

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ КРУГЛОСУТОЧНОГО ОСВЕЩЕНИЯ НА ПИГМЕНТНЫЙ КОМПЛЕКС РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА *SOLANACEA*

Т. Г. Шибаета, А. Ф. Титов

Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

Исследовано влияние круглосуточного освещения в период пререпродуктивного развития растений на пигментный комплекс и фотосинтетическую активность листьев у трех видов сем. *Solanaceae* – *Solanum lycopersicum* L., *Solanum melongena* L. и *Capsicum annuum* L. Показано, что в условиях круглосуточного освещения у растений томата и баклажана происходят определенные изменения в пигментном комплексе (уменьшение содержания хлорофилла, увеличение соотношения хлорофиллов *a/b*, редукция ССК), направленные на снижение поглощения света фотосинтетическим аппаратом. Происходящие при этом фотоповреждения проявляются в форме межжилкового хлороза у листьев томата и некротических пятен на листьях баклажана. У перца снижение содержания хлорофиллов не происходило, напротив, отмечено даже некоторое его увеличение, однако листья имели деформации в виде морщинистости. По-видимому, более высокое содержание в листьях перца каротиноидов, обладающих фотопротекторными свойствами, защищает его фотосинтетический аппарат от негативного влияния избыточного поступления световой энергии. Обсуждаются возможные причины фотоповреждения листьев, обусловленные круглосуточным освещением растений. Среди них рассматриваются такие, как гипераккумуляция крахмала, постоянное фотоокислительное воздействие, сигнальное воздействие на фоторецепторы, несоответствие между частотой внутренних (циркадных) биоритмов и внешним циклом свет/темнота (циркадная асинхрония). Помимо этого предполагается еще одна возможная причина депигментации растений в условиях неблагоприятного светового режима, имеющая генетическую природу, – наличие у некоторых видов (экоотипов, генотипов) светочувствительного мутантного гена(ов), который в обычных условиях не проявляет себя, так как находится в супрессированном состоянии, а мутантные растения при этом фенотипически не отличаются от обычных и вследствие этого скрыты от действия естественного отбора. Избыточное (в частности, круглосуточное) освещение вызывает у таких растений инактивацию белка-супрессора, контролируемого геном-супрессором, а соответственно, дерепрессию мутантного гена(ов) и, как следствие, депигментацию листьев растений. В этом случае хлороз листьев и, возможно, некроз, наблюдаемые в условиях круглосуточного освещения у чувствительных к избыточному свету видов растений (экоотипов, генотипов), могут являться проявлением супрессированной светозависимой хлорофиллдефектности.

Ключевые слова: *Solanum lycopersicum* L., *Solanum melongena* L., *Capsicum annuum* L., круглосуточное освещение, фотосинтетические пигменты, хлороз, некроз.

T. G. Shibaeva, A. F. Titov. EFFECT OF CONTINUOUS LIGHT ON PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS IN SOLANACEAE SPECIES

Photosynthetic pigments and photosynthetic activity of three *Solanacea* species – *Solanum lycopersicum* L., *Solanum melongena* L. and *Capsicum annuum* L. in response to continuous lighting (CL) during pre-reproductive period were studied. It is shown that CL resulted in decreased chlorophyll content, increased chlorophyll *a/b* ratios, reduced light-harvesting complex II in tomato and eggplant. These changes were aimed to reduce light absorption efficiency per unit leaf area. CL-induced leaf injuries were seen as interveinal chlorosis in tomato and necrotic spots in eggplant. Sweet pepper plants did not show a reduction in chlorophyll content. On the contrary, some increase in chlorophyll content was observed, although pepper leaves had some deformations (wrinkles). A higher concentration of carotenoids possessing photoprotective properties in pepper leaves probably protects the photosynthetic apparatus of this species from adverse excessive lighting. Possible reasons of CL-induced leaf injuries are discussed, among them are the continuous energy supply for photosynthesis, continuous photooxidative stress, continuous signalling to the photoreceptors and a mismatch between the internal circadian clock frequency and the external light/dark cycle known as circadian asynchrony. We suppose that another possible cause of leaf depigmentation under unfavorable light conditions may be of genetic nature. Some species (ecotypes, genotypes) may have a photosensitive mutant gene, which is normally suppressed and does not manifest itself, wherefore mutant plants phenotypically do not differ from normal (wild type) plants. In such plants, excessive lighting may cause inactivation of the suppressor protein controlled by suppressor gene and, consequently, de-repression of the mutant gene, resulting in leaf depigmentation. In this case, CL-induced chlorosis and possibly necrosis in CL-sensitive plant species (ecotypes, genotypes) can be considered as a manifestation of suppressed light-dependent chlorophyll deficiency.

Key words: *Solanum lycopersicum* L.; *Solanum melongena* L.; *Capsicum annuum* L.; continuous lighting; photosynthetic pigments; chlorosis; necrosis.

Введение

Наличие света является обязательным условием для нормальной жизнедеятельности всех фотосинтезирующих организмов, трансформирующих и запасующих энергию солнечной радиации в химических связях органических соединений. Вместе с тем свет является агрессивным фактором, способным в определенных случаях вызывать фотоингибирование, фотодинамическое разрушение фотосинтетического аппарата (ФСА) и даже гибель клеток [Demmig-Adams, Adams, 1992; Long et al., 1994]. Подобная ситуация может, например, возникать при выращивании растений в условиях защищенного грунта, где увеличение фотопериода (досветка), и в том числе круглосуточное освещение, является одним из способов повышения продуктивности растений [Demers et al., 1998; Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011], особенно в зимнее время [Dorais, Gosselin, 2002]. Однако данный прием не всегда приводит к желаемому результату, и в литературе имеются многочисленные данные о негативном влиянии длинных фотопериодов (более

17–20 ч) на рост и продуктивность растений [Demers, Gosselin, 2002; Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011]. Более того, у многих видов растений в условиях 24 ч фотопериода развивается межжилковый хлороз или некроз. В частности, симптомы светового повреждения листьев при круглосуточном освещении отмечены у таких тепличных культур, как томат [Arthur et al., 1930; Arthur, 1936; Hillman, 1956; Cushman et al., 1995], баклажан [Murage et al., 1996], сладкий перец [Nilwik, 1981], огурец [Wolff, Langerud, 2006], и некоторых других. Причем не только отдельные виды, но и сорта, например листового салата [Koonts, Prince, 1986], могут заметно различаться по своей чувствительности к круглосуточному освещению.

Несмотря на то что феномен светового повреждения листьев в условиях круглосуточного света был описан более 80 лет назад [Arthur et al., 1930; Arthur, 1936], причины повреждений и механизмы реакции растений на длинные фотопериоды до сих пор остаются предметом дискуссий [Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011, 2014]. К сожалению, корректное сопоставление результатов разных исследований

провести довольно сложно из-за несовпадения условий эксперимента, сопутствующих 24-часовому фотопериоду (спектральный состав света, суточный интеграл радиации, температура, влажность и пр.) и способных оказывать то или иное влияние на реакцию растений на круглосуточное освещение [Sysoeva et al., 2010].

Исходя из вышесказанного, в задачу настоящей работы входило изучение влияния круглосуточного освещения на пигментный комплекс и фотосинтетическую активность листьев у трех видов сем. *Solanaceae* – томата, баклажана и перца.

Материалы и методы

Объектами исследования служили растения томата (*Solanum lycopersicum* L., гибрид Верлиока), баклажана (*Solanum melongena* L., сорт Алмаз) и сладкого перца (*Capsicum annuum* L., сорт Нежность). Семена высевали

в контейнеры с субстратом (торф, дерновая земля, навоз – 2:1:1) и выращивали в камерах искусственного климата в течение 5 (томат) или 7 (баклажан, перец) недель при фотопериоде 16 или 24 ч, температуре 26 °С, освещенности 150 мкмоль/(м²·с) ФАР, влажности воздуха 70 %. Суточный интеграл радиации при фотопериодах 16 и 24 ч составлял 8,64 и 12,96 моль/(м²·сут) соответственно. Ежедневно производили полив водой, а раз в две недели – корневую подкормку 0,2%-м раствором удобрения «Растворин» (ОАО «Буйский химический завод»): N – 10 %, в т. ч. N-NH₄ – 5 %, N-NO₃ – 5 %; P₂O₅ – 5 %; K₂O – 20 %; MgO – 5 %; Zn – 0,01 %; Cu – 0,01 %; Mn – 0,1 %; Mo – 0,001 %; B – 0,01 %.

Для исследования содержания фотосинтетических пигментов брали пробы из пятого листа ($n=5$). Содержание хлорофилла (хл) *a* и *b* и каротиноидов (кар) определяли с помощью спектрофотометра СФ-2000 («Спектр»,

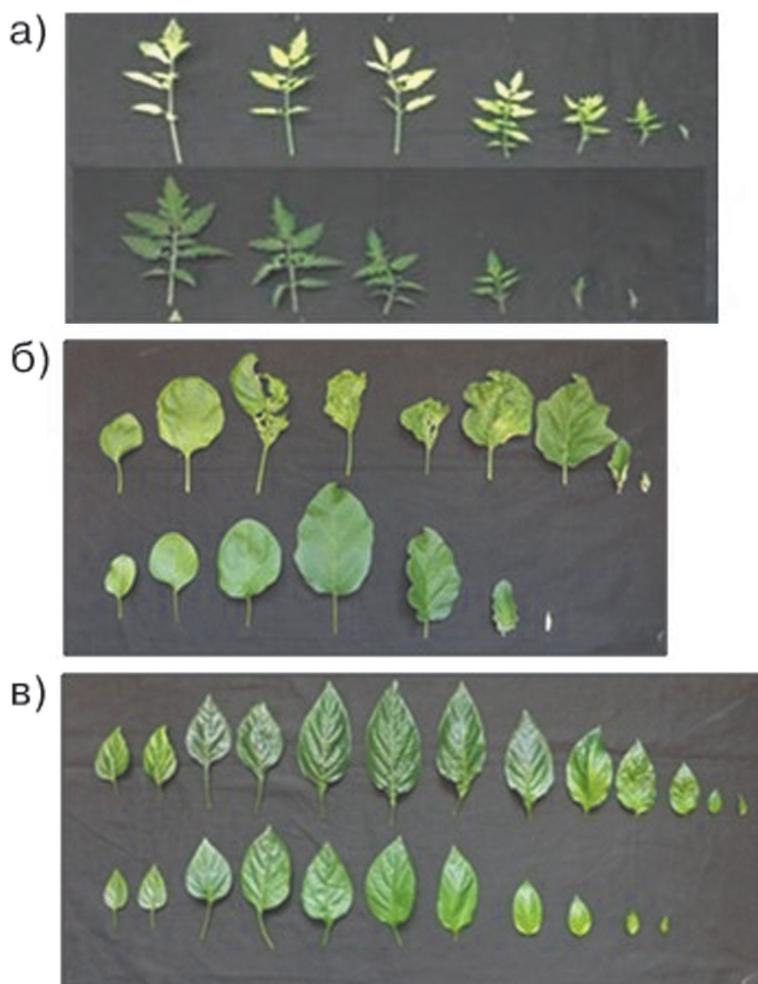


Рис. 1. Внешний вид листьев томата (а), баклажана (б) и перца (в), выращенных при 16-часовом фотопериоде (нижние ряды) и 24-часовом фотопериоде (верхние ряды)

Содержание фотосинтетических пигментов и показатели флуоресценции хлорофилла у растений томата, баклажана и перца, выращенных в условиях разных фотопериодов

Показатель	<i>Solanum lycopersicum</i>		<i>Solanum melongena</i>		<i>Capsicum annum</i>	
	фотопериод		фотопериод		фотопериод	
	16 ч	24 ч	16 ч	24 ч	16 ч	24 ч
Содержание хл <i>a+b</i> , мг/г сух веса	16,4 ± 0,4	8,1 ± 3,1	15,0 ± 0,9	12,6 ± 0,7	18,9 ± 1,1	23,8 ± 1,2
Содержание хл <i>a+b</i> , усл. ед. SPAD	40 ± 1	18 ± 7	41 ± 1	36 ± 3	46 ± 4	52 ± 3
Отношение хл <i>a/b</i>	2,4 ± 0,1	3,3 ± 0,1	2,7 ± 0,1	3,0 ± 0,1	2,4 ± 0,1	2,5 ± 0,1
Содержание кар, мг/г сух веса	1,7 ± 0,1	1,8 ± 0,4	1,8 ± 0,1	1,5 ± 0,2	4,2 ± 0,1	6,8 ± 0,2
Отношение хл/кар	9,6 ± 0,2	4,5 ± 0,3	8,3 ± 0,1	8,6 ± 0,5	4,5 ± 0,2	3,5 ± 0,2
ССК, %	64 ± 1	52 ± 2	59 ± 1	56 ± 1	47 ± 1	34 ± 3
Повреждения листьев	нет	хлороз	нет	хлороз, некроз	нет	деформация
F_v/F_m	0,818 ± 0,005	0,699 ± 0,075	0,814 ± 0,004	0,767 ± 0,025	0,812 ± 0,004	0,798 ± 0,005
Φ	0,726 ± 0,004	0,679 ± 0,021	0,718 ± 0,006	0,634 ± 0,039	0,674 ± 0,018	0,586 ± 0,038

Россия), экстрагируя их 96%-м этиловым спиртом и рассчитывая по известным формулам [Lichtenthaler, 1987]. Общее содержание хлорофилла *a* и *b* определяли также с помощью измерителя уровня хлорофилла SPAD 502 Plus (Konica Minolta, Osaka, Япония) ($n=10$). Содержание хлорофилла в светособирающем комплексе (ССК) оценивали по соотношению хлорофиллов *a* и *b* в ССК [Lichtenthaler, 1987].

Для измерений флуоресценции хлорофилла использовали анализатор фотосинтеза с импульсно-модулированным освещением (MINI-PAM, Walz, Германия). Определяли потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (F_v/F_m) после 20-минутной темновой адаптации листьев и реальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (Φ) у листьев ($n=6$), предварительно освещенных в течение не менее 20 мин (155 мкмоль/(м²·с) ФАР).

Весь опыт повторяли дважды. В таблице представлены средние значения и их стандартные ошибки. Разницу между средними значениями считали значимой при $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение

Полученные результаты показывают, что круглосуточное освещение приводит к значительному снижению содержания хлорофиллов *a* и *b* и развитию сильного межжилкового хлороза в листьях томата (табл.; рис. 1, 2). У листьев баклажана наряду с хлоротичными участками наблюдался некроз, но снижение содержания хлорофилла было не таким значительным, как у томата. Возможно, это связано с тем, что в пробы для анализа содержания пигментов некротичные участки листьев не брали, а хлороз был не таким сильным, как у томата.

Известно, что содержание пигментов в зеленых (неповрежденных) участках листа может компенсировать потери хлорофилла в хлоротичных участках [Globig et al., 1997], что, по-видимому, и имело место в листьях баклажана. У перца снижение содержания хлорофилла в условиях круглосуточного освещения не наблюдалось, наоборот, отмечено даже некоторое его увеличение (табл.), однако листья имели деформации в виде морщинистости (рис. 1, 2). Отметим, что в условиях круглосуточного освещения у растений томата и баклажана происходило увеличение соотношения хлорофиллов *a/b* (табл.). При этом у всех трех видов доля хлорофилла в ССК была меньше в условиях 24-часового фотопериода (табл.).

Как известно, изменения в пигментном комплексе (уменьшение содержания хлорофилла, увеличение соотношения хлорофиллов *a/b*, редукция ССК), наблюдавшиеся при круглосуточном освещении, способны снижать поглощение света фотосинтетическим аппаратом, и они характерны для C_3 -видов при адаптации к высокой освещенности [Björkman, Holmgren, 1963]. В наших опытах эти изменения, по-видимому, служили одним из способов защиты от избыточного поступления световой энергии. Учитывая, что величина суточного интеграла радиации в условиях фотопериода 24 ч составляла 12,96 моль/(м²·с), что ниже уровня, рекомендуемого для коммерческого выращивания томата, баклажана и перца, – 20–30 моль/(м²·с) [Мое et al., 2006], логично полагать, что дегградация хлорофилла в данном случае является реакцией на длительный фотопериод, а не на суточный интеграл радиации.

Помимо изменений в пигментном комплексе у всех трех видов круглосуточное освещение

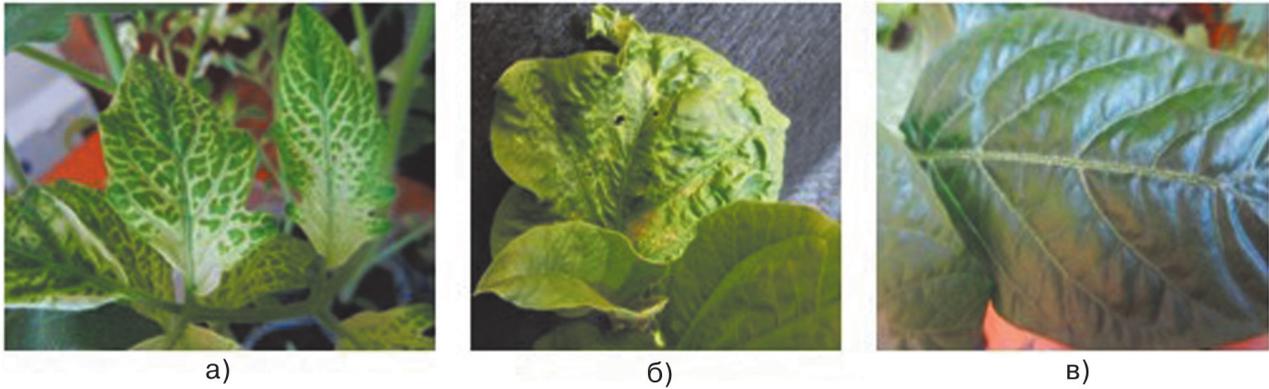


Рис. 2. Симптомы светового повреждения листьев томата (хлороз) (а), баклажана (некроз) (б) и сладкого перца (морщинистость) (в), выращенных в условиях круглосуточного освещения

привело к снижению значений потенциального (F_v/F_m) и реального (Φ) квантового выхода фотохимической активности ФС II. У томата и баклажана снижение значений F_v/F_m свидетельствует о значимых нарушениях в работе ФСА (фотоингибировании) [Lichtenthaler et al., 2005]. У перца величина F_v/F_m хотя и была ниже, чем в варианте с фотопериодом 16 ч, но находилась в пределах значений, соответствующих нормальной работе ФСА. Вопрос о том, является ли фотоингибирование стресс-реакцией или это защитно-приспособительная реакция, направленная на согласование световых реакций фотосинтеза со сложной и разветвленной последовательностью биохимических реакций, происходящих в темновой фазе фотосинтеза, остается пока дискуссионным [Osmond, Forster, 2006].

Отметим, что в отличие от томата и баклажана у перца при круглосуточном освещении наблюдалось снижение соотношения зеленых и желтых пигментов вследствие относительно более высокого содержания каротиноидов в фонде фотосинтетических пигментов (табл.). Даже в условиях фотопериода 16 ч содержание в листьях перца каротиноидов было выше более чем в два раза по сравнению с томатом и баклажаном. По-видимому, благодаря их фотопротекторным свойствам [Demmig-Adams, Adams, 1992; Demers, Gosselin, 2002] ФСА перца является более защищенным от негативного влияния длительного поступления световой энергии.

В противоположность обычному фотопериоду, включающему чередование дня и ночи, круглосуточное освещение обеспечивает непрерывное поступление световой энергии для фотосинтеза, постоянное фотоокислительное воздействие, сигнальное воздействие на фоторецепторы и несоответствие между частотой внутренних (циркадных) биоритмов и внешним циклом свет/темнота (циркадная асинхрония) [Velez-Ramirez et al., 2011]. Влияние каждого из

этих компонентов изучалось в ряде экспериментальных работ. Так, гипераккумуляция крахмала, являющаяся результатом непрерывно идущего фотосинтеза, долго рассматривалась как потенциальный триггер фотоповреждений листьев [Arthur et al., 1930; Dorais et al., 1996; Demers et al., 1998; Velez-Ramirez et al., 2011]. Изучение фотоингибирования и адаптации ФС I и ФС II растений томата в условиях круглосуточного освещения [Dorais et al., 1995] привело к выводу, что меньшая эффективность в получении преимуществ от длинных фотопериодов у томата по сравнению с перцем связана не с более низкой активностью фотосистем в результате их фотоингибирования, а скорее с нарушениями донорно-акцепторных отношений, которые в свою очередь обуславливают развитие хлороза листьев, что также подтверждается и исследованиями на культурном и диком томате [Nague et al., 2015]. Добавление дальнего красного света при круглосуточном освещении растений уменьшало степень повреждения листьев [Globig et al., 1997], предполагая вероятное участие в этих процессах фитохромной системы. В нескольких работах изучалась и роль циркадной асинхронии в развитии фотоповреждений листьев [Hillman, 1956; Velez-Ramirez et al., 2011]. Но поскольку влияние всех четырех компонентов круглосуточного освещения на растения происходит одновременно, сделать определенный вывод, какой из них отвечает за повреждения листьев, затруднительно. Возможно, фотоповреждения индуцируются всеми указанными компонентами, действующими в комбинации [Velez-Ramirez et al., 2011]. Высказано также предположение, что фотоповреждение листьев при круглосуточном освещении является результатом несбалансированного возбуждения ФС I и ФС II [Velez-Ramirez et al., 2014].

Наконец, еще одной возможной причиной депигментации растений в условиях

неблагоприятного светового режима, по аналогии с тем, как это имеет место в ситуации с супрессированной хлорофиллдефектностью [Олимпиаенко и др., 1982], может быть, как мы предполагаем, наличие у некоторых видов (эко-типов, генотипов) светочувствительного мутантного гена(ов), который в обычных условиях не проявляет себя, так как находится в супрессированном состоянии, а мутантные растения при этом фенотипически не отличаются от обычных (растений дикого типа) и вследствие этого скрыты от действия естественного отбора. Избыточное (в частности, круглосуточное) освещение вызывает у таких растений инактивацию белка-супрессора, контролируемого геном-супрессором, и, соответственно, дерепрессию мутантного гена(ов). Лишенный «прикрытия» мутантный ген(ы) реализует себя через нарушение одного из звеньев в цепи биосинтеза хлорофилла, и, как следствие, происходит депигментация (хлороз) листьев. Таким образом, хлороз и, возможно, некроз, наблюдаемые в условиях круглосуточного освещения у чувствительных к избыточному свету видов растений (эко-типов, генотипов), могут быть проявлением супрессированной светозависимой хлорофиллдефектности.

В целом можно заключить, что независимо от того, какой из приведенных выше механизмов лежит в основе негативного влияния круглосуточного освещения на пигментный комплекс и работу ФСА, очень важно знать и учитывать особенности реакции разных видов (сортов) растений на досветку, с тем чтобы данный прием приводил к желаемому, а не к обратному эффекту.

Работа выполнена с использованием оборудования Центра коллективного пользования научным оборудованием Института биологии КарНЦ РАН при финансовой поддержке из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (№ темы 0221-2014-0032).

Литература

Arthur J. M. Plant growth in continuous illumination // Biological effects of radiation / Ed. B. M. Duggar. Ney-York: McGraw-Hill Book Co, 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.

Björkman O., Holmgren P. Adaptability of the Photosynthetic Apparatus to Light Intensity in Ecotypes from Exposed and Shaded Habitats // Physiol. Plant. 1963. Vol. 16. P. 889–914. doi: 10.1111/j.1399-3054.1963.tb08366.x

Cushman K. E., Tibbitts T. W., Sharkey T. D., Wise R. R. Constant-light injury of tomato: Temporal and spatial patterns of carbon dioxide assimilation, starch content, chloroplast integrity, and necrotic lesions // J. Am. Soc. Hortic. Sci. 1995. Vol. 120. P. 1032–1040.

Demers D. A., Dorais M., Wien H. C., Gosselin A. Effects of supplemental light duration on greenhouse tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plants and fruit yields // Sci. Hort. 1998. Vol. 74. P. 295–306. doi: 10.1016/S0304-4238(98) 00097-1

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

Demmig-Adams B., Adams W. W. III. Photoprotection and Other Responses of Plants to High Light Stress // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1992. Vol. 43. P. 599–626. doi: 10.1146/annurev.pp.43.060192.003123

Dorais M., Carpentier R., Yelle S., Gosselin A. Adaptability of tomato and pepper leaves to changes in photoperiod: Effects on the composition and function of the thylakoid membrane // Physiol. Plant. 1995. Vol. 94. P. 692–700. doi: 10.1111/j.1399-3054.1995.tb00986.x

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

Dorais M., Yelle S., Gosselin A. Influence of extended photoperiod on photosynthate partitioning and export in tomato and pepper plants // New Zealand J. Crop Hortic. Sci. 1996. Vol. 24. P. 29–37. doi: 10.1080/01140671.1996.9513932

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. 2015. Vol. 6. P. 522–532. doi: 10.3389/fpls.2015.00522

Hillman W. S. Injury of tomato plants by continuous light and unfavorable photoperiodic cycles // Am. J. Bot. 1956. Vol. 43. P. 89–96. doi: 10.2307/2438816

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.

Lichtenthaler N. K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in enzymology / Eds. S. P. Colowick, N. O. Kaplan. San Diego: Acad. Press, 1987. Vol. 148. P. 350–382. doi: 10.1016/0076-6879(87) 48036-1

Lichtenthaler H., Buschmann C., Knapp M. How to correctly determine chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio R_{Fd} of leaves with the PAM fluorometer // Photosynthetica. 2005. Vol. 43. P. 379–393. doi: 10.1007/s11099-005-0062-6

Long S. P., Humphries S., Falkowski P. G. Photoinhibition of Photosynthesis in Nature // Annu. Rev. Plant

Physiol. Plant Mol. Biol. 1994. Vol. 45. P. 633–662. doi: 10.1146/annurev.pp.45.060194.003221

Moe R., Grimstad S., Gislørød H. R. The use of artificial light in year round production of greenhouse crops in Norway // *Acta Hort.* 2006. Vol. 711. P. 35–42. doi: 10.17660/ActaHortic.2006.711.2

Murage E., Watashiro N., Masuda M. Leaf chlorosis and carbon metabolism of eggplant in response to continuous light and carbon dioxide // *Sci. Hort.* 1996. Vol. 67. P. 27–37. doi: 10.1016/S0304-4238(96)00930-2

Nilwik H. J. M. Growth analysis of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) 2. Interacting effects of irradiance, temperature and plant age in controlled conditions // *Ann. Bot.* 1981. Vol. 48. P. 136–145.

Osmond B., Forster B. Photoinhibition: Then and Now. In: Photoprotection, Photoinhibition, Gene Regulation, and Environment / Eds. B. Demmig-Adams, W. W. III Adams, A. K. Mattoo. Dordrecht: Springer-Verlag, 2006. P. 11–22.

Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Shibaeva T. G. Plants under Continuous Light: a Review // *Plant Stress.* 2010. Vol. 4, no. 1. P. 5–17.

Velez-Ramirez A. I., van Ieperen W., Vreugdenhil D., Millenaar F. F. Plants under Continuous Light // *Trends in Plant Science.* 2011. Vol. 16, no. 6. 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 // *Nature Communications.* 2014. Vol. 5. P. 4549. doi: 10.1038/ncomms5549

Wolff S. A., Langerud A. Fruit Yield, Starch Content and Leaf Chlorosis in Cucumber Exposed to Continuous Lighting // *Europ. J. Hort. Sci.* 2006. Vol. 71. P. 259–261.

Поступила в редакцию 20.09.2016

References

Arthur J. M. Plant growth in continuous illumination. In: Biological effects of radiation. Ed. B. M. Duggar. New York: McGraw-Hill Book Co, 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.

Björkman O., Holmgren P. Adaptability of the Photosynthetic Apparatus to Light Intensity in Ecotypes from Exposed and Shaded Habitats. *Physiol. Plant.* 1963. Vol. 16. P. 889–914. doi: 10.1111/j.1399-3054.1963.tb08366.x

Cushman K. E., Tibbitts T. W., Sharkey T. D., Wise R. R. Constant-light injury of tomato: Temporal and spatial patterns of carbon dioxide assimilation, starch content, chloroplast integrity, and necrotic lesions. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 1995. Vol. 120. P. 1032–1040.

Demers D. A., Dorais M., Wien H. C., Gosselin A. Effects of supplemental light duration on greenhouse tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plants and fruit yields. *Sci. Hort.* 1998. Vol. 74. P. 295–306. doi: 10.1016/S0304-4238(98)00097-1

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

Demmig-Adams B., Adams W. W. III. Photoprotection and Other Responses of Plants to High Light Stress. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1992. Vol. 43. P. 599–626. doi: 10.1146/annurev.pp.43.060192.003123

Dorais M., Carpentier R., Yelle S., Gosselin A. Adaptability of tomato and pepper leaves to changes in photoperiod: Effects on the composition and function of the thylakoid membrane. *Physiol. Plant.* 1995. Vol. 94. P. 692–700. doi: 10.1111/j.1399-3054.1995.tb00986.x

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

Dorais M., Yelle S., Gosselin A. Influence of extended photoperiod on photosynthate partitioning and export in tomato and pepper plants. *New Zealand J. Crop Hort. Sci.* 1996. Vol. 24. P. 29–37. doi: 10.1080/01140671.1996.9513932

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.* 2015. Vol. 6. P. 522–532. doi: 10.3389/fpls.2015.00522

Hillman W. S. Injury of tomato plants by continuous light and unfavorable photoperiodic cycles. *Am. J. Bot.* 1956. Vol. 43. P. 89–96. doi: 10.2307/2438816

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.

Lichtenthaler N. K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes. In: Methods in enzymology. Eds. S. P. Colowick, N. O. Kaplan. San Diego: Acad. Press, 1987. Vol. 148. P. 350–382. doi: 10.1016/0076-6879(87)48036-1

Lichtenthaler H., Buschmann C., Knapp M. How to correctly determine chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio R_{Fd} of leaves with the PAM fluorometer. *Photosynthetica.* 2005. Vol. 43. P. 379–393. doi: 10.1007/s11099-005-0062-6

Long S. P., Humphries S., Falkowski P. G. Photoinhibition of Photosynthesis in Nature. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1994. Vol. 45. P. 633–662. doi: 10.1146/annurev.pp.45.060194.003221

Moe R., Grimstad S., Gislørød H. R. The use of artificial light in year round production of greenhouse crops in Norway. *Acta Hort.* 2006. Vol. 711. P. 35–42. doi: 10.17660/ActaHortic.2006.711.2

Murage E., Watashiro N., Masuda M. Leaf chlorosis and carbon metabolism of eggplant in response to continuous light and carbon dioxide. *Sci. Hort.* 1996. Vol. 67. P. 27–37. doi: 10.1016/s0304-4238(96)00930-2

Nilwik H. J. M. Growth analysis of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) 2. Interacting effects of irradiance, temperature and plant age in controlled conditions. *Ann. Bot.* 1981. Vol. 48. P. 136–145.

Osmond B., Forster B. Photoinhibition: Then and Now. In: Photoprotection, Photoinhibition, Gene Regulation, and Environment. Eds. B. Demmig-Adams, W. W. III Adams, A. K. Mattoo. Dordrecht: Springer-Verlag, 2006. P. 11–22.

Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Shibaeva T. G. Plants under Continuous Light: a Review. *Plant Stress.* 2010. Vol. 4, no. 1. P. 5–17.

Velez-Ramirez A. I., van Ieperen W., Vreugdenhil D., Millenaar F. F. Plants under Continuous Light. *Trends in Plant Science.* 2011. Vol. 16, no. 6. 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. *Nature Communications.* 2014. Vol. 5. P. 45–49. doi: 10.1038/ncomms5549

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.

Received September 30, 2016

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Шibaева Татьяна Геннадиевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: shibaeva@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706, +79214611116

Титов Александр Федорович

главный научный сотрудник отдела комплексных
научных исследований КарНЦ РАН, руководитель лаб.
экологической физиологии растений, чл.-корр. РАН,
д. б. н., проф.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: titov@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Shibaeva, Tatyana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: shibaeva@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706, +79214611116

Titov, Alexander

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: titov@krc.karelia.ru