

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ – ОБОСОБЛЕННОЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЕ ФЕДЕРАЛЬНОГО  
ГОСУДАРСТВЕННОГО БЮДЖЕТНОГО УЧРЕЖДЕНИЯ НАУКИ  
ФЕДЕРАЛЬНОГО ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ЦЕНТРА  
«КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК»

*На правах рукописи*

Рубаева Александра Александровна

## НАУЧНЫЙ ДОКЛАД

об основных результатах научно - квалификационной работы (диссертации)

на тему: ОСОБЕННОСТИ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ  
НА КРУГЛОСУТОЧНОЕ ОСВЕЩЕНИЕ В УСЛОВИЯХ  
ЕСТЕСТВЕННОЙ И ИСКУССТВЕННОЙ СРЕДЫ

подготовленной в соответствии с требованиями  
Федерального государственного образовательного стандарта  
высшего образования по направлению 06.06.01. Биологические науки  
(уровень подготовки кадров высшей квалификации)

Научный руководитель:  
доктор биологических наук  
Шибарева Татьяна Геннадиевна

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность проблемы.** Вопросы адаптации живых организмов к условиям круглосуточного освещения (КО) в местах естественного произрастания и в искусственных условиях выращивания давно привлекают внимание исследователей. Так, например, в середине прошлого столетия они активно изучались в рамках интродукционных исследований в Субарктике (в Полярно-Альпийском ботаническом саду-институте Кольского НЦ РАН). Работы проводились с целью изучения феноменологии и механизмов адаптации растений к экстремальным условиям высоких широт, включая особый световой режим (полярный день). У ряда видов был обнаружен эффект стимуляции жизнедеятельности растений в условиях КО, усиление репродуктивного потенциала и замедление процессов старения.

Новый виток интереса к этим вопросам возник в 2000-х годах, когда КО стал использоваться в технологиях выращивания растений в условиях защищенного грунта и в закрытых системах. Фабрики растений с искусственным освещением (*PFAL* от англ. *plant factories with artificial lighting*) стали одной из важных новаций последних десятилетий в сельском хозяйстве. Они представляют собой закрытые системы с современными промышленными технологиями для круглогодичного производства продукции различных сельскохозяйственных культур. В этом случае все основные факторы окружающей среды достаточно точно и надежно контролируются, избегая ограничений, связанных с колебаниями факторов внешней среды, характерными для естественных условий. Поэтому производство продуктов питания на фабриках растений, не ограниченное географическими факторами, сезонными изменениями и доступными для посева и выращивания площадями, позволяет получать зеленую продукцию в течение всего года, улучшать качество питания людей и повышать продовольственную безопасность конкретных стран и регионов. Крайне важно и то, что выращивание растений на фабриках растений с искусственным освещением является экологически чистой формой производства.

При возможности контролировать и управлять основными факторами внешней среды на «фабриках растений», наиболее перспективными в плане повышения энергоэффективности производства считаются манипуляции со световым фактором, т.к. именно с ним связаны основные затраты на энергопотребление, которые составляют до 70% всех затрат на производство. В основе технологий управления ростом и развитием растений может лежать оптимальное распределение интеграла дневного освещения («суммарного освещения») в суточном цикле. Использование длинных фотопериодов, включая КО, с относительно низкой плотностью потока фотонов, также является одним из

возможных способов снижения первоначальных и операционных затрат на освещение и охлаждение в закрытых системах. Важно то, что у ряда устойчивых видов растений, действие КО положительно сказывается на фотосинтетической продуктивности и урожае. В то же время имеются виды, у которых КО вызывает повреждение листьев с последующим снижением фотосинтетической активности и продуктивности. Механизмы, участвующие в реакциях растений на КО и механизмы повреждения светочувствительных растений при их выращивании в условиях КО до конца не раскрыты. Замечено, однако, что реакция на КО может отличаться у растений в местах естественного произрастания и в искусственных условиях выращивания. Так, в природных условиях, в частности, в условиях длинного полярного дня в Арктике и Субарктике, растения ежегодно на протяжении жизни испытывают в течение трех месяцев продолжительное (вплоть до круглосуточного) воздействие света, не подвергаясь при этом сколько-нибудь заметным фотоповреждениям. Следует иметь в виду, что использование искусственного освещения создает особые световые условия, которые обычно сильно отличаются от естественного освещения растений в природе. В естественных условиях растения испытывают суточные изменения освещенности и спектрального состава света, и переход между светом и темнотой на восходе и закате Солнца происходит более или менее постепенно. В противоположность, в экспериментах, проводимых в камерах искусственного климата и на «фабриках растений» растения обычно подвергаются в течение дня освещению с одинаковой постоянной интенсивностью и постоянным спектральным составом, а переход между днем и ночью происходит, как правило, одномоментно. Тем не менее, климатические камеры дают определённые преимущества, позволяя проводить хорошо воспроизводимые эксперименты и исследовать реакцию растений на какой-то один интересующий нас фактор (например, продолжительность дня).

Учитывая, что основным фактором, ограничивающим рентабельность производства на «фабриках растений», является высокое энергопотребление, поиск решений, позволяющих снижать затраты на электроэнергию и тем самым повышать общую энергоэффективность производства, является крайне актуальным.

**Цель и задачи исследования.** Цель работы состояла в изучении физиолого-биохимических реакций растений на круглосуточное освещение в условиях естественной среды и в факторостатных условиях климатических камер с использованием искусственных источников света с разным спектральным составом.

Для достижения насеченной цели были поставлены следующие задачи:

1) провести сравнительное изучение реакции растений на КО в местах естественного произрастания и в факторостатных условиях климатических камер и

ответить на следующие вопросы: а) как КО влияет на физиолого-биохимические реакции растений; б) зависит ли реакция растений на КО от источника света (естественный или искусственный) и других факторов окружающей среды; в) различаются ли реакции на КО у аборигенных и интродуцированных в Субарктику видов растений и если различия существуют, то с какими физиолого-биохимическими особенностями они связаны.

2) изучить зависимость физиолого-биохимических реакций растений на КО от интеграла дневного освещения;

3) провести сравнительное изучение физиолого-биохимических реакций растений на КО при освещении искусственными источниками света (флуоресцентными и светодиодными) с разным спектральным составом;

4) изучить возможность использования КО для повышения урожайности, пищевой ценности и биобезопасности растений.

**Научная новизна.** На примере 9 видов растений из 4 семейств (*Geraniaceae, Lamiaceae, Polygonaceae, Rosaceae*) показано, что в отличие от природных условий, характерных для Субарктики в период активной вегетации (июнь-июль), КО растений в искусственных условиях вызывает у них целый спектр физиолого-биохимических изменений, направленных на защиту и адаптацию к избыточному освещению. Установлено, что у растений отсутствуют механизмы специфической устойчивости к КО, а защитные реакции в этом случае носят неспецифический характер и инициируются в результате слабо развивающегося фотоокислительного стресса.

Показано, что выращивание микрозелени сем. *Amaranthaceae, Brassicaceae* и *Fabaceae* в условиях КО приводит к развитию у растений умеренного окислительного стресса, что повышает у них содержание веществ с антиоксидантными свойствами и активность ферментов антиоксидантной системы, что в свою очередь увеличивает пищевую ценность микрозелени, которая рекомендуется в качестве функционального продукта («functional food») для здорового питания. Кроме того, выращивание микрозелени в режиме КО приводит к снижению содержания нитратов, что повышает биобезопасность продукции. Установлено также, что повышение пищевой ценности и биобезопасности микрозелени (обусловленной снижением содержания нитратов) возможно при применении КО в течение только нескольких (2-3) дней в конце продукционного периода (непосредственно перед сбором урожая).

**Практическая значимость работы.** Показано, что выращивание растений в режиме КО является экономически эффективным способом производства микрозелени с повышенной пищевой ценностью и биобезопасностью (за счет снижения содержания нитратов). Применение КО в качестве предуборочной обработки растений позволяет

снижать энергозатраты на 21-41% (в зависимости от основного фотопериода во время продукционного цикла и продолжительности применения КО в его конце) и, соответственно, повышает рентабельность производства микрозелени. Эти результаты могут служить основой для разработки технологии высокоэффективной светокультуры для управления ростом и развитием растений за счет оптимального распределения интеграла дневного освещения («суммарного освещения») в суточном цикле.

Полученные автором результаты могут быть использованы при чтении курсов лекций и спецкурсов по физиологии, экологии растений и растениеводству в рамках учебных программ факультетов биологического и сельскохозяйственного профиля соответствующих учебных заведений.

Получено свидетельство о государственной регистрации трех баз данных: «Влияние круглосуточного освещения на пигментный комплекс растений», «Показатели газообмена и водного режима растений при круглосуточном освещении», «Влияние фотопериода и качества света на функциональные характеристики микрозелени» (№ 202622913, 16.11.22 г.), «Влияние длинных свето-темновых циклов на рост, фотосинтетическую активность и антиоксидантный статус растений (*Solanum melongena* L., *Capsicum annuum* L., *Solanum lycopersicum* L., *Brassica oleraceae* L. var. *botrytis* L., *Cucumis sativus* L.)» (№ 2023624578, 28.11.2023), «Продуктивность и пищевая ценность микрозелени семейства Brassicaceae в условиях аномальных свето-темновых циклов» (№ 2024625985, 27.11.2024).

#### **Основные положения, выносимые на защиту.**

1. В искусственных условиях выращивания растений в режиме КО (при постоянных значениях температуры, влажности и освещенности), в отличие от естественной среды, у растений наблюдается целый спектр физиолого-биохимических изменений, направленных на защиту и адаптацию к избыточному освещению. Защитные реакции в этом случае носят неспецифический характер и инициируются в результате слабо развивающегося фотоокислительного стресса.

2. При выращивании растений в режиме КО в результате развития умеренного окислительного стресса у них увеличивается содержание низкомолекулярных веществ, обладающих антиоксидантными свойствами (антоцианы, флавоноиды, каротинноиды, пролин) и усиливается активность ферментов антиоксидантной системы, что в целом повышает пищевую ценность листовых культур. Одновременно с этим под влиянием КО снижается содержание нитратов в растениях, что повышает их биобезопасность.

3. Повышение пищевой ценности и биобезопасности листовых культур возможно при применении КО в течение нескольких (2-3) дней в конце продукционного периода (непосредственно перед сбором урожая).

**Личное участие автора.** Автор лично участвовал в планировании и проведении экспериментальной работы, в статистической обработке, анализе, обобщении и интерпретации полученных данных, а также в написании статей, опубликованных по результатам работы и представлении результатов на научных конференциях. Научно-квалификационная работа написана автором самостоятельно.

**Публикации.** По материалам научно-квалификационной работы опубликовано 19 статей, из них 10 работ в рецензируемых журналах, входящих в перечень изданий, рекомендованных ВАК (Web of Science и Scopus).

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Объекты исследования:** а) виды аборигенной флоры Субарктики – герань лесная (*Geranium sylvaticum* L.); гравилат речной (*Geum rivale* L.); лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta* (L.) Raeusch.); б) интродуцированные в Субарктику виды тех же родов – герань гималайская (*Geranium himalayense* Klotzsch); гравилат коралловый (*Geum coccineum* Sibth. & Sm.); лапчатка темно-кровавая (*Potentilla atrosanguinea* Loddiges ex D. Don.); в) микрозелень амаранта овощного (*Amaranthus hypochondriacus* L.); брокколи (*Brassica oleracea* var. *italica* Plenck) сорт Фортуна; горох посевной (*Lathyrus oleraceus* Lam.), сорт Мадрас; мизуна (*Brassica rapa* ssp. *nipposinica* (L. H. Bailey) Hanelt), сорт Изумрудный узор; рапини (*Brassica rapa* L. subsp. *sylvestris* L. Janch. var. *esculenta* Hort.), редис (*Raphanus sativus* var. *radicula* Pers.); рукола (индау) культурная (*Eruca vesicaria* ssp. *sativa* (Mill.) Thell.), сорт Диковина.

**Условия проведения опытов:** Для изучения реакции растений на КО в естественных условиях Субарктики (на территории Полярно-альпийского ботанического сада КНЦ РАН) в период белых ночей и полярного дня (май-июль) и в факторостатных условиях (в климатических камерах) сравнивали три пары видов (аборигены и интродуценты) одного рода: лапчатка прямостоячая и темно-кровавая; герань лесная и гималайская; гравилат речной и коралловый. В естественной среде в ПАБСИ КНЦ РАН (г. Кировск, Мурманская обл. 67°38' с. ш.) измерения физиолого-биохимических показателей проводили в пик полярного дня (в конце июня), когда растения были освещены круглосуточно, и после окончания периода белых ночей (во второй декаде августа), когда длина светового дня составляла около 17 ч. Для изучения растений в факторостатных условиях они были пересажены в контейнеры и адаптированы в климатических камерах Vöth (Германия), в течение месяца при фотопериоде 16 ч, освещенности 200 мкмоль/(м<sup>2</sup>с), температуре 23°C, влажности воздуха 50%. Затем часть растений в течение двух недель выращивали в тех же условиях, но при фотопериоде 24 ч.

Для изучения влияния интенсивности освещения на реакцию растений на КО, микрозелень семейства Brassicaceae (брокколи, мизуна, редис и рукола) на 4 сут от посева, подвергали воздействию двум режимам освещения светодиодными светильниками (табл. 1). В первой серии опытов с разным интегралом дневного освещения (ИДО) растения выращивали при фотопериодах 16 ч или 24 ч и ФАР 270 мкмоль/(м<sup>2</sup>с), ИДО составлял 15.6 и 23.3 моль/(м<sup>2</sup>сут), соответственно. Во второй серии опытов с одинаковым ИДО растения выращивали при фотопериодах 16 ч или 24 ч при ФАР 270 мкмоль/(м<sup>2</sup>с) и 180 мкмоль/(м<sup>2</sup>с), соответственно. ИДО в обоих вариантах составлял 15.6 моль/(м<sup>2</sup>сут). В

каждом опыте за контроль приняты растения, выращенные при фотопериоде 16 ч. Анализ растений проводили на 12-е сут после посева, в фазе появления первого настоящего листа. Таблица 1. Условия освещения (фотопериод, интенсивность света и интеграл дневного освещения) в опытах с разным и одинаковым ИДО

Серии опытов	Фотопериод, ч	ФАР, мкмоль/(м <sup>2</sup> с)	ИДО, моль/(м <sup>2</sup> сут)
1. С разным ИДО	16 ч	270	15.6
	24 ч	270	23.3
2. С одинаковым ИДО	16 ч	270	15.6
	24 ч	180	15.6

Для изучения влияния спектрального состава света на реакцию растений на КО, микрозелень семейства Brassicaceae (брокколи, мизуна, редис и рукола) выращивали в камерах искусственного климата, освещение обеспечивалось флуоресцентными (FLU) и светодиодными (LED) светильниками. Начиная с 4 суток после посева (фаза полностью раскрытых семядолей) и до срезки, растения подвергались четырем режимам освещения (табл. 2). Освещение растений обеспечивали светодиодными лампами (LED GL V300, Китай). В каждом опыте за контроль приняты растения, выращенные при фотопериоде 16 ч. Анализ растений проводили на 12-е сут после посева, в фазе появления первого настоящего листа.

Таблица 2. Условия освещения (источник света, фотопериод, интенсивность света и интеграл дневного освещения)

Вариант опыта	Источник света	Фотопериод, ч	ФАР, мкмоль/(м <sup>2</sup> с)	ИДО, моль/м <sup>2</sup> сут
FLU-16 ч (контрольный FLU)	FLU	16	270	15.6
LED-16 ч (контрольный LED)	LED	16	270	15.6
FLU-КО	FLU	24	270	23.3
LED-КО	LED	24	270	23.3

Для изучения влияния предуборочной обработки КО на урожайность и его качество: 1) микрозелень семейства Amaranthaceae (амарант), Brassicaceae (брокколи, мизуна, редис, рукола) и Fabaceae (горох посевной) выращивали при фотопериодах 12 ч и 16 ч, а начиная с 9 сут (последние 3 сут опыта) часть растений подвергали воздействию 24 ч фотопериода; 2) микрозелень рапини семейства Brassicaceae выращивали с использованием разных световых режимов. Растения выращивали при ФАР 270 мкмоль/(м<sup>2</sup>с). В каждом опыте за контроль приняты растения, выращенные при

фотопериоде 16 ч. Анализ растений проводили на 12-е сут после посева, в фазе появления первого настоящего листа.

**Методы исследований:** Биометрические измерения растений включали измерение высоты растения, площади листьев, путем сканирования листьев с последующим определением площади с помощью программы AreaS (Автор Пермяков А.Н.), определение количества листьев, сырого и сухого веса листьев, стеблей и корней. Рассчитывали массу листа на единицу площади (LMA, от англ. Leaf mass per area). У микрозелени измеряли длину гипокотыля, длину первого настоящего листа, сырой и сухой вес побегов. Индекс робастности (от англ. robust – крепкий) определяли как отношение произведения сухой массы побега и диаметра гипокотыля, к длине гипокотыля.

Оводненность тканей определяли путем взвешивания растительных образцов до и после высушивания при 105°C до постоянного веса. Процент оводненности рассчитывали на сырой вес листьев.

Суточную динамику устьичной проводимости оценивали, проводя измерения каждые 3 ч в течение 2 суток с помощью порометра Sc-1 (Decagon Devices, США).

Проницаемость мембран оценивали по относительному выходу электролитов (ОВЭ) из тканей листа (Herburn et al., 1986).

Спектрофотометрически опеределяли: содержание фотосинтетических пигментов (хлорофилл *a* и *b*, каротиноидов; Lichtenthaler, Wellburn, 1983; Lichtenthaler, 1987); антоцианов и флавоноидов (Kolupaev et al., 2019), пролина (Bates et al., 1973) содержание малонового диальдегида (МДА; Heath, Packer, 1968); содержание перекиси водорода (Velikova et al., 2000); нитратов (Cataldo, 1975); растворимых углеводов (Колупаев и др., 2015, 2016); активность антиоксидантных ферментов – каталаза (КАТ, КФ 1.11.1.6; Aebi, 1984), супероксиддисмутаза (СОД, КФ 1.15.1.1; Giannopolitis, Ries, 1977), аскорбатпероксидаза (АПО, КФ 1.11.1.11; Nakano, Asada, 1981), гваякол-пероксидаза (ГвПО, КФ 1.11.1.7; Maehly, Chance, 1954). Значения активности КАТ, СОД, АПО и ГвПО выражали в единицах активности (Е) на мг белка. Концентрацию белка определяли по методу Бредфорда (Bradford, 1976).

**Повторности и статистическая обработка результатов:** Биологическая повторность в пределах каждого варианта опыта составляла для разных показателей от 4 до 12 растений, аналитическая повторность 2-5-кратная. Все опыты повторяли не менее двух раз. На рисунках и в таблицах приведены средние значения и их стандартные ошибки. Статистическую обработку данных осуществляли в Microsoft Office Excel 2007 и PAST 4.0. Статистически значимо различающиеся величины каждого показателя (при  $p < 0.05$ ) обозначены разными латинскими буквами.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### Физиолого-биохимические реакции аборигенных и интродуцированных растений на круглосуточное освещение в естественной среде в Субарктике и в условиях контролируемого климата

Исследование реакции растений на естественное и искусственное КО показало, что у растений отсутствуют специфические (специализированные) механизмы устойчивости к КО, а защитные реакции в этом случае носят неспецифический характер и обусловлены развитием фотоокислительного стресса. При постоянстве параметров внешней среды искусственное КО вызывает фотоповреждение листьев вследствие окислительного стресса, основной причиной которого, по нашему мнению, является циркадная асинхрония, т. е. несоответствие между внутренними (эндогенными) ритмами организма и внешними свето-темновыми циклами. В природе, в отличие от факторостатных условий, эндогенные ритмы в период действия КО поддерживаются благодаря суточным колебаниям других факторов среды (интенсивности света, температуры и влажности), которые, очевидно, также могут выступать в роли задатчиков ритма. Среди возможных неспецифических защитных механизмов растения для нейтрализации избыточно возникающих под влиянием света АФК используют флавоноиды. При этом у местных субарктических растений их роль в механизме фотозащиты очевидно выше, чем у интродуцентов.

*Растения в искусственной среде в климатических камерах.* У растений, выращенных в условиях КО в климатических камерах потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II ( $F_v/F_m$ ) был ниже, по сравнению с растениями, выращенными при 16 ч фотопериоде. Значения  $F_v/F_m$  при КО варьировали от 0.691 до 0.806. Величина LMA была существенно выше у растений при КО (на 7-53% у аборигенных видов и на 52-66% у интродуцентов) по сравнению с 16 ч фотопериодом. Общее содержание хлорофилла *a* и *b* было снижено у растений в условиях КО: на 9-38% у растений-аборигенов и на 19-53% у интродуцентов. КО не оказало достоверного влияния на содержание каротиноидов у растений-аборигенов, но их содержание снизилось у таких растений-интродуцентов, как *Geum coccineum* и *Potentilla atrosanguinea*. Соотношение хлорофилла *a/b* увеличилось в условиях КО, а соотношение хлорофилла и каротиноидов снизилось в листьях растений, хотя не все различия были статистически достоверными. Доля хлорофилла в светособирающем комплексе (ССК) была в условиях КО у *Geranium sylvaticum*, *Geum rivale* и *Potentilla atrosanguinea* выше, по сравнению с 16 ч фотопериодом. У всех растений, выращенных в условиях КО, содержание перекиси

водорода было больше, чем при 16 ч фотопериоде: на 39-138% у растений-аборигенов и на 37-68% у интродуцентов. У этих растений интенсивность перекисного окисления липидов также была выше: содержание МДА увеличилось на 27-93% у растений-аборигенов и на 45-88% у интродуцентов. Кроме того, они имели более высокое содержание флавоноидов и антоцианов. Так, у аборигенных видов растений и интродуцентов содержание флавоноидов было на 27-83% и 5-56% выше, соответственно. Содержание антоцианов сильно варьировало в зависимости от вида. В условиях КО оно увеличивалось на 18% у *Potentilla erecta*, в 5.3 раза у *Geranium sylvaticum* и в 8 раз у *Potentilla atrosanguinea*. Анализ суточной динамики  $g_s$  показал, что через две недели в условиях КО (при постоянной температуре и влажности воздуха) амплитуда изменений данного показателя уменьшалась в 2.6-6 раз по сравнению с таковой при 16 ч фотопериоде. Максимальные и минимальные значения  $g_s$  в суточном цикле представлены в таблице 12. У всех видов КО приводил к постепенному сглаживанию синусоидального ритма изменения  $g_s$  в течение суток, то есть происходило явное затухание ритма.

***Растения в естественной среде в Субарктике.*** Растения в условиях длинного полярного дня не имели видимых признаков фотоповреждения листьев. Однако позже, в августе, когда дни стали короче, у растений были зафиксированы повреждения листьев, связанные со старением, которые были очень схожи с теми, что наблюдались у растений в условиях КО в климатических камерах. Во время длинного полярного дня значения  $F_v/F_m$  были либо сопоставимы, либо несколько ниже по сравнению с 16 ч фотопериодом. При этом самое низкое зафиксированное значение  $F_v/F_m$  составляло 0.794 (у интродуцента *Geum saccineum*), что означает, что повреждение реакционных центров в ФС II и фотоингибирование не происходило ни у аборигенных видов, ни у интродуцентов. При этом значения LMA в условиях КО было выше на 7-52% у аборигенных видов и на 12-56% у интродуцентов по сравнению с 16 ч фотопериодом. Снижение содержания хлорофилла в разной степени было отмечено у всех растений в условиях длинного полярного дня, хотя наиболее выраженное снижение наблюдалось у интродуцентов. Вызванное КО увеличение соотношения хлорофиллов  $a/b$ , а также снижение доли хлорофилла в ССК было зарегистрировано у всех видов растений. Содержание каротиноидов было снижено в условиях длинного полярного дня на 15-26% у аборигенных видов и на 40-86% у интродуцентов. Соотношение хлорофилла и каротиноидов в условиях КО в пик полярного дня (в конце июня) не менялось у аборигенных растений, но значительно снижалось у интродуцентов. Все растения в условиях полярного дня имели более высокое содержание перекиси водорода по сравнению с августом (после окончания периода белых ночей). Оно увеличилось на 22-

47% у аборигенных видов и на 3-90% у интродуцентов. Содержание МДА увеличилось на 7-22% у растений-аборигенов и на 6-22% у интродуцированных видов. Содержание флавоноидов изменялось в ответ на КО в полярный день, но очень сильно варьировало в зависимости от вида растения. Например, у *Geranium himalayense* оно уменьшилось на 20%, а у *Potentilla erecta* увеличилось на 70% в условиях длинного полярного дня. Анализ суточной динамики  $g_s$  показал, что в природных условиях она не различалась значительно в конце июня (в пик полярного дня) и в августе, а разница между максимальными и минимальными значениями  $g_s$  в суточном цикле в июне была на 2-12% меньше по сравнению с августом. Это означает, что в условиях полярного дня, в отличие от КО в камерах искусственного климата, не происходило значительного изменения амплитуды устьичной проводимости и затухания ритма. Различия между аборигенными и интродуцированными растениями носили скорее видоспецифичный характер, не выявляя какие-то иные закономерности.

Таким образом, результаты исследований показали, что все растения, которые подверглись КО в камерах искусственного климата при постоянных температуре и влажности воздуха, демонстрировали целый спектр реакций, направленных на защиту и адаптацию к избыточному освещению, как это наблюдалось у многих видов сельскохозяйственных растений, подвергавшихся воздействию искусственного КО на фабриках растений с искусственным освещением – PFAL (Matsuda et al., 2016; Naque et al., 2017; Lanoue et al., 2022; Shibaeva et al., 2022). У всех видов в той или иной степени было отмечено уменьшение содержания хлорофилла, увеличение соотношения хлорофилла  $a/b$ , понижение соотношения хлорофилл/каротиноиды и снижение относительного содержания хлорофилла в ССК по сравнению с растениями, выращенными при 16-часовом фотопериоде.

Также, полученные нами результаты показали, что практически все аборигенные растения в условиях КО отличались от растений-интродуцентов значительно большим увеличением содержания флавоноидов (на 30-80%). При этом содержание флавоноидов у растений в конце июня было значительно выше, чем в августе. Флавоноиды представляют собой многочисленную и широко распространенную у растений группу природных фенольных соединений (Yonekura-Sakakibara et al., 2019). Благодаря своим выраженным антиоксидантным свойствам они участвуют в защите растений от окислительного стресса, вызванного неблагоприятными факторами окружающей среды. Поглощая ультрафиолетовое излучение (330-350 нм) и часть видимого спектра (520-560 нм), флавоноиды защищают растительные ткани от избыточной радиации. Таким образом, полученные нами экспериментальные данные указывают на участие флавоноидов в

адаптации растений к КО. По-видимому, их роль в защите фотосинтетического аппарата от фотоповреждения в условиях КО у аборигенных видов растений выше, чем у интродуцентов.

### **Влияние круглосуточного освещения на урожайность, пищевую ценность и содержание нитратов и роль интеграла дневного освещения в реакции растений**

*Рост и продуктивность.* Растения всех видов при выращивании в условиях фотопериодов 16 ч и 24 ч с одинаковой освещенностью (разным ИДО) имели меньшую длину гипокотыля, бóльшую сырую и сухую биомассу побегов, более высокие значения LMA и индекса робастности при КО. В опытах с одинаковым ИДО, т.е. когда интенсивность освещения при 24-часовом фотопериоде была ниже, чем при 16-часовом, вышеперечисленные различия между растениями, выращенными при разных фотопериодах, сохранялись, хотя в некоторых случаях они были менее выраженными. Так, по высоте растения, выращенные при разных фотопериодах, практически не отличались, что свидетельствует о том, что на этот показатель бóльшее влияние оказывает ИДО. В то же время значения LMA и сухой массы побегов в целом были выше у растений, выращенных в условиях КО, что выразилось в более высоком индексе робастности у всех четырех видов. У всех исследованных видов в условиях КО отмечено ускорение развития, о котором судили по более раннему появлению первого настоящего листа, что предполагает более ранние сроки сбора урожая. Ни у одной из культур не наблюдалось признаков фотоповреждений листьев. Во всех сериях опытов у всех изученных видов сырая и сухая биомасса растений и значения LMA были выше в условиях КО по сравнению с растениями, выращенными при 16-часовом фотопериоде. В первом опыте (с разным ИДО) такая реакция растений была ожидаемой, поскольку КО обеспечивало более высокий ИДО, т.е. дополнительный свет для фотосинтеза и, следовательно, для накопления биомассы. В нашем исследовании все четыре вида растений не проявляли симптомов фотоповреждений листьев. Таким образом, в первом опыте КО, обеспечивая более высокий ИДО, повысило урожайность и ускорило развитие всех четырех видов микрорзелени.

Во второй серии опытов (с одинаковым ИДО) интенсивность освещения в варианте с КО была ниже, однако индекс робастности растений не отличался от такового у растений в первой серии опытов с более высоким ИДО при КО. Результаты исследования показали, что все четыре вида растений не проявляли симптомов повреждений, вызванных КО, и, следовательно, накапливали больше сухой биомассы. Samuoliene c соавт. (2013) также наблюдали аналогичное увеличение сухой биомассы микрорзелени

татцой и красной китайской черешковой капусты (бок-чой) по мере увеличения ИДО. В данной работе повышение продуктивности наблюдалось и в первой серии опытов при увеличении ИДО, и во второй, когда ИДО был одинаковым, что значительно повышает эффективность использования ресурсов, в данном случае электроэнергии.

**Фотосинтетические пигменты.** Содержание Хл в условиях КО (разный ИДО) было несколько ниже, чем при фотопериоде 16 ч, однако визуально эти изменения не были заметны и листья имели нормальную зеленую окраску. Содержание Кар под влиянием КО (разный ИДО) достоверно увеличивалось в листьях редиса и руколы, но значительно снижалось в листьях мизуны. Содержание Хл было несколько выше в условиях КО (одинаковый ИДО) у брокколи и мизуны, но ниже у редиса и руколы. Содержание Кар в условиях КО (одинаковый ИДО) было выше только у мизуны, у остальных видов – не отличалось достоверно от растений, выращенных при 16-часовом фотопериоде.

Во второй серии опытов, где «избыточность» света создавалась только длительностью фотопериода, но не количеством полученных растениями фотонов света, реакция брокколи и мизуны была иная и количество хлорофилла даже несколько увеличивалось. Таким образом, у растений, выращенных с использованием КО содержание Хл было либо сопоставимо или немного выше, чем у растений, выращенных при 16-часовом фотопериоде, либо снижение было не столь значимым, чтобы повлиять на визуальную оценку качества микрозелени. Нужно отметить, что причиной небольшого снижения содержания фотосинтетических пигментов может быть и так называемый эффект «разбавления», так как их содержание оценивали в побегах, а в условиях КО повышается доля биомассы стеблей, в которых содержание этих пигментов невелико. В то же время повышенное содержание Кар в руколе и редисе повышает пищевую ценность микрозелени, поскольку Кар обладают антиоксидантными свойствами, полезными для здоровья человека.

**Окислительный стресс и антиоксиданты.** В условиях КО (разный ИДО) у всех видов растений, кроме редиса, зафиксировано более высокое содержание перекиси водорода и МДА. При этом отмечено, что такие растения накапливали больше антоцианов, флавоноидов, пролина и имели более высокую активность антиоксидантных ферментов – КАТ, СОД, АПО, ГвПО. В отличие от первой серии опытов, у растений в условиях КО (одинаковый ИДО) при более низкой освещенности в основном не наблюдалось значительного увеличения содержания перекиси водорода и МДА. Лишь у мизуны зафиксировано увеличение содержания перекиси водорода на 37%, а у руколы содержание МДА было выше на 17%. При этом отмечено увеличение содержания

антоцианов у всех видов, кроме мизуны, флавоноидов у мизуны и редиса, и пролина у всех четырех видов растений.

В условиях, когда ИДО был одинаковый, зафиксировано повышение активности антиоксидантных ферментов в условиях КО, хотя оно было менее выраженным, чем в первой серии опытов с разным ИДО. Повышенное содержание МДА и перекиси водорода в растениях, выращенных в условиях КО, свидетельствует том, что растения испытывали легкий окислительный стресс. В ответ на стресс в растениях, как правило, усиливается образование антиоксидантных биоактивных веществ. Антиоксиданты в продуктах питания являются важными соединениями для здоровья человека, т.к. выполняют важную роль в нейтрализации свободных радикалов в организме. Поэтому увеличение содержания веществ, обладающих антиоксидантной активностью, в микрозелени повышает ее пищевую ценность и делает продукт более конкурентноспособным благодаря высокому качеству. В данной работе во всех сериях опытов у всех видов микрозелени за некоторыми исключениями по отдельным показателям было зафиксировано увеличение содержания пролина, антоцианов и флавоноидов, а также усиление активности ферментов антиоксидантной системы (КАТ, СОД, АПО и ГвПО). Несмотря на то, что во второй серии опытов с одинаковым ИДО окислительный стресс в большинстве случаев не наблюдался (судя по отсутствию повышения содержания МДА или перекиси водорода), тем не менее, содержание низкомолекулярных антиоксидантов и активность антиоксидантных ферментов увеличивались. Ранее аналогичные данные о более высокой активности КАТ, СОД и АПО в условиях КО по сравнению с 16-часовым фотопериодом при одинаковом ИДО были получены на растениях томата (Naque et al., 2017).

В целом наши данные и анализ литературы (Paradiso, Proietti, 2021; Lanoue et al., 2022) показывают, что чувствительность растений к тем или иным световым воздействиям достаточно видоспецифична. Особенно это проявляется в ответных реакциях, когда на то или иное воздействие растения реагируют активным образованием защитных метаболитов.

**Биобезопасность.** У растений всех четырех видов в условиях КО (разный ИДО) содержание нитратов было ниже, чем у растений, выращенных в условиях 16-часового фотопериода. В условиях, когда ИДО был одинаковым, снижение содержания нитратов было сопоставимым с таковым в первом опыте, лишь несколько менее выраженным у руколы. Наши результаты показывают, что содержание нитратов значительно снижалось при выращивании растений в условиях КО (серии опытов 1 и 2). Это согласуется с данными о снижении содержания нитратов на 17% у растений руколы при выращивании в условиях КО по сравнению с 12-часовым фотопериодом (Proietti et al., 2021).

Результаты наших исследований показывают, что растения брокколи, мизуны, редиса и руколы на ранних фазах роста устойчивы к действию КО и не проявляют типичных признаков фотоповреждения листьев. Более того, за счет использования КО без увеличения энергетических затрат (при сохранении ИДО) возможно увеличение урожайности и пищевой ценности микрозелени брокколи, мизуны, редиса и руколы и снижения содержания в ней нитратов по сравнению со стандартным 16-часовым фотопериодом. Очевидно, испытывая под действием КО умеренный окислительный стресс, растения накапливают больше низкомолекулярных антиоксидантов (антоцианы, флавоноиды, каротиноиды, пролин) и отличаются повышенной активностью антиоксидантных ферментов. Это увеличивает пищевую ценность микрозелени, которая рекомендуется в качестве функционального продукта (“functional food”) для здорового питания.

#### **Влияние спектрального состава света на реакцию растений на круглосуточное освещение**

**Рост и продуктивность.** Выращивание микрозелени (руколы, брокколи, мизуны и редиса) в условиях КО в течение 9 суток (с 4-го дня после посева до сбора урожая) в условиях двух разных световых спектров (FLU и LED) и при фотосинтетически активной радиации (ФАР)  $270 \text{ мкмоль}/(\text{м}^2\text{с})$ , не нарушало рост и не вызывало визуального фотоповреждения листьев. КО значительно повлияло на рост и продуктивность растений руколы, брокколи, мизуны и редиса. Растения, выращенные при КО, превзошли растения, выращенные при 16-часовом фотопериоде, по содержанию сырой и сухой биомассы, за исключением мизуны в условиях FLU-КО. Растения, выращенные в условиях КО, имели более высокое отношение сухой биомассы листа к его площади (LMA). КО увеличивало рост и продуктивность растений, при этом влияние качества применяемого света (FLU или LED) было незначительным.

По сравнению с 16-часовым фотопериодом растения при КО имели меньшую высоту, но не всегда данные различия были значимыми. Более выраженное уменьшение длины гипокотилия наблюдалось при выращивании в условиях КО с использованием флуоресцентных светильников. Длина первого настоящего листа была выше у всех растений, выращенных в условиях КО, независимо от спектрального состава света, а наибольший эффект (до 2-3 раз) был у брокколи и редиса.

Биомасса и LMA всех изученных видов увеличивались у растений под воздействием КО, по сравнению с растениями, выращенными при 16-часовом фотопериоде. КО не оказало влияния на оводненность микрозелени, за исключением

растений руколы и редиса, выращенных в условиях КО светодиодными светильниками, у которых оводненность была на 9 и 7 % ниже по сравнению с контрольными растениями.

В условиях КО растения имели наиболее высокий индекс робастности при флуоресцентном (FLU) и светодиодном (LED) освещении.

В данном исследовании во всех вариантах КО у всех четырех видов микрозелени именно так и было. Индекс робастности (от англ. *robust* – крепкий) объединяет отдельные компоненты объема гипокотилия (т.е. длину и диаметр) с сухой биомассой и служит показателем «крепости» растения. КО увеличивало индекс робастности у всех четырех видов микрозелени, независимо от спектрального состава света за счет уменьшения длины гипокотилия и увеличения сухого веса. КО значительно ускорило формирование первого настоящего листа. Поскольку микрозелень обычно собирают на стадии первого настоящего листа, использование КО может сокращать времени до сбора урожая.

**Фотосинтетические пигменты.** КО снижало общее содержание хлорофилла (Хл) в руколе и мизуне, но не в брокколи и редисе. Растения руколы и мизуны при освещении флуоресцентными лампами были более чувствительны, и содержание хлорофилла было меньше по сравнению с растениями, освещенными светодиодами. Аналогичная тенденция наблюдалась и в отношении содержания каротиноидов (Кар). Более высокие уровни отношения хлорофилла *a* и *b*, и отношения каротиноидов к хлорофиллу наблюдались при выращивании в условиях КО светодиодными лампами.

В данном исследовании содержание Хл в брокколи и редисе не зависело от фотопериода (или ИДО) и спектрального состава света. Однако в руколе и мизуне содержание Хл снижалось, что визуально не наблюдалось. Это важно, так как содержание Хл тесно связано с восприятием зеленой пигментации листьев (Barrett et al., 2010).

Во всех растениях, выращенных в условиях КО при использовании светодиодов, мы наблюдали снижение ССК II и повышение отношения Хл *a/b* и Кар/Хл. Уменьшение общего содержания Хл в листьях приводит к снижению эффективности поглощения света фотосинтетическим аппаратом на единицу площади листа и может служить одним из механизмов защиты от избыточного освещения. Увеличение соотношения Хл *a* и *b* предполагает, что отдельные комплексы ФС II образовывали меньше ССК II в условиях КО. Таким образом, у растений при КО либо не было снижения содержания Хл по сравнению с растениями, выращенными при 16-часовом фотопериоде, либо общее снижение Хл было не столь значимым, чтобы снижать общее визуальное качество микрозелени. В то же время повышенное содержание Кар в руколе и редисе повышает пищевую ценность микрозелени, поскольку Кар обладают антиоксидантными свойствами, полезными для здоровья человека (Rodriguez-Amaya, 2015; Eggersdorfer, Wyss, 2018).

**Окислительный стресс и антиоксиданты.** Результаты показывают, что микрозелень, выращенная в условиях КО, имела более высокое содержание перекиси водорода по сравнению с контрольными растениями. В руколе увеличение содержания перекиси водорода на 54 % наблюдалось только у растений, выращенных в условиях LED-КО, в то время как у мизуны содержание перекиси водорода было в 2.5 раза и на 25 % выше у растений в вариантах FLU-КО и LED-КО, соответственно.

В отношении уровня перекисного окисления липидов (ПОЛ), выявлены различия в реакции растений на КО между некоторыми видами микрозелени, определяемого по содержанию малонового диальдегида (МДА) и активности антиоксидантных ферментов. У руколы и брокколи влияние КО значительно увеличило интенсивность перекисного окисления липидов и эффекты были сильнее при освещении светодиодными лампами. У мизуны и редиса КО не увеличивало содержание МДА ни при одном из двух условий световой обработки. Активность антиоксидантных ферментов – каталазы (КАТ), супероксиддисмутазы (СОД), аскорбатпероксидазы (АПО) и гваякол-специфичной пероксидазы (ГвПО) повышалась при воздействии КО в разной степени, но наиболее значительное увеличение было зарегистрировано для активности СОД при КО у растений брокколи и мизуны. Повышенное содержание МДА и перекиси водорода в растениях, выращенных в условиях КО, свидетельствует том, что растения испытывают окислительный стресс и накапливают больше низкомолекулярных антиоксидантов.

В условиях КО содержание антоцианов и флавоноидов в микрозелени было выше, за исключением растений редиса выращенных в условиях FLU-КО. Наиболее высокий уровень содержания антоцианов и флавоноидов в руколе и брокколи выявлен у растений, выращенных в условиях LED-КО с видимой пурпурной и синей окраской на абаксиальной стороне эпидермы листа. КО не вызывало значительного увеличения проницаемости мембран, оцениваемой по относительному выходу электролитов (ОВЭ) из тканей листьев у всех видов растений. Более высокое содержание пролина наблюдалось в растениях, выращенных в условиях КО, исключение – растения мизуны, выращенные под флуоресцентным освещением.

В данном исследовании мы зафиксировали увеличение содержания пролина, антоцианов и флавоноидов, а также повышенную активность ферментов антиоксидантной системы (КАТ, СОД, АПО и ГвПО). Более высокие концентрации супероксид-аниона и перекиси водорода, а также более высокая активность КАТ, СОД и АПО наблюдались у растений томатов, выращенных в условиях КО, по сравнению с растениями, выращенными при 16-часовом фотопериоде с тем же ИДО (Naque et al., 2015). Сообщалось также о повышенном содержании антоцианов в листьях руколы, выращенных

в условиях КО с использованием холодных белых светодиодов, а также в условиях красного и синего светодиодного освещения, при этом значение удваивалось в присутствии освещения красными и синими светодиодами (Proietti et al., 2021).

**Биобезопасность.** У растений всех четырех видов, выращенных в условиях КО содержание нитратов (потенциально вредных для здоровья человека) было ниже на 40, 36, 10 и 16 % в руколе, мизуне, редисе и брокколи, чем у растений, выращенных при 16 ч фотопериоде. Вышеперечисленные эффекты проявлялись сильнее при выращивании растений при светодиодном освещении по сравнению с флуоресцентными. Это согласуется с несколькими исследованиями, где также отмечено положительное влияние LED ламп на пищевую ценность некоторых культур (Loi et al., 2021).

Таким образом, КО, обеспечиваемое светодиодами, может повысить пищевую ценность микрозелени за счет увеличения антиоксидантных свойств. Эти результаты согласуются с несколькими исследованиями, в которых сообщается о преимуществах светодиодов для пищевой ценности культурных растений, рассмотренных Loi и др. (2021). Кроме того, низкий уровень нитратов может повысить ценность микрозелени на рынке, т.к. нитраты потенциально опасны для здоровья человека. В листьях руколы, выращенной в условиях КО, было значительно снижено содержание нитратов независимо от спектрального состава света (Proietti et al., 2021). Тем не менее, более высокая интенсивность света недостаточно повлияла на содержание нитратов в микрозелени брокколи, редиса, руколы (Jones-Baumgardt et al., 2019) и мизуны (Trejo-Tellez et al., 2019). Другие исследования показали, что светодиоды не влияют на уровень нитратов в листьях салата и некоторых видов микрозелени при изменении доли синего света (Lin et al., 2013; Zhang et al., 2018). Эти и другие результаты указывают на то, что дополнительные факторы окружающей среды влияют на содержание нитратов (Jones-Baumgardt et al., 2019).

### **Влияние круглосуточного освещения в конце продукционного периода на урожайность, пищевую ценность и биобезопасность растений**

**Рост и продуктивность.** Когда растения подвергались воздействию КО в течение последних 3-х суток опыта, достоверное уменьшение длины гипокотилия происходило у амаранта и редиса, однако большинство видов имели бóльшую сухую массу побегов, более высокие значения LMA (брокколи, горох, мизуна, редис и рукола) и длину первого настоящего листа (амарант, мизуна, редис и рукола). В результате индекс робастности у всех видов был выше, чем при выращивании растений при стандартных фотопериодах (12 ч и 16 ч).

Такая реакция растений является ожидаемой, поскольку КО обеспечивало более высокий интеграл дневного освещения (ИДО), т.е. дополнительный свет для фотосинтеза и, следовательно, для накопления биомассы. Известно, что сухая биомасса растений увеличивается с увеличением ИДО до точки светового насыщения (Poorter et al., 2019), и традиционный способ увеличения урожайности листовых овощей заключается в повышении ИДО за счет увеличения интенсивности освещения или за счет увеличения фотопериода (Demers, Gosselin 2002; Samuoliene et al., 2013).

**Фотосинтетические пигменты.** Снижение содержания Хл под влиянием КО было достоверно ниже у амаранта, брокколи, гороха и редиса. Содержание Кар было ниже у амаранта, брокколи, гороха и мизуны, по сравнению с растениями, выращенными в условиях стандартных фотопериодов (12 ч и 16 ч). Однако визуально эти изменения не были заметны, и листья имели нормальную зеленую окраску. При этом содержание антоцианов и флавоноидов было выше практически у всех растений в условиях применения КО в конце производственного цикла.

**Окислительный стресс и антиоксиданты.** Повышенное содержание МДА и перекиси водорода в растениях, выращенных в условиях КО, свидетельствует том, что растения испытывали легкий окислительный стресс. Как известно, пищевая ценность листовых овощей определяется содержанием различных компонентов, включая минералы, белки, витамины, растворимые углеводы, антиоксиданты и других функциональных веществ, таких как пигменты, полифенолы и др. При этом содержание пролина и активность антиоксидантных ферментов были выше практически у всех растений семейства Brassicaceae в условиях применения КО в конце производственного цикла. Очевидно, испытывая под действием КО умеренный окислительный стресс, растения накапливали больше низкомолекулярных антиоксидантов и отличались повышенной активностью антиоксидантных ферментов. Достоверное увеличение содержания перекиси водорода и МДА отмечено только у амаранта и брокколи, у остальных видов можно отметить лишь тенденцию к повышению.

**Биобезопасность.** Наши результаты показывают, что содержание нитратов значительно снижалось при выращивании растений в условиях применения КО в конце производственного периода. Результаты свидетельствуют о том, что непродолжительное применение КО непосредственно перед сбором урожая для повышения пищевой ценности и биологической безопасности растений может быть даже эффективнее, чем применение КО в течение всего периода выращивания. Более короткие сроки применения КО повышают энергоэффективность производства микрозелени. Наши предыдущие исследования и литературные данные (Hooks et al., 2021; Zhao et al., 2024) показывают,

что КО растений в течение короткого периода (несколько суток) перед сбором урожая может использоваться в качестве экономически эффективной альтернативы применению КО в течение всего продукционного цикла. Однако как быстро растения реагируют на фотопериодический стресс и накапливают полезные для человека вещества неизвестно. Изучали влияние на продуктивность и пищевую ценность непрерывного освещения, используемого в течение всего продукционного цикла или применяемого только в течение определенного времени (1-4 сут) непосредственно перед сбором урожая (табл. 3).

Таблица 3. Условия освещения (фотопериод и интеграл дневного освещения) растений рапینی в разных вариантах опыта

Варианты	Фотопериод, ч	ИДО, моль/(м <sup>2</sup> сут)
1 (контроль)	16 (9 сут)	23.0
2	16 (8 сут) + 24 (1 сут)	24.3
3	16 (7 сут) + 24 (2 сут)	25.6
4	16 (6 сут) + 24 (3 сут)	26.9
5	16 (5 сут) + 24 (4 сут)	28.2
6	24 (9 сут)	34.6

**Рост и продуктивность.** Результаты исследования показали, что выращивание растений в условиях 24 ч фотопериода (вариант 6) привело к уменьшению длины гипокотыля (на 17%), повышению значений LMA (на 78%), увеличению в 2 раза сырого и сухого веса побегов, и, соответственно повышению индекса робастности более чем в 2 раза по сравнению с контрольными растениями, растущими при 16-часовом фотопериоде (вариант 1). Длина первого настоящего листа в этом варианте также превышала контрольные значения в 2 раза. В вариантах опыта 2-5 длина гипокотыля уменьшалась, а сырой и сухой вес побегов и, соответственно, индекс робастности увеличивались с ростом продолжительности круглосуточного освещения растений перед сбором урожая. При этом сырой и сухой вес побега, а также величина LMA достигали постоянных значений при КО в течение 72 ч перед сбором урожая (вариант 4), когда они были сопоставимы с таковыми в варианте 6. Индекс робастности увеличивался вплоть до 96 ч круглосуточного освещения (вариант 5), достигая уровня варианта 6. В вариантах 2-5 длина первого настоящего листа превышала контроль, причем начиная со 2-го варианта, в котором КО применялось в течение 24 ч. Более раннее появление первого настоящего листа в вариантах 2-6 указывает на ускорение развития растений и, следовательно, на возможность более ранних сроков сбора урожая.

**Фотосинтетические пигменты.** Растения рапینی на ранних стадиях роста проявили устойчивость к КО и ни в одном из вариантов опыта листья не имели признаков фотоповреждений. Содержание хлорофилла в листьях растений при выращивании в условиях КО (вариант 6) уменьшалось на 16%. В вариантах опыта 2-5 содержание

хлорофилла снижалось на 10-15%, причем достоверно значимое снижение наблюдалось только в вариантах 4 и 5. Визуально эти изменения не были заметны и не снижали качество микрозелени (по внешнему виду). Содержание каротиноидов в вариантах 2-6 достоверно не отличалось от контроля, хотя и наблюдалась тенденция к его увеличению. Во всех вариантах опыта с КО (варианты 2-6) отмечается заметное уменьшение соотношения хлорофиллов к каротиноидам.

**Окислительный стресс и антиоксиданты.** КО (вариант 6) привело к увеличению содержания антоцианов на 67%, а количество флавоноидов выросло почти в 3 раза по сравнению с контролем. Содержание антоцианов у растений в вариантах 2-5 было на 28-45% выше по сравнению с контролем, причем значительное повышение происходило уже через 24 ч непрерывного освещения. Содержание флавоноидов в 2.5 и более чем в три раза увеличивалось в вариантах 4 и 5.

Содержание пролина в варианте 6 превышало значения у контрольных растений на 9%. Увеличение содержания пролина на 20-30% отмечено в вариантах 3-5 с максимумом в варианте 5. Содержание перекиси водорода увеличивалось на 19% по сравнению с контролем только в вариантах 5 и 6. Содержание МДА было максимальным, превышающим контроль на 33%, в варианте 6. При использовании КО в предуборочный период только в варианте 5 отмечено повышение содержания МДА на 28%.

КО (вариант 6) вызвало увеличение активности всех изучаемых антиоксидантных ферментов. Активность СОД, КАТ и АПО выросла на 20-30%, а активность ГВПО – на 80%. В вариантах 2-5 активность КАТ была сопоставима с уровнем контрольных растений, активность СОД увеличивалась на 20% лишь в варианте 5, а активность ГВПО была выше контроля на 12 и 22% в вариантах 4 и 5, соответственно.

**Растворимые углеводы и белки.** Содержание растворимых углеводов в варианте 6 увеличивалось на 16% по сравнению с контролем. В вариантах 2-5 содержание растворимых углеводов было выше контроля на 15-33%, достигая максимальных значений в вариантах 3 и 4. Содержание белка в варианте 6 было на 20% выше, чем в контроле. При использовании КО в предуборочный период только в вариантах 4 и 5 отмечено увеличение содержания белка на 8 и 15%, соответственно.

**Биобезопасность.** У растений в варианте 6 было зафиксировано снижение содержания нитратов в 2 раза по сравнению с контрольными растениями. В вариантах опыта с применением КО в предуборочный период наблюдалось снижение на 12% в варианте 2 и на 21% в вариантах 3-5.

Приведенные выше данные однозначно указывают на то, что те изменения фотопериода, которые использованы в данной работе, оказывают сильное влияние на

жизнедеятельность растений, которое можно, на наш взгляд, интерпретировать в терминах фотопериодического стресса (Shibaeva, Titov, 2025). При этом сила стрессирующего воздействия зависит не только от продолжительности светового воздействия на растения, но и от многих сопутствующих факторов и условий (интенсивность освещения, качество света, биологические особенности объекта и т.д.), поэтому оно может варьировать от легкого (мягкий стресс) до сильного (жесткий стресс). В нашем случае некоторое увеличение содержания МДА и перекиси водорода в растениях, выращенных в условиях КО, можно трактовать как указание на развитие легкого окислительного стресса. В ответ на стресс растения активизируют работу антиоксидантной системы, а антиоксиданты в продуктах питания являются полезными соединениями для здоровья человека, т.к. выполняют ключевую роль в нейтрализации свободных радикалов в организме. Соответственно, увеличение содержания веществ, обладающих антиоксидантной активностью, в микрозелени повышает ее пищевую ценность и одновременно делает продукт более привлекательным для потребителя. Нами у растений рапиви было зафиксировано увеличение содержания пролина, антоцианов и флавоноидов, а также усиление активности ферментов антиоксидантной системы (КАТ, СОД, АПО и ГвПО). Повышение содержания веществ, обладающих антиоксидантной активностью, в условиях КО ранее уже отмечалось у нескольких видов растений (Proietti et al., 2004; Bian et al., 2015; Poorter et al., 2019; Yan et al., 2019; Xiao et al., 2023). Однако, данных о влиянии продолжительности периода предуборочной обработки на содержание питательных и функциональных веществ в условиях непрерывного светового воздействия пока крайне мало. Показано лишь, что при смене фотопериода с 16 ч на 24 ч в первые 3-4 сут содержание антоцианов, флавоноидов, пролина и аскорбиновой кислоты постепенно увеличивается (Yang et al., 2022; Shen et al., 2024). В нашей работе содержание антоцианов у рапиви значительно увеличивалось уже через сутки КО. Содержание флавоноидов и пролина возрастало через 2-3 сут, а при применении КО в течение всего продукционного периода было несколько ниже. Эти результаты указывают на то, что непродолжительное применение КО непосредственно перед сбором урожая для повышения пищевой ценности растений может в определенных случаях быть даже эффективнее, чем использование КО в течение всего периода выращивания.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Круглосуточное освещение (КО), в отличие от естественного фотопериода (включающего чередование дня и ночи в суточном цикле), обеспечивает непрерывное поступление световой энергии, необходимой для фотосинтеза, вызывает постоянное фотоокислительное воздействие на клетки и ткани листьев и постоянное сигнальное воздействие на фоторецепторы, а также может приводить к рассогласованию внутренних (циркадных) биоритмов растений с внешним циклом свет/темнота (циркадная асинхрония). Общность и различия в реакции растений на КО в естественных условиях произрастания (на территории ПАБСИ КНЦ РАН) в период белых ночей и полярного дня) и в факторостатных условиях климатических камер продемонстрированы нами на примере 6 видов, включающих аборигенные растения европейского Севера, адаптированные к условиям полярного дня и растения, интродуцированные в условия Субарктики в ПАБСИ КНЦ РАН, родиной которых являются регионы, где никогда не бывает периодов с КО. Наблюдения в природе и эксперименты в условиях контролируемого климата показали, что у изученных растений отсутствуют механизмы специфической устойчивости к КО, а защитные реакции в этом случае носят неспецифический характер и инициируются в результате слабо развивающегося фотоокислительного стресса. Обнаруженные нарушения отчетливо проявляются не только у видов-интродуцентов, ареал которых не заходит в Субарктику, но и у представителей аборигенной флоры. Однако последние отличаются более выраженной способностью накапливать флавоноиды, которые играют важную роль в защите фотосинтетического аппарата от фотоповреждений, что можно рассматривать как аргумент в пользу гипотезы о том, что количественный и качественный состав накапливаемых растениями вторичных метаболитов тесно связан с происхождением видов и их эволюцией. В факторостатных условиях КО вызывает фотоповреждение листьев вследствие окислительного стресса, основной причиной которого является циркадная асинхрония, т.е. рассогласование внутренних (эндогенных) ритмов организма с внешними свето-темновыми циклами. Полученные результаты объясняются тем, что в природе, в отличие от искусственных условий, эндогенные ритмы в период действия КО поддерживаются благодаря суточным колебаниям других факторов среды (интенсивность света, температура и влажность), которые, очевидно, могут также выступать в роли задатчика ритма. Благодаря этому растениям в Субарктике удастся избежать фотоповреждений в период полярного дня.

Эксперименты с микрорезенью растений семейств *Amaranthaceae*, *Brassicaceae* и *Fabaceae* показали их относительную устойчивость к КО в течение непродолжительного продукционного цикла в условиях контролируемого климата. У растений не наблюдалось

признаков фотоповреждения листьев и при этом в условиях КО они имели бóльшую сырую и сухую биомассу побегов, массу листа на единицу площади и более высокий индекс робастности по сравнению с 16-часовым фотопериодом. Подвергаясь умеренному окислительному стрессу при КО, растения накапливали больше низкомолекулярных антиоксидантов (антоцианов, флавоноидов, каротиноидов, пролина) и отличались более высокой активностью антиоксидантных ферментов. Кроме того, в условиях КО отмечено снижение содержания нитратов в растениях. Все это позволяет сделать выводы о возможном применении КО для повышения продуктивности, пищевой ценности и биобезопасности микрорзелени изученных растений (амаранта, брокколи, мизуны, рапини, редиса, руколы и побегов гороха). Добавим, что в большинстве случаев указанные изменения были более выражены при светодиодном освещении (по сравнению с флуоресцентным) и более высоком ИДО при КО. Тем не менее, что важно, вышеуказанные эффекты наблюдались и при одинаковом с 16-часовым фотопериодом ИДО, а также в случае применения КО только в конце продукционного периода в качестве предуборочной обработки (в течение нескольких суток до сбора урожая). В этом случае более короткие сроки использования КО, с одной стороны уменьшали на 21-41% энергозатраты (в зависимости от основного фотопериода во время продукционного цикла и продолжительности применения КО в его конце) и, соответственно, повышали рентабельность производства микрорзелени, а с другой стороны, снижали потенциальные риски, связанные с возможным фотоповреждением растений.

Анализ полученных результатов говорит о том, что под влиянием КО в растениях происходит усиление генерации активных форм кислорода (АФК), следствием чего является развитие окислительного стресса. Однако если сила стрессирующего воздействия не слишком велика и/или растения обладают относительно высокой устойчивостью к фотопериодическому стрессу, то благодаря включению механизмов неспецифической устойчивости они сохраняют жизнеспособность и благополучно продолжают рост и развитие. Принципиально, что последствия такого стресса не обязательно являются исключительно негативными. Более того, результаты работы показали, что, используя фотопериодические условия, которые в принципе являются аномальными для растений, можно получать положительный эффект, например, в плане улучшения каких-то важных с хозяйственной точки зрения показателей, в частности, тех, которые определяют пищевую ценность и биобезопасность 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 бóльшего урожая или урожая более высокого качества (по потребительским характеристикам), так и в снижении затрат на получение единицы продукции (Shibaeva, Titov, 2025).

## **ВЫВОДЫ**

1. В искусственных условиях выращивания растений в режиме КО (при постоянных значениях температуры, влажности и освещенности), в отличие от естественной среды, у растений наблюдается целый спектр физиолого-биохимических изменений, направленных на защиту и адаптацию к избыточному освещению. Защитные реакции в этом случае носят неспецифический характер и инициируются в результате слабо развивающегося фотоокислительного стресса.

2. За счет использования КО без увеличения энергетических затрат (при сохранении ИДО) возможно увеличение урожайности и пищевой ценности изученных видов микрозелени и снижение в ней содержания нитратов по сравнению со стандартным 16-часовым фотопериодом. Это позволяет заключить, что повышение продуктивности, содержания низкомолекулярных антиоксидантов, активности антиоксидантных ферментов и снижение содержания нитратов происходит не за счет увеличения ИДО при КО, а в результате влияния самого фотопериода.

3. Выращивание растений в режиме КО светодиодными лампами (соотношение красного и синего света 3:1) может быть использовано для экономически эффективного производства микрозелени с повышенной пищевой ценностью. Подвергаясь умеренному окислительному стрессу, растения накапливают больше низкомолекулярных антиоксидантов (антоцианы, флавоноиды, каротиноиды, пролин) и отличаются повышенной активностью антиоксидантных ферментов. Кроме того, КО приводит к снижению содержания нитратов в листьях. Это повышает пищевую ценность и биобезопасность микрозелени, которая рекомендуется в качестве функционального продукта («functional food») для здорового питания.

4. Повышение пищевой ценности и биобезопасности микрозелени (обусловленной снижением содержания нитратов) также возможно при применении КО в течение только нескольких (2-3) дней в конце продукционного периода (непосредственно перед сбором урожая). В этом случае более короткие сроки использования КО, с одной стороны уменьшают на 21-41% энергозатраты (в зависимости от основного фотопериода во время продукционного цикла и продолжительности применения КО в его конце) и, соответственно, повышают рентабельность производства микрозелени, а с другой стороны, снижают потенциальные риски, связанные с возможным фотоповреждением растений.

**Список основных научных публикаций,  
рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК РФ**

1. Шibaева, Т.Г., Рубаева, А.А., Шерудило, Е.Г. и др. Круглосуточное освещение повышает урожайность и пищевую ценность, и снижает содержание нитратов микрозелени семейства Brassicaceae // Физиология растений. – 2023. – Т. 70, № 6. – С. 623-634.
2. Шibaева, Т.Г., Шерудило, Е.Г., Рубаева, А.А. и др. Влияние аномальных светотемновых циклов на пигментный комплекс растений семейств Brassicaceae и Solanaceae // Физиология растений. – 2023. – Т. 70, № 7. – С. 801-810.
3. Rubaeva, A.A., Sherudilo, E.G., Ikkonen, E.N. et al. Effect of pre-harvest continuous lighting on yield, nutritional quality and energy efficiency in indoor production of pea shoots // AIP Conf. Proc. – 2024. – 3184, 020046.
4. 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.
5. Shibaeva, T.G., Rubaeva, A.A., Sherudilo, E.G. et al. Alternation of photoperiod in the end of production increases yield and nutritional value of rapini microgreen // Russ. J. Plant Physiol. – 2025.
6. Shibaeva, T.G., Sherudilo, E.G., Ikkonen, E.N. и др. Effects of extended light/dark cycles on solanaceae plants // Plants. – 2024. – 13:244.
7. Shibaeva, T.G., Sherudilo, E.G., Rubaeva, A.A. et al. Continuous LED lighting enhances yield and nutritional value of four genotypes of *Brassicaceae* microgreens // Plants. – 2022. – 11:176.
8. Shibaeva, T.G., Sherudilo, E.G., Rubaeva, A.A. et al. Effect of end-of production continuous lighting on yield and nutritional value of Brassicaceae microgreens // BIO Web of Conferences. – 2022. – 48, 02005.
9. Shibaeva, T.G., Sherudilo, E.G., Rubaeva, A.A. et al. Response of native and non-native subarctic plant species to continuous illumination by natural and artificial light // Plants. – 2024. – 13:2742.
10. Shibaeva, T.T., Rubaeva, A.A., Sherudilo, E.G. et al. The effect of shortened light/dark cycles on growth, yield and nutritional value of pea shoots. In: Samoylenko, I., Rajabov, T. (eds) Innovations in sustainable agricultural systems. – Springer, Cham, 2024. Vol. 1. ISAS. LNNS. Vol. 1130. – P. 122-130.

## **Апробация научно-квалификационной работы (диссертации)**

### **(очное участие, устные и стендовые доклады)**

Результаты научно-квалификационной работы были представлены в виде устных и стендовых докладов на Международных и Всероссийских научных конференциях и съездах, в том числе в соавторстве:

1. Съезд Общества физиологов растений России, Всероссийской научной конференции с международным участием «Физиология растений и феномика как основа современных фитобиотехнологий» (Нижний Новгород, 27-30 сентября 2022 г.);

2. XXX Всероссийская молодежная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии» (с элементами научной школы) (Сыктывкар, 20-24 марта 2023 г.);

3. Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «ЛОМОНОСОВ-2023», МГУ имени М.В. Ломоносова, (Москва, 10-21 апреля 2023 г.);

4. X Съезд Общества физиологов растений России «Биология растений в эпоху глобальных изменений климата» (Уфа, 18-23 сентября 2023 г.); Всероссийская научная конференция с междунар. участием «История и перспективы интродукции растений в России», посвященная 100-летию со дня рождения Антонины Степановны Лантратовой (Петрозаводск, 27 ноября-1 декабря 2023 г.);

5. Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием «Пути повышения эффективности животноводства, рыбоводства и растениеводства на Европейском Севере России» (Петрозаводск, 13 декабря 2023 г.);

6. XXXI Всероссийская молодежная научная конференция (с элементами научной школы), посвященная 300-летию Российской Академии наук», 80-летию Коми научного центра Уральского отделения РАН, 80-летию со дня рождения А.И.Таскаева, «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 18-22 марта 2024 г.);

7. Всероссийская научная конференция с международным участием и школа для молодых ученых «Фундаментальные и прикладные аспекты адаптации живых организмов к изменяющимся условиям окружающей среды Севера: исследования, инновации, перспективы», (Петрозаводск, 9-13 сентября 2024 г.);

8. Всероссийская научная конференция с международным участием «Экспериментальная биология растений и климатические вызовы», в рамках Годичного собрания Общества физиологов растений России (Екатеринбург, 3-8 октября 2024 г.);

9. Всероссийская научная конференция с международным участием «Растения в изменяющемся климате: адаптация, устойчивость и продукционный процесс» (Якутск, 24 июня-1 июля 2025 г.).

### **Степень достоверности**

Достоверность результатов обеспечена проведением исследований с использованием современных методик на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» в многократной биологической и аналитической повторности. Результаты исследований воспроизводимы.

### **Связь работы с научными программами**

Исследования проводились с 2021 по 2025 гг. в рамках плана НИР лаборатории экологической физиологии растений Института биологии КарНЦ РАН «Механизмы устойчивости и адаптации растений к неблагоприятным факторам внешней среды (№ г.р. FMEN-2022-0004), при поддержке грантов РФФИ «Физиолого-биохимические механизмы устойчивости растений к круглосуточному освещению» (2020-2022) и РФФ «Возможности и перспективы применения аномальных свето-темновых циклов для повышения энергоэффективности производства растительной сельскохозяйственной продукции в закрытых системах с искусственным освещением» (2023-2025).

### **Благодарности**

Автор выражает глубокую сердечную признательность своему научному руководителю, д.б.н. Т.Г. Шibaевой за постоянную и неоценимую поддержку, за чуткое внимание и всестороннюю помощь на всех этапах подготовки выполнения работы. Автор искренне благодарит к.б.н. Е.Г. Шерудило за помощь в проведении экспериментальной работы и постоянную поддержку. Теплые слова благодарности руководителю лаборатории экологической физиологии растений чл.-корр. РАН, проф., д.б.н. А.Ф. Титову и всем сотрудникам лаборатории за ценные советы и рекомендации при обсуждении результатов исследования.