

УДК 581.1

## О ПРИЧИНАХ ФОТОПОВРЕЖДЕНИЯ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ АНОМАЛЬНЫХ СВЕТО-ТЕМНОВЫХ ЦИКЛОВ

**А. В. Мамаев\***, **Т. Г. Шибаета**

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

Феномен фотоповреждения листьев в виде потенциально летального межжилкового хлороза и некроза, наблюдаемый у некоторых видов растений (томат, баклажан, огурец и др.) в условиях длинных фотопериодов, включая круглосуточное освещение (КО), был впервые описан более 100 лет назад, однако причины его до сих пор не вполне ясны. В последние годы интерес к этому явлению заметно усилился, поскольку выращивание растений в условиях КО при относительно невысокой плотности потока фотонов считается одним из возможных эффективных способов экономии ресурсов и повышения продуктивности растений в теплицах и на фабриках растений с искусственным освещением. В статье обобщены и проанализированы литературные и собственные данные в поддержку или против имеющихся на сегодняшний день гипотез, объясняющих причины фотоповреждения листьев в условиях длинных фотопериодов. Среди них называют фотоокисление, гипераккумуляцию крахмала и растворимых сахаров, индукцию процесса старения, несоответствие между частотой внутренних (циркадных) биоритмов и внешних свето-темновых циклов и др. Авторы констатируют, что, несмотря на почти вековую историю изучения, пока так и не найден однозначный ответ на вопрос, почему КО оказывает положительное воздействие на одни виды и отрицательное на другие и каковы причины фотоповреждения листьев. Ни одна из существующих гипотез пока не нашла надежного экспериментального подтверждения. По-видимому, в условиях КО фотоповреждение листьев у чувствительных видов возникает в силу ряда причин, из которых трудно выделить одну главную, но, возможно, первой в цепочке последовательных событий, заканчивающихся хлорозом и некрозом листьев, является циркадная асинхрония, то есть сбой эндогенной циркадной ритмики многих процессов, возникающий в растениях в результате воздействия аномального свето-темнового цикла.

Ключевые слова: фотопериод; круглосуточное освещение; хлороз; циркадные ритмы

Для цитирования: Мамаев А. В., Шибаета Т. Г. О причинах фотоповреждения листьев растений в условиях аномальных свето-темновых циклов // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 5. С. 5–15. doi: 10.17076/eb2343

Финансирование. Исследование выполнено при финансовой поддержке из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0004).

## A. V. Mamaev\*, T. G. Shibaeva. ON THE CAUSES OF PHOTODAMAGE TO PLANT LEAVES UNDER ABNORMAL LIGHT-DARK CYCLES

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), \*adgsn@yandex.ru*

The phenomenon of leaf photodamage, characterized by potentially lethal interveinal chlorosis and necrosis, observed in some plants (tomato, eggplant, cucumber, etc.) under long photoperiods, including continuous 24h lighting (CL), was first described over 100 years ago. However, its causes remain unclear. Interest in this phenomenon has been rising significantly in recent years, as plant cultivation under CL with relatively low photon flux is considered as a potentially effective way to conserve resources and augment plant productivity in greenhouses and plant factories with artificial lighting. This article summarizes and analyzes the literature and own data supporting or contradicting currently existing hypotheses explaining the causes of leaf photodamage under long photoperiods. These include photooxidation, hyperaccumulation of starch and soluble sugars, induction of senescence, discrepancy between the frequency of internal (circadian) biorhythms and external light-dark cycles, etc. Despite nearly a century of research, a definitive answer to the question of why CL has a positive effect on some species and a negative effect on others and what causes leaf photodamage has yet to be found. None of the existing hypotheses has yet gained reliable experimental confirmation. Most likely, CL-induced leaf photodamage in sensitive species occurs for a number of reasons, of which it is difficult to single out one primary cause, but perhaps the first in the chain of events terminating in leaf chlorosis and necrosis is circadian asynchrony, that is, a disruption of the endogenous circadian rhythm of many processes that occurs in plants as a result of exposure to an abnormal light-dark cycle.

**Keywords:** photoperiod; continuous lighting; chlorosis; circadian rhythms

**For citation:** Mamaev A. V., Shibaeva T. G. On the causes of photodamage to plant leaves under abnormal light-dark cycles. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 5. P. 5–15. doi: 10.17076/eb2343

**Funding.** This study was supported by federal budget allocations under state assignment to the Karelian Research Centre RAS, FMEN-2022-0004.

### Введение

В последние годы во всем мире стремительно растет интерес к выращиванию растений в условиях интенсивной светокультуры на так называемых фабриках растений или вертикальных фермах, позволяющих производить свежую продукцию в непосредственной близости от потребителей. Развитие этого направления напрямую связано с выращиванием растений полностью без естественного освещения или с применением режимов досветки и, следовательно, требует разработки новых технологий, отличающихся от традиционных способов выращивания растений в условиях защищенного грунта. Новым фактором производства растений в закрытых системах является не только отсутствие зависимости от солнечного света, но и то, что нет необходимости 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 [Chang et al., 2013]. Круглосуточное освещение (КО) является, по сути, частным случаем длинного свето-темнового цикла. Например, при выращивании растений в условиях КО в течение 2 недель цикл будет считаться 336/0 ч (336 ч света и 0 ч темноты). В конце XX – начале XXI веков режим КО растений стал достаточно широко изучаться, и оказалось, что использование КО с относительно низким уровнем освещенности дает возможность снизить первоначальные и операционные затраты на освещение и охлаждение воздуха в закрытых системах [Koontz, Prince, 1986]. Кроме того, у ряда видов растений (салат *Lactuca sativa* L., редис *Raphanus sativus* L., картофель *Solanum tuberosum* L., розы *Rosa* L. и др.) КО положительно сказывается на продуктивности и качестве урожая, а, к примеру, выращивание роз при КО позволяет избежать заболевания мучнистой росой [Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011]. В то же время имеются многочисленные данные, свидетельствующие о негативном влиянии длинных фотопериодов (>17–20 ч),

и прежде всего КО (24 ч), на рост и продуктивность растений [Demers, Gosselin, 2002; Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011]. Среди широко культивируемых культур имеются виды, в основном тропического происхождения (томат *Solanum lycopersicum* L., баклажан *S. melongena* L., огурец *Cucumis sativus* L. и др.), у которых КО вызывает световые повреждения, проявляющиеся в виде характерного и потенциально летального хлороза и некроза листьев [Murage et al., 1996, 1997; Murage, Masuda, 1997; Demers, Gosselin, 2002; Wolff, Langerud, 2006; Velez-Ramirez et al., 2011; Shibaeva, Markovskaya, 2013; Shibaeva et al., 2022a].

Несмотря на то что феномен светового повреждения листьев у растений, находящихся в условиях КО, был описан почти 100 лет назад [Arthur et al., 1930; Arthur, 1936; Withrow, Withrow, 1949; Hillman, 1956], его причины до сих пор не вполне ясны. Тем не менее интерес к этому явлению не угасает и даже заметно усилился, поскольку выращивание растений в условиях КО при относительно невысокой плотности потока фотонов считается потенциально одним из эффективных способов экономии ресурсов и повышения продуктивности растений в теплицах и на фабриках растений с искусственным освещением.

В статье обобщены и проанализированы литературные и собственные данные в поддержку или против имеющихся на сегодняшний день гипотез, объясняющих причины фотоповреждения листьев в условиях длинных фотопериодов.

Среди них называют фотоокисление, гиперкумуляцию крахмала и растворимых сахаров, индукцию процесса старения, несоответствие между частотой внутренних (циркадных) биоритмов и внешних свето-темновых циклов (циркадная асинхрония) и др. [Velez-Ramirez et al., 2011, 2014, 2017a, b; Shibaeva et al., 2023a].

### Реакция растений на круглосуточное освещение

Разноплановые исследования, проведенные для понимания механизмов реакции растений на КО, показали, что у чувствительных к КО растений (баклажан, томат, огурец, табак *Nicotiana tabacum* L.) в условиях КО наблюдается эпинастия листьев (опускание и уклонение их от прямого действия света – парагелиотропизм) (рис. 1), а затем появляются фотоповреждения листьев в виде межжилкового хлороза и некротических пятен (рис. 2). Вместе с тем происходят характерные изменения в пигментном комплексе (уменьшение содержания хлорофилла, увеличение соотношения хлорофиллов *a/b*, уменьшение соотношения хлорофиллов и каротиноидов, редукция светособирающего комплекса) [Demers, Gosselin, 2002; Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011; Шibaева, Титов, 2017; Shibaeva et al., 2022a, 2023b, c]. Все эти изменения направлены на снижение поглощения света фотосинтетическим аппаратом (ФСА) для предотвращения фотоингибирования.



Рис. 1. Эпинастия листьев растений томата (*Solanum lycopersicum* L.) (а) и огурца (*Cucumis sativus* L.) (б), вызванная круглосуточным освещением  
Fig. 1. Epinasty of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) (a) and cucumber (*Cucumis sativus* L.) (b) leaves caused by 24-hour illumination

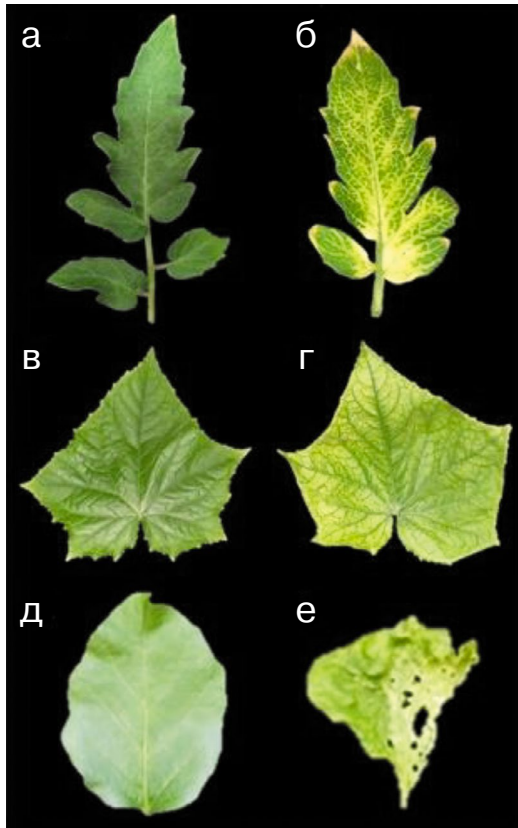


Рис. 2. Здоровые листья растений томата (*Solanum lycopersicum* L.) (а), огурца (*Cucumis sativus* L.) (в) и баклажана (*Solanum melongena* L.) (д) и листья с признаками характерного, межжилкового, пятнистого хлороза (б, г, е) и некроза (е), вызванных круглосуточным освещением

Fig. 2. Healthy leaves of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) (a), cucumber (*Cucumis sativus* L.) (в) and eggplant (*Solanum melongena* L.) (д) and leaves showing characteristic interveinal, spotty chlorosis (б, г, е) and necrosis (е) caused by 24-hour illumination

У относительно устойчивых к КО видов (сладкий перец *Capsicum annuum* L., брокколи *Brassica oleracea* var. *italica* Plenck, мизуна *B. rapa* ssp. *L. nipposinica* (L. H. Bailey) Hanelt, рукола *Eruca vesicaria* sp. *sativa* Mill. и цветная капуста *Brassica oleracea* L. var. *botrytis* L.) снижение содержания хлорофилла не происходит и наблюдается увеличение содержания антиоксидантов (каротиноидов, антоцианов, пролина), а также усиление активности антиоксидантных ферментов [Шибеева, Титов, 2017; Shibaeva et al., 2022b, 2023b, c]. У чувствительных видов КО ингибирует фотосинтез и дыхание, причем фотосинтез в большей степени, что существенно увеличивает соотношение дыхания и фотосинтеза, т. е. смещает баланс углерода в сторону бóльших потерь, выступая тем самым в качестве фактора, лимитирующего рост и продуктивность растений [Ikkonen et al., 2022]. В условиях длительного КО у чувствительных растений значительно тормозится накопление биомассы (рис. 3). Существенно, что в условиях длительного действия КО восстановление активности ФСА с течением времени не происходит, что говорит об отсутствии у таких растений способности к адаптации ФСА к КО [Ikkonen et al., 2022]. Интересно, что у растений местной флоры Европейского Севера и у растений, интродуцированных в условиях Субарктики в Полярно-альпийском ботаническом саду (Кировск, Мурманская обл.), в условиях естественного КО (в период белых ночей и полярного дня) также отмечено снижение содержания хлорофиллов, увеличение соотношения хлорофиллов *a/b* и уменьшение соотношения хлорофиллов и каротиноидов, хотя признаков повреждения листьев при этом не отмечается [Shibaeva et al., 2024b].



Рис. 3. Растения баклажана (*Solanum melongena* L.) (а) и табака (*Nicotiana tabacum* L.) (б), выращенные при фотопериоде 16 ч (слева) и 24 ч (справа)

Fig. 3. Eggplants (*Solanum melongena* L.) (а) and tobacco plants (*Nicotiana tabacum* L.) (б), grown under a photoperiod of 16 h (left) and 24 h (right)

## Гипотезы о причинах фотоповреждения листьев при круглосуточном освещении

### *Фотоокислительный стресс в результате избыточного поступления световой энергии*

КО обеспечивает непрерывное поступление световой энергии для фотосинтеза и постоянное сигнальное воздействие на фоторецепторы растений [Moglich et al., 2010]. Поэтому естественным образом возникает вопрос: повреждения, возникающие в условиях КО, вызваны непрерывностью поступления света (сигнальный компонент) или же поглощением избыточного света (энергетический компонент)? Ряд авторов полагают, что одним из факторов фотоповреждений, вызванных КО, является более высокий интеграл дневного освещения (ИДО) в сравнении с более короткими и неповреждающими фотопериодами [Shibaeva et al., 2022a]. Так, например, на основании морфологических и физиологических реакций растений салата в ответ на КО разной интенсивности был сделан вывод, что фотоокислительный стресс, вызванный КО, связан с более высоким ИДО, а не с циркадной асинхронией [Zha et al., 2019]. Согласно этим результатам, энергетические компоненты в большей степени ответственны за фотоповреждения, вызванные КО, чем сигнальные компоненты. Однако результаты экспериментов, включающих различные комбинации интенсивности света и длительности фотопериода, обеспечивающие разный или одинаковый ИДО для растений, выращенных в условиях КО или 14-часового фотопериода, показали, что в вариантах с одинаковым ИДО у растений томата и огурца в условиях КО развились симптомы хлороза, подобные тем, что наблюдались у растений в условиях КО с более высоким ИДО [Shibaeva et al., 2022a]. При этом растения проявляли полный спектр реакций на увеличение продолжительности дня: эпинастические движения листьев и черешков, хлороз, существенное снижение значений потенциального квантового выхода фотохимической активности ФСII ( $F_v/F_m$ ) и эффективного квантового выхода ФСII, увеличение соотношения хлорофиллов  $a/b$ , снижение соотношения хлорофилл/каротиноиды и доли хлорофилла в светособирающем комплексе, усиление перекисного окисления липидов и активности антиоксидантных ферментов. Отмечено, что эпинастические движения листьев в условиях КО наблюдались даже при относительно невысокой освещенности.

Так, выраженная эпинастия листьев томата и огурца происходит даже при интенсивности света 120–170 мкмоль/(м<sup>2</sup> сут), которая обеспечивает ИДО 10,3–14,4 моль/(м<sup>2</sup> сут) [Shibaeva, Markovskaya, 2013], что значительно ниже уровня ИДО, рекомендуемого для этих культур, – 20–30 моль/(м<sup>2</sup> сут). Данные результаты согласуются с результатами других исследований [Matsuda et al., 2014; Haque et al., 2015a] и позволяют сделать важный вывод, что более высокий ИДО не является единственной или основной причиной развития фотоповреждений при КО и сам по себе длинный фотопериод может являться причиной избытка поглощенного света и, соответственно, вызывать фотоповреждения листьев, даже если ИДО не выше, чем обычно требуется растениям при более коротких фотопериодах [Shibaeva et al., 2022a].

### *Гипераккумуляция крахмала и растворимых сахаров*

Многие авторы [Arthur, 1936; Bradley, Janes, 1985; Murage et al., 1996; Globig et al., 1997; Demers, Gosselin, 2002; Dorais, Gosselin, 2002; Matsuda et al., 2014] считают накопление углеводов и, в частности, гипераккумуляцию крахмала в листьях главным фактором, вызывающим появление и развитие повреждений растений под влиянием КО или длинных фотопериодов. В недавнем обзоре [Shibaeva et al., 2023a] обобщены и проанализированы данные в поддержку или против этой гипотезы и сделан вывод о том, что накопление углеводов не является главной и тем более единственной причиной повреждения листьев растений при КО, хотя и исключить роль этого фактора в развитии фотоповреждений тоже нельзя.

### *Индукция процесса старения*

Еще одна из гипотез предполагает, что повреждения, вызванные КО, являются признаками ускоренного старения листьев [Cushman et al., 1995; Cushman, Tibbitts, 1998; Velez-Ramirez et al., 2011]. При этом высокие концентрации сахара и этилена предположительно являются триггерами старения листьев, вызванного КО [Lim et al., 2007]. Однако при всем очевидном сходстве между этими процессами имеются и фундаментальные различия. Старение – это заключительный и закономерный этап онтогенеза, носящий однонаправленный и необратимый характер. Его результатом является функциональная и структурная деградация и снижение жизнеспособности организма, что в итоге приводит к его гибели.

В отношении воздействия КО на растения имеются многочисленные свидетельства того, что нарушения и даже повреждения, индуцированные КО, являются обратимыми [Withrow, Withrow, 1949; Hillman, 1956; Haque et al., 2015b]. Степень восстановления при этом зависит от возраста и размера листа, а сам процесс восстановления идет в порядке, обратном тому, как развивался хлороз. После возвращения в условия нормального фотопериода в листьях томата восстанавливается до уровня контроля не только содержание хлорофилла, но и устьичная проводимость, скорость фотосинтеза и содержание углеводов в листьях [Haque et al., 2015b]. Эти наблюдения и рассуждения привели авторов к выводу, что КО не является фактором индукции или ускорения процесса старения, а, подобно другим стрессорам, вызывает у чувствительных видов многочисленные изменения и нарушения, часть из которых аналогичны наблюдающимся при старении растений [Шибаета и др., 2025].

Поскольку влияние энергетического и сигнального компонентов КО на растения происходит одновременно, то однозначно определить, какой из них является первопричиной повреждения листьев, очень трудно. Энергетический компонент может вызывать повреждения, приводя к углеродному дисбалансу и в результате к фотоокислению. Сигнальный компонент также может играть важную роль в развитии повреждений, на что, в частности, указывает тот факт, что при выращивании растений в условиях термопериода (переменных суточных температур) у чувствительных растений степень хлороза намного ниже или он не развивается вообще [Cao, Tibbitts, 1991; Cushman, Tibbitts, 1991; Cushman et al., 1995; Murage et al., 1997; Demers, Gosselin, 2002; Sysoeva et al., 2012; Ikkonen et al., 2015, 2023; Haque et al., 2017]. Кроме того, имеются убедительные доказательства участия фитохромов в регуляции повреждений томатов, вызванных КО [Velez-Ramirez et al., 2019]. Показано, что добавление дальнего красного света снижает степень повреждений у томатов в условиях КО, а сверхэкспрессия гена PNYA (фитохром А) обеспечивает полную устойчивость томата к КО.

#### *Циркадная асинхрония*

Очень важными являются результаты опытов с использованием аномальных светотемновых циклов (6/6 ч, 24/24 ч), в ответ на которые у чувствительных растений (баклажан

и томат) также развиваются повреждения в виде хлороза и некроза [Shibaeva et al., 2024b]. Это доказывает, что отсутствие темноты в суточном цикле не является причиной фотоповреждений листьев. Таким образом, гипотеза о том, что причиной фотоповреждений является несоответствие между эндогенными циркадными ритмами и внешними светотемновыми циклами, находит в последние годы новые подтверждения [Velez-Ramirez et al., 2011, 2017b; Shibaeva et al., 2024a]. Известно, что основными характеристиками циркадных часов являются эндогенность и индуцируемость. Предполагается, что когда при аномальном светотемновом цикле постоянная внешняя среда изменяется, то эндогенный механизм растения нарушается и биологический ритм сбрасывается, чтобы обеспечить синхронизацию с новым циклом окружающей среды, что и называется индуцируемостью. Система циркадных ритмов состоит из множества самоподдерживающихся клеточных осцилляторов. Световой и темновой сигнал считается самым мощным генератором сигнала времени, который может переустанавливать все генераторы на полную их синхронизацию [Fukuda et al., 2013]. Предполагается, что аномальные светотемновые циклы (отличные от обычного 24-ч цикла смены дня и ночи) действуют как временной внешний фактор в системе циркадных часов растений [Chen et al., 2022]. КО тоже является аномальным светотемновым циклом, который может быть обозначен не только как 24/0 ч, а, например, как 48/0 ч (в случае 2 суток) или 240/0 ч (в случае 10 суток) и т. д. [Shibaeva, Titov, 2025]. Известно, что защитные способности растений подвержены суточным ритмам, которые устанавливаются циркадными часами [Facella et al., 2008]. Когда внешний световой период совпадает с никтофильным эндогенным периодом, вероятно, происходит фотоокислительное повреждение [Velez-Ramirez et al., 2011].

Поиски ответа на вопрос о причинах фотоповреждения листьев осложняются еще и фактом существования возрастной изменчивости в чувствительности листьев и растений к КО. В чувствительности листьев к КО главную роль играет фаза роста листа, на которой он подвергается действию КО [Hillman, 1956; Shibaeva et al., 2021]. С увеличением возраста растений их устойчивость к КО повышается, что также может служить объяснением некоторых противоречий существующих литературных данных [Shibaeva et al., 2021].

## Заключение

Таким образом, приходится констатировать, что, несмотря на многочисленные исследования, за 100 лет так и не найден однозначный ответ на вопрос, почему КО оказывает положительное воздействие на одни виды и отрицательное на другие и каковы причины фотоповреждения листьев. Ни одна из высказанных гипотез не нашла надежного экспериментального подтверждения и не способна непротиворечивым образом объяснить все наблюдаемые в ответ на КО анатомо-морфологические и физиолого-биохимические изменения. По-видимому, в условиях КО фотоповреждения листьев у чувствительных видов возникают в силу нескольких причин, из которых трудно выделить одну главную, но, возможно, первой в цепочке последующих событий, заканчивающихся хлорозом и некрозом листьев, является циркадная асинхрония, то есть сбой эндогенной циркадной ритмики многих процессов в результате воздействия на растения аномального свето-темнового цикла. В естественных условиях Севера в период полярного дня растениям удается избежать повреждений, скорее всего, благодаря суточным колебаниям других факторов среды (интенсивность света, температура и влажность), которые также могут выступать в роли задатчика ритма и тем самым поддерживать эндогенную ритмику растений [Shibaeva et al., 2024b].

При дальнейшем поиске ответа на вопрос о причинах фотоповреждения растений в условиях КО следует, вероятно, учесть следующие факты: а) некоторые дикие виды томатов (*Solanum hirsutum* и *S. pimpinellifolium*) устойчивы к КО [Daskaloff, Ognjanova, 1965]; б) прививка устойчивого к КО побега на чувствительное к КО растение обеспечивает защитный эффект, что делает весьма вероятным зависимость данного явления от все еще не выявленного подвижного вещества (веществ) [Velez-Ramirez et al., 2015]. Для физиологии растений раскрытие механизма повреждения растений, вызванного КО, позволит лучше понять механизмы светового и циркадного контроля, регулирующие жизненные процессы в ответ на внешние сигналы, а для растениеводства сулит перспективу создания путем селекции устойчивых к КО сортов ведущих с.-х. культур, что позволило бы существенно увеличить за счет этого производство определенных видов растительной продукции. Последнее, в свете проблем продовольственной безопасности, имеет особое значение и уже в силу этого обстоятельства должно рассматриваться в качестве одной из приоритетных задач биологической науки.

## Литература

- Шibaева Т. Г., Рубаева А. А., Шерудило Е. Г., Левкин И. А., Титов А. Ф. Вызывает ли круглосуточное освещение преждевременное старение листьев? // Физиология растений. 2025. Т. 72, № 3. С. 181–192. doi: 10.7868/S3034624X25030021
- Шibaева Т. Г., Титов А. Ф. Влияние круглосуточного освещения на пигментный комплекс растений сем. *Solanacea* // Труды Карельского научного центра РАН. 2017. № 5. С. 111–118. doi: 10.17076/eb498
- Arthur J. M. Plant growth in continuous illumination // Biological effects of radiation. Vol. 2 / Ed. B. M. Duggar. New York: McGraw-Hill Book Company, 1936. P. 715–725.
- Arthur J. W., Guthrie J. D., Newell J. M. Some effects of artificial climates on the growth and chemical composition of plants // Amer. J. Bot. 1930. Vol. 17. P. 416–482. doi: 10.2307/2435930
- Bradley F. M., Janes H. W. Carbon partitioning in tomato leaves exposed to continuous light // Acta Hort. 1985. Vol. 174. P. 293–302. doi: 10.17660/ActaHortic.1985.174.37
- Cao W., Tibbitts T. W. Physiological responses in potato plants under continuous irradiation // J. Am. Soc. Hort. Sci. 1991. Vol. 116. P. 525–527. doi: 10.21273/JASHS.116.3.525
- 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
- Cushman K. E., Tibbitts T. W. Root-zone temperature effects on continuous irradiation injury on potato // Hort. Sci. 1991. Vol. 26. Art. 745.
- Cushman K. E., Tibbitts T. W. The role of ethylene in the development of constant-light injury of potato and tomato // J. Am. Soc. Hort. Sci. 1998. Vol. 123. P. 239–245.
- Cushman K. E., Tibbitts T. W., Sharkey T. D., Wise R. R. Constant-light injury of potato: temporal and spatial patterns of carbon dioxide assimilation, starch content, chloroplast integrity, and necrotic lesions // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1995. Vol. 120. P. 1032–1040. doi: 10.21273/JASHS.120.6.1032
- Daskaloff C., Ognjanova A. Das Verhalten von *Lycopersycone sculentum* Mill., *L. racemigerum* Lange und *L. hirsutum* Humb. et Bonpl. gegenüberdauerbelichtung // Z. Pflanzenzuchtg. 1965. Vol. 54. P. 169–181.
- 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. Vol. 580. P. 83–88. doi: 10.17660/ActaHortic.2002.580.9
- Dorais M., Gosselin A. Physiological response of greenhouse vegetable crops to supplemental lighting // Acta Hort. 2002. Vol. 580. P. 59–67. doi: 10.17660/ActaHortic.2002.580.6

- Facella P., Lopez L., Carbone F., Galbraith D. W., Giuliano G., Perrotta G. Diurnal and circadian rhythms in the tomato transcriptome and their modulation by cryptochrome photoreceptors // *PLoS ONE*. 2008. Vol. 3(7). e2798. doi: 10.1371/journal.pone.0002798
- Fukuda H., Murase H., Tokuda I. T. Controlling circadian rhythms by dark-pulse perturbations in *Arabidopsis thaliana* // *Sci. Rep.* 2013. Vol. 3. Art. 1533. doi: 10.1038/srep01533
- Globig S., Rosen I., Janes H. W. Continuous light effects on photosynthesis and carbon metabolism in tomato // *Acta Hort.* 1997. Vol. 418. P. 141–152. doi: 10.17660/ActaHortic.1997.418.19
- Haque M. S., Kjaer K. H., Rosenqvist 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.* 2015a. Vol. 6. Art. 522. doi: 10.3389/fpls.2015.00522
- Haque M. S., Kjaer K. H., Rosenqvist E., Ottosen C.-O. Recovery of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) leaves from continuous light induced injury // *J. Plant Physiol.* 2015b. Vol. 185. P. 24–30. doi: 10.1016/j.jplph.2015.06.011
- Haque M. S., 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. Vol. 8. Art. 1602. doi: 10.3389/fpls.2017.01602
- Hillman W. S. Injury of tomato plants by continuous light and unfavorable photoperiodic cycles // *Amer. J. Bot.* 1956. Vol. 43. P. 89–96. doi: 10.2307/2438816
- 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. Vol. 53. P. 389–394. doi: 10.1007/s11099-015-0115-4
- Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Titov A. F. Daily short-term temperature drops can alleviate the negative effect of continuous lighting on the photosynthetic apparatus in plants // *Russ. J. Plant Physiol.* 2023. Vol. 70. Art. 79. doi: 10.1134/S1021443723700140
- 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
- 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
- Lim P. O., Kim H. J., Nam H. G. Leaf senescence // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2007. Vol. 58. P. 115–136. doi: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105316
- 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. 150–158. doi: 10.1016/j.scienta.2014.03.014
- Moglich A., Yang X., Ayers R. A., Moffat K. Structure and function of plant photoreceptors // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2010. Vol. 61. P. 21–47. doi: 10.1146/annurev.arplant.042809-112259
- Murage E., Watashiro N., Masuda M. Leaf chlorosis and carbon metabolism of eggplant in response to continuous light and carbon dioxide // *Sci. Hortic.* 1996. Vol. 67. P. 27–37. doi: 10.1016/S0304-4238(96)00930-2
- Murage E. N., Masuda M. Response of pepper and eggplant to continuous light in relation to leaf chlorosis and activities of antioxidative enzymes // *Sci. Hortic.* 1997. Vol. 70. P. 269–279. doi: 10.1016/S0304-4238(97)00078-2
- Murage E. N., Sato Y., Masuda M. Influence of light quality, PPFD and temperature on leaf chlorosis of eggplants grown under continuous illumination // *Sci. Hort.* 1997. Vol. 68. P. 73–82. doi: 10.1016/S0304-4238(96)00953-3
- 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. Vol. 68. P. 948–957. doi: 10.1134/S1021443721040154
- 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.* 2024a. Vol. 71. Art. 12. doi: 10.1134/S1021443723602951
- Shibaeva T. G., Mamaev A. V., Sherudilo E. G., Titov A. F. The role of 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., 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., Markovskaya E. F. Growth and development of cucumber *Cucumis sativus* L. in the pre-reproductive period under long photoperiods // *Russ. J. Dev. Biol.* 2013. Vol. 44. P. 78–85. doi: 10.1134/S1062360413020082
- 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. 15. doi: 10.1134/S1021443723601337
- Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Levkin I. A., Titov A. F. Effect of abnormal light/dark cycles on the pigment complex of *Brassicaceae* and *Solanaceae* plants // *Russ. J. Plant Physiol.* 2023c. Vol. 70. Art. 168. doi: 10.1134/S1021443723700310
- 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*. 2024b. Vol. 13. Art. 2742. doi: 10.3390/plants13192742
- 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(2). Art. 176. doi: 10.3390/plants11020176
- 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. Art. 120. doi: 10.1134/S102144372560165X

Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Shibaeva T. G. Plant under continuous light: a review // *Plant Stress*. 2010. Vol. 4. P. 5–17.

Sysoeva 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. Vol. 956. P. 283–290. doi: 10.17660/ActaHortic.2012.956.32

Velez-Ramirez A., Carreno-Quintero N., Vreugdenhil D., Millenaar F. F., van Ieperen W. Sucrose and starch content negatively correlates with PSII maximum quantum efficiency in tomato (*Solanum lycopersicum*) exposed to abnormal light/dark cycles and continuous light // *Plant Cell Physiol.* 2017a. Vol. 58(8). Art. 1339. doi: 10.1093/pcp/pcx068

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.* 2017b. Vol. 6. P. 597–611. doi: 10.1071/FP16285

Velez-Ramirez A. I., van Ieperen W., Vreugdenhil D., Millenaar F. F. Continuous-light tolerance in tomato is graft-transferable // *Planta*. 2015. Vol. 241, no. 1. P. 285–290. doi: 10.1007/s00425-014-2202-3

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., van Ieperen W., Vreugdenhil D., van Poppel P. M. J. A., Heuvelink E., Millenaar F. F. A single locus confers tolerance to continuous light and allows substantial yield increase in tomato // *Nat. Commun.* 2014. Vol. 5. Art. 4549. doi: 10.1038/ncomms5549

Velez-Ramirez A. I., Vreugdenhil D., Millenaar F. F., van Ieperen W. Phytochrome A protects tomato plants from injuries induced by continuous light // *Front. Plant Sci.* 2019. Vol. 10. Art. 19. doi: 10.3389/fpls.2019.00019

Withrow A. P., Withrow R. B. Photoperiodic chlorosis in tomato // *Plant Physiol.* 1949. Vol. 24. P. 657–663. doi: 10.1104/pp.24.4.657

Wolff S. A., Langerud A. Fruit yield, starch content and leaf chlorosis in cucumber exposed to continuous lighting // *Europ. J. Hortic. Sci.* 2006. Vol. 71. P. 259–261. doi: 10.17660/eJHS.2006/173706

Zha L., Liu W., Zhang Y., Zhou C., Shao M. Morphological and physiological stress responses of lettuce to different intensities of continuous light // *Front. Plant Sci.* 2019. Vol. 10. Art. 1440. doi: 10.3389/fpls.2019.01440

## References

Arthur J. M. Plant growth in continuous illumination. *Biological effects of radiation*. Vol. 2. New York: McGraw-Hill Book Company; 1936. P. 715–725.

Arthur J. W., Guthrie J. D., Newell J. M. Some effects of artificial climates on the growth and chemical composition of plants. *Amer. J. Bot.* 1930;17:416–482. doi: 10.2307/2435930

Bradley F. M., Janes H. W. Carbon partitioning in tomato leaves exposed to continuous light.

*Acta Hortic.* 1985;174:293–302. doi: 10.17660/ActaHortic.1985.174.37

Cao W., Tibbitts T. W. Physiological responses in potato plants under continuous irradiation. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 1991;116:525–527. doi: 10.21273/JASHS.116.3.525

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;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

Cushman K. E., Tibbitts T. W. Root-zone temperature effects on continuous irradiation injury on potato. *Hort. Sci.* 1991;26:745.

Cushman K. E., Tibbitts T. W. The role of ethylene in the development of constant-light injury of potato and tomato. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 1998;123:239–245.

Cushman K. E., Tibbitts T. W., Sharkey T. D., Wise R. R. Constant-light injury of potato: temporal and spatial patterns of carbon dioxide assimilation, starch content, chloroplast integrity, and necrotic lesions. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1995;120:1032–1040. doi: 10.21273/JASHS.120.6.1032

Daskaloff C., Ognjanova A. Das Verhalten von *Lycopersycone sculentum* Mill., *L. racemigerum* Lange und *L. hirsutum* Humb. et Bonpl. gegenüberdauerbelichtung. *Z. Pflanzenzuchtg.* 1965;54:169–181.

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 Hortic.* 2002;580:83–88. doi: 10.17660/ActaHortic.2002.580.9

Dorais M., Gosselin A. Physiological response of greenhouse vegetable crops to supplemental lighting. *Acta Hort.* 2002;580:59–67. doi: 10.17660/ActaHortic.2002.580.6

Facella P., Lopez L., Carbone F., Galbraith D. W., Giuliano G., Perrotta G. Diurnal and circadian rhythms in the tomato transcriptome and their modulation by cryptochrome photoreceptors. *PLoS ONE*. 2008; 3(7):e2798. doi: 10.1371/journal.pone.0002798

Fukuda H., Murase H., Tokuda I. T. Controlling circadian rhythms by dark-pulse perturbations in *Arabidopsis thaliana*. *Sci. Rep.* 2013;3:1533. doi: 10.1038/srep01533

Globig S., Rosen I., Janes H. W. Continuous light effects on photosynthesis and carbon metabolism in tomato. *Acta Hort.* 1997;418:141–152. doi: 10.17660/ActaHortic.1997.418.19

Haque M. S., Kjaer K. H., Rosenqvist 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;6:522. doi: 10.3389/fpls.2015.00522

Haque M. S., Kjaer K. H., Rosenqvist E., Ottosen C.-O. Recovery of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) leaves from continuous light induced injury. *J. Plant Physiol.* 2015;185:24–30. doi: 10.1016/j.jplph.2015.06.011

- Haque M. S., 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;8:1602. doi: 10.3389/fpls.2017.01602
- Hillman W. S. Injury of tomato plants by continuous light and unfavorable photoperiodic cycles. *Amer. J. Bot.* 1956;43:89–96. doi: 10.2307/2438816
- 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;53:389–394. doi: 10.1007/s11099-015-0115-4
- Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Titov A. F. Daily short-term temperature drops can alleviate the negative effect of continuous lighting on the photosynthetic apparatus in plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 2023;70:79. doi: 10.1134/S1021443723700140
- 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
- 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
- Lim P. O., Kim H. J., Nam H. G. Leaf senescence. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2007;58:115–136. doi: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105316
- 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
- Moglich A., Yang X., Ayers R. A., Moffat K. Structure and function of plant photoreceptors. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2010;61:21–47. doi: 10.1146/annurev.arplant.042809-112259
- Murage E. N., Masuda M. Response of pepper and eggplant to continuous light in relation to leaf chlorosis and activities of antioxidative enzymes. *Sci. Hortic.* 1997;70:269–279. doi: 10.1016/S0304-4238(97)00078-2
- Murage E. N., Sato Y., Masuda M. Influence of light quality, PPFD and temperature on leaf chlorosis of eggplants grown under continuous illumination. *Sci. Hort.* 1997;68:73–82. doi: 10.1016/S0304-4238(96)00953-3
- Murage E., Watashiro N., Masuda M. Leaf chlorosis and carbon metabolism of eggplant in response to continuous light and carbon dioxide. *Sci. Hortic.* 1996;67:27–37. doi: 10.1016/S0304-4238(96)00930-2
- 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;68:948–957. doi: 10.1134/S1021443721040154
- 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. G., Mamaev A. V., Sherudilo E. G., Titov A. F. The role of photosynthetic daily light integral in plant response to extended photoperiods. *Russ. J. Plant Physiol.* 2022;69:7. doi: 10.1134/S1021443722010216
- 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., Markovskaya E. F. Growth and development of cucumber *Cucumis sativus* L. in the prereproductive period under long photoperiods. *Russ. J. Dev. Biol.* 2013;44:78–85. doi: 10.1134/S1062360413020082
- Shibaeva T. G., Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Levkin I. A., Titov A. F. Does continuous lighting induce premature leaf senescence? *Russ. J. Plant Physiol.* 2025;72:3. (In Russ.). doi: 10.7868/S3034624X25030021
- 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;70:15. doi: 10.1134/S1021443723601337
- Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Levkin I. A., Titov A. F. Effect of abnormal light/dark cycles on the pigment complex of *Brassicaceae* and *Solanaceae* plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 2023;70:168. doi: 10.1134/S1021443723700310
- 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., Rubaeva A. A., Titov A. F. Continuous lighting enhances yield and nutritional value of four genotypes of *Brassicaceae* microgreens. *Plants.* 2022;11(2):176. doi: 10.3390/plants11020176
- Shibaeva T. G., Titov A. F. Effect of continuous light on photosynthetic pigments in *Solanaceae* species. *Trudy Karelianskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS.* 2017;5:111–118. (In Russ.). doi: 10.17076/eb498
- 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
- Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Shibaeva T. G. Plant under continuous light: a review. *Plant Stress.* 2010;4:5–17.
- Sysoeva 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;956:283–290. doi: 10.17660/ActaHortic.2012.956.32
- Velez-Ramirez A., Carreno-Quintero N., Vreugdenhil D., Millenaar F. F., van Ieperen W. Sucrose and starch content negatively correlates with PSII maximum quantum efficiency in tomato (*Solanum lycopersicum*) exposed to abnormal light/dark cycles and continuous light. *Plant Cell Physiol.* 2017;58(8):1339. doi: 10.1093/pcp/pcx068
- 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

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., van Ieperen W., Vreugdenhil D., Millenaar F. F. Continuous-light tolerance in tomato is graft-transferable. *Planta.* 2015;241(1):285–90. doi: 10.1007/s00425-014-2202-3

Velez-Ramirez A. I., van Ieperen W., Vreugdenhil D., van Poppel P. M. J. A., Heuvelink E., Millenaar F. F. A single locus confers tolerance to continuous light and allows substantial yield increase in tomato. *Nat. Commun.* 2014;5:4549. doi: 10.1038/ncomms5549

Velez-Ramirez A. I., Vreugdenhil D., Millenaar F. F., van Ieperen W. Phytochrome A protects tomato plants from injuries induced by continuous light. *Front. Plant Sci.* 2019;10:19. doi: 10.3389/fpls.2019.00019

Withrow A. P., Withrow R. B. Photoperiodic chlorosis in tomato. *Plant Physiol.* 1949;24:657–663. doi: 10.1104/pp.24.4.657

Wolff S. A., Langerud A. Fruit yield, starch content and leaf chlorosis in cucumber exposed to continuous lighting. *Europ. J. Hortic. Sci.* 2006;71:259–261. doi: 10.17660/eJHS.2006/173706

Zha L., Liu W., Zhang Y., Zhou C., Shao M. Morphological and physiological stress responses of lettuce to different intensities of continuous light. *Front. Plant Sci.* 2019;10:1440. doi: 10.3389/fpls.2019.01440

Поступила в редакцию / received: 23.03.2026; принята к публикации / accepted: 27.04.2026.  
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

#### **СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:**

**Мамаев Александр Владимирович**

стажер-исследователь

e-mail: adgsn@yandex.ru

**Шибяева Татьяна Геннадиевна**

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: shibaeva@krc.karelia.ru

#### **CONTRIBUTORS:**

**Mamaev, Alexander**

Trainee Researcher

**Shibaeva, Tatyana**

Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher