. Exp. Bot.* 2024;220:105695. doi: 10.1016/j.envexpbot.2024.105695
- Nitschke S., Cortleven A., Iven T., Feussner I., Havaux M., Riefler M., Schmülling T. Circadian stress regimes affect the circadian clock and cause jasmonic acid-dependent cell death in cytokinin-deficient *Arabidopsis* plants. *Plant Cell.* 2016;28:1616. doi: 10.1105/tpc.16.00016
- Nitschke S., Cortleven A., Schmülling T. Novel stress in plants by altering the photoperiod. *Trends Plant Sci.* 2017;22:913. doi: 10.1016/j.tplants.2017.09.005
- 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;53:1804. doi: 10.21273/HORTSCI13469-18
- 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;40:1304. doi: 10.21273/HORTSCI.40.5.1304
- Palmer S., van Iersel M. W. Increasing growth of lettuce and mizuna under sole-source LED lighting using longer photoperiods with the same daily light integral. *Agronomy.* 2020;10:1659. doi: 10.3390/agronomy10111659
- Proietti S., Moscatello S., Riccio F., Downey P., Battistelli A. Continuous lighting promotes plant growth, light conversion efficiency, and nutritional quality of *Eruca vesicaria* (L.) Cav. in controlled environment with minor effects due to light quality. *Front. Plant Sci.* 2021;12:730119. doi: 10.3389/fpls.2021.730119
- Rengasamy N., Othman R. Y., Che H. S., Hari-krishna J. A. Artificial lighting photoperiod manipulation approach to improve productivity and energy use efficiencies of plant factory cultivated *Stevia rebaudiana*. *Agronomy.* 2022;12:1787. doi: 10.3390/agronomy12081787
- Roeber V. M., Bajaj I., Rohde M., Schmülling T., Cortleven A. Light acts as a stressor and influences abiotic and biotic stress responses in plants. *Plant Cell Environ.* 2021;44:645. doi: 10.1111/pce.13948
- Roeber V. M., Schmülling T., Cortleven A. The photoperiod: handling and causing stress in plants. *Front. Plant Sci.* 2022;12:781988. doi: 10.3389/fpls.2021.781988
- Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Shibaeva T. G. LED continuous lighting reduces nitrate content in *Brassicaceae* microgreens. *E3S Web of Conferences.* 2023;411:01068. doi: 10.1051/e3sconf/202341101068
- Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N., Titov A. F., Shibaeva T. G. Effect of pre-harvest continuous lighting on yield, nutritional quality and energy efficiency in indoor production of pea shoots. *AIP Conference Proceedings.* 2024;3184(1):20046. doi: 10.1063/5.0212331
- Ruban A. V., Johnson M. P., Duffy C. D. P. The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna. *Biochim. Biophys. Acta (BBA) – Bioenerg.* 2012;1817:167–181. doi: 10.1016/j.bbabi.2011.04.007
- Samuoliene G., Brazaityte A., Jankauskiene J., Virsile A., Sirtautas R., Novickovas A., Sakalauskiene S., Sakalauskaite J., Duchovskis P. LED irradiance level affects growth and nutritional quality of *Brassica* microgreen. *Cent. Eur. J. Biol.* 2013;8:1241–1249. doi: 10.2478/s11535-013-0246-1
- Schaffer R., Landgraf J., Accerbi M., Simon V., Larson M., Wisman E. Microarray analysis of diurnal and circadian-regulated genes in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 2001;13:113–123. doi: 10.1105/tpc.13.1.113
- Shafiq I., Hussain S., Raza M. A., Iqbal N., Asghar M. A., Raza A., Fan Y.-F., Mumtaz M., Shoaib M., Ansar M., Manaf A., Yang W., Yang F. Crop photosynthetic response to light quality and light intensity.

J. Integr. Agric. 2021;20:4–23. doi: 10.1016/S2095-3119(20)63227-0

Shen W., Zhang W., Li J., Huang Z., Tao Yu., Hong J., Zhang L., Zhou Ya. Pre-harvest short-term continuous LED lighting improves the nutritional quality and flavor of hydroponic purple-leaf lettuce. *Sci. Hortic.* 2024;334:113304. doi: 10.1016/j.scienta.2024.113304

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.* 2022a;69:7. doi: 10.1134/S1021443722010216

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;11:176. doi: 10.3390/plants11020176

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;70:15. doi: 10.1134/S1021443722602646

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Levkin I. A., Titov A. F. Effects of abnormal light-dark cycles on pigments of *Brassicaceae* and *Solanaceae* plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 2023;70:168. doi: 10.1134/S1021443723700310

Shibaeva T. G., Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Titov A. F. Continuous lighting increases yield and nutritional value and decreases nitrate content in *Brassicaceae* microgreens. *Russ. J. Plant Physiol.* 2023;70:118. doi: 10.1134/S1021443723601337

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Shmakova N. Y., Titov A. F. Response of native and non-native subarctic plant species to continuous illumination by natural and artificial light. *Plants.* 2024;13:2742. doi: 10.3390/plants13192742

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N., Rubaeva A. A., Levkin I. A., Titov A. F. Effects of extended light/dark cycles on *Solanaceae* plants. *Plants.* 2024;13:244. doi: 10.3390/plants13020244

Shibaeva T. G., Mamaev A. V., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N., Titov A. F. Responses of tomato and eggplant to abnormal light/dark cycles and continuous lighting. *Russ. J. Plant Physiol.* 2024;71:12. doi: 10.1134/S1021443723602951

Shibaeva T., Rubaeva A., Sherudilo E., Ikkonen E., Titov A. The effect of shortened light/dark cycles on growth, yield and nutritional value of pea shoots. *Lecture Notes in Networks and Systems.* 2024;1130. doi: 10.1007/978-3-031-70673-8_14

Shibaeva T. G., Titov A. F. Photoperiod stress in plants: A new look at plant response to abnormal light-dark cycles. *Russ. J. Plant Physiol.* 2025;72:120. doi: 10.1134/S102144372560165X

Shibaeva T. G., Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Titov A. F. Changing the photoperiod at the end of the production cycle allows to increase the productivity and nutritional value of Rapini microgreens. *Russ. J. Plant Physiol.* 2025;72(3):68. doi: 10.1134/S1021443724609686

Shimizu S., Yamauchi Y., Ishikawa A. Photoperiod following inoculation of *Arabidopsis* with *Pyriculariaoryzae* (syn. *Magnaportheoryzae*) influences on the plant-pathogen interaction. *Int. J. Mol. Sci.* 2021;22:5004. doi: 10.3390/ijms22095004

Silva L. M., Cruz L. P., Pacheco V. S., Machado E. C., Purquerio L. F. V., Ribeiro R. V. Energetic efficiency of biomass production is affected by photoperiod in indoor lettuce cultivation. *Theor. Exp. Plant Physiol.* 2022;34:265–276. doi: 10.1007/s40626-022-00246-0

Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Shibaeva T. G. Plant under continuous light: a review. *Plant Stress.* 2010;4(1):5–17.

Tsuruyama J., Shibuya T. Growth and flowering responses of seed-propagated strawberry seedlings to different photoperiods in controlled environment chambers. *Hort Technology.* 2018;28:453–458. doi: 10.21273/HORTTECH04061-18

Velez-Ramirez A. I., van Ieperen W., Vreugdenhil D., Millenaar F. F. Plants under continuous light. *Trends Plant Sci.* 2011;16:310–318. doi: 10.1016/j.tplants.2011.02.003

Velez-Ramirez A. I., Heuvelink E., van Ieperen W., Vreugdenhil D., Millenaar F. Continuous light as a way to increase greenhouse tomato production: Expected challenges. *ISHS Acta Hortic.* 2012;956:51–57. doi: 10.17660/ActaHortic.2012.956.3

Velez-Ramirez A. I., Dünner-Planella G., Vreugdenhil D., Millenaar F. F., van Ieperen W. On the induction of injury in tomato under continuous light: circadian asynchrony as the main triggering factor. *Funct. Plant Biol.* 2017;6:597–611. doi: 10.1071/FP16285

Warner R., Wu B.-S., MacPherson S., Lefsrud M. How the distribution of photon delivery impacts crops in indoor plant environments: A review. *Sustainability.* 2023;15:4645. doi: 10.3390/su15054645

Watson A., Ghosh S., Williams M. J., Cuddy W. S., Simmonds J., Rey M. D., Asyraf Md Hatta M., Hinchliffe A., Steed A., Reynolds D., Adamski N. M., Breakspear A., Korolev A., Rayner T., Dixon L. E., Riaz A., Martin W., Ryan M., Edwards D., Hickey L. T. Speed breeding is a powerful tool to accelerate crop research and breeding. *Nature Plants.* 2018;4(1):23–29. doi: 10.1038/s41477-017-0083-8

Weaver G., van Iersel M. W. Longer photoperiods with adaptive lighting control can improve growth of greenhouse-grown ‘Little Gem’ lettuce (*Lactuca sativa*). *Hort. Science.* 2020;55:573–580. doi: 10.21273/HORTSCI14721-19

Xu W., Lu N., Kikuchi M., Takagaki M. Continuous lighting and high daily light integral enhance yield and quality of mass-produced nasturtium (*Tropaeolum majus* L.) in plant factories. *Plants.* 2021;10:1203. doi: 10.3390/plants10061203

Yan Z., Wang L., Dai J., Liu Y., Lin D., Yang Y. Morphological and physiological responses of cucumber seedlings to different combinations of light intensity and photoperiod with the same daily light integral. *Hort. Science.* 2021;56:1430–1438. doi: 10.21273/HORTSCI16153-21

Yang Y.-X., Wang M.-M., Yin Y.-L., Onac E., Zhou G.-F., Peng S., Xia X.-J., Shi K., Yu J.-Q., Zhou Y.-H. RNA-seq analysis reveals the role of red light in resistance against *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 in tomato plants. *BMC Genomics.* 2015;16:120. doi: 10.1186/s12864-015-1228-7

Yang X., Gil M. I., Yang Q., Tomas-Barberan F. A. Bioactive compounds in lettuce: Highlighting the benefits

to human health and impacts of preharvest and post-harvest practices. *Compr. Rev. Food Sci. Food Saf.* 2022;21(1):4–45. doi: 10.1111/1541-4337.12877

Yao Y., Zhang P., Wang H. B., Lu Z. Y., Liu C. J., Liu H., Yan G. J. How to advance up to seven generations of canola (*Brassica napus* L.) per annum for the production of pure line populations? *Euphytica*. 2016;209: 113–119. doi: 10.1007/s10681-016-1643-0

Zhang X., He D., Niu G., Yan Z., Song J. Effects of environment lighting on the growth, photosynthesis, and quality of hydroponic lettuce in a plant factory. *Int. J. Agric. Biol. Eng.* 2018;11:33–40. doi: 10.25165/j.ijabe.20181102.3420

Zhang Yu., Zha L., Liu W., Zhou Ch., Shao M., Yang Q. LED light quality of continuous light before harvest affects growth and AsA metabolism of hydroponic lettuce grown under increasing doses of nitrogen. *Plants* 2021;10(1):176. doi: 10.3390/plants10010176

Zhao X., Peng J., Zhang L., Yang X., Qiu Yu., Cai Ch., Hu J., Huang T., Liang Yi., Li Z., Tian M., Liu F., Wang Zh. Optimizing the quality of horticultural crop: Insights into pre-harvest practices in controlled environ-

ment agriculture. *Front. Plant Sci.* 2024;15:1427471. doi: 10.3389/fpls.2024.1427471

Zhen S., van Iersel M., Bugbee B. Why far-red photons should be included in the definition of photosynthetic photons and the measurement of horticultural fixture efficacy. *Front. Plant Sci.* 2021;12:693445. doi: 10.3389/fpls.2021.693445

Zheng Z., Wang H. B., Chen G. D., Yan G. J., Liu C. J. A procedure allowing up to eight generations of wheat and nine generations of barley per annum. *Euphytica*. 2013;191:311–316. doi: 10.1007/s10681-013-0909-z

Zhou W., Wenke L., Qichang Y. Reducing nitrate content in lettuce by pre-harvest continuous light delivered by red and blue light-emitting diodes. *J. Plant Nutr.* 2013;36:481–490. doi: 10.1080/01904167.2012.748069

Zhou J., Wang J. Z., Hang T., Li P. P. Photosynthetic characteristics and growth performance of lettuce (*Lactuca sativa* L.) under different light/dark cycles in mini plant factories. *Photosynthetica*. 2020;58: 740–747. doi: 10.32615/ps.2020.013

Поступила в редакцию / received: 29.04.2025; принята к публикации / accepted: 30.04.2025.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Шиббаева Татьяна Геннадиевна

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: shibaeva@krc.karelia.ru

Титов Александр Федорович

чл.-корр. РАН, д-р биол. наук, профессор, руководитель лаборатории экологической физиологии растений

e-mail: titov@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Shibaeva, Tatyana

Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher

Titov, Alexander

RAS Corr. Fellow, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of Laboratory