

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.1

ДЕЙСТВИЕ И ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ ДРОП ПРИ КРУГЛОСУТОЧНОМ ОСВЕЩЕНИИ НА РОСТ И РЕПРОДУКТИВНОЕ РАЗВИТИЕ ТОМАТА

© 2015 г. Т. Г. Шибаева, Е. Г. Шерудило

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

Поступила в редакцию 05.05.2014 г.

Показано, что у растений томата (*Lycopersicon esculentum* Mill) в условиях круглосуточного освещения и постоянной температуры происходило фотоингибирование фотосинтетического аппарата и световое повреждение листьев, проявляющееся в виде межжилкового хлороза, что отрицательно сказывалось на росте и развитии. Позднее неблагоприятный эффект круглосуточного освещения в пререпродуктивный период проявился в задержке цветения, снижении энергии плодообразования и урожайности плодов. Для устранения негативных последствий круглосуточного освещения растения в течение пререпродуктивного периода выращивали, подвергая ежесуточному снижению температуры до 10°C на 2 ч (ДРОП). Контролем служили растения, выращенные при освещении в течение 16 ч и температуре (день/ночь) 26/20°C. В конце пререпродуктивного периода (37 суток) растения всех вариантов высаживали в теплицы и выращивали в одинаковых условиях естественного фотопериода в весенне-летнем обороте. Применение ДРОП в условиях круглосуточного освещения в течение пререпродуктивного периода развития растений предотвращало появление хлороза листьев, увеличивало площадь листьев и биомассу растений. Кроме того, у растений, испытавших воздействие ДРОП, впоследствии не наблюдалось негативного влияния круглосуточного освещения. При этом время до цветения, энергия плодообразования и урожайность плодов у них не отличались от показателей контрольных растений, превосходя их по ранней урожайности плодов. Сделан вывод, что с помощью ДРОП-обработки удастся использовать потенциальные преимущества применения круглосуточного освещения, нивелировав его отрицательные эффекты на растения.

Ключевые слова: *Lycopersicon esculentum* – фотопериод – круглосуточное освещение – низкая температура – репродуктивное развитие

DOI: 10.7868/S0015330315030173

ВВЕДЕНИЕ

Потенциально увеличение продолжительности светового периода до 24 ч является одним из способов повышения продуктивности растений и при условии относительно низкой плотности потока фотонов – экономии ресурсов за счет снижения начальных и операционных затрат [1–4]. Однако влияние круглосуточного освещения на растения видоспецифично [5]. Так, выращивание растений в условиях круглосуточного освещения приводит к увеличению урожайности салата [6], некоторых сортов картофеля [7], роз [8]. Томат, имеющий экваториальное происхождение, является одной из наиболее чувствительных к круглосуточному освещению сельскохозяйственной культурой, у которой в этих условиях отмечается фотоповреждение листьев, проявляющееся в виде межжилкового хлороза, что отрицательно сказывается на росте, развитии и продуктивности растений [1, 9, 10]. Поэтому вопрос применения круглосуточного освещения в практике растениеводства решается исключительно исходя из экономических соображений [11]. На сегодняшний день томат считается одной из наиболее рентабельных культур защищенного грунта, и поэтому существуют потенциальные преимущества выращивания растений томата с применением круглосуточного освещения, если будут найдены способы предотвращения светового повреждения листьев.

Из литературы известно, что переменные суточные температуры (термопериод с градиентом более 8°C) в определенной степени предотвращают развитие хлороза листьев в условиях круглосуточного освещения у некоторых растений сем. Solanaceae, включая томат [12–15]. Ранее мы

Сокращения: ДРОП – кратковременное ежесуточное снижение температуры (от англ. *drop* – падение); Кар – каротиноиды; Хл – хлорофилл; УППЛ – удельная поверхностная плотность листьев.

Адрес для корреспонденции: Шибаева Татьяна Геннадиевна. 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11. Институт биологии КарНЦ РАН. Электронная почта: kharkina@krc.karelia.ru

показали, что ежесуточное кратковременное снижение температуры (ДРОП, от англ. *drop* — падение) до закаливающих значений может предотвращать повреждения листьев у томата, вызванные действием круглосуточного освещения [16], не замедляя при этом скорость развития растений. В то же время термопериод, оказывая столь же защитное действие от фотоокислительного стресса, значительно тормозит развитие растений и накопление биомассы, что снижает качество рассады томата [16]. Кроме того, применение термопериода с большим градиентом является более энергозатратным способом по сравнению с ДРОП-обработкой [17]. Не изученным оставался вопрос, отразится ли впоследствии влияние круглосуточного освещения и ДРОП, применяемых в пререпродуктивный период, на формировании урожая растений. Известно, что именно биомасса растений, высаженных в теплицу, определяет показатели раннего роста и урожайности плодов томата [18]. Исходя из этого, можно предположить увеличение урожайности растений, полученных из рассады, выращенной в условиях круглосуточного освещения с применением ДРОП.

Таким образом, цель работы состояла в выявлении влияния ДРОП при круглосуточном освещении в пререпродуктивный период на рост и репродуктивное развитие растений томата, а также в оценке последствий ДРОП и круглосуточного освещения на урожайность плодов томата.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служили растения томата (*Lycopersicon esculentum* Mill., гибрид Верлиока F1).

Семена высевали в подготовленный грунт и выращивали растения в камерах искусственного климата при круглосуточном освещении, освещенности 155 мкмоль/(м² с) ФАР и влажности 70%. Растения выращивали либо при постоянной температуре 26°C (вариант 24 ч), либо подвергая растения ежесуточному действию температуры 10°C в течение 2 ч (вариант 24 ч + ДРОП). Контролем служили растения, выращенные при фотопериоде 16 ч и температуре (день/ночь) 26/20°C (обычная практика при выращивании растений томата).

На 14-е сутки после появления всходов (фаза 1—2 листьев) проводили пикировку сеянцев в индивидуальные контейнеры. На 37-е сутки (конец пререпродуктивного периода) растения всех вариантов высаживали в обогреваемые пленочные теплицы на Агробиологической станции ИБ КарНЦ РАН (Петрозаводск, 61°47' с.ш., 34°20' в.д.) и выращивали в условиях естественного фотопериода в мае—августе 2012—2013 гг. (весенне-летний оборот) с соблюдением всех необходимых агротехни-

ческих условий. Плотность посадки — 2,8 растений/м².

В конце пререпродуктивного периода определяли площадь листьев и сухую биомассу растений. Удельную поверхностную плотность листьев (УППЛ) определяли как отношение сухой массы листьев к их площади. Для исследования содержания фотосинтетических пигментов брали пробы из пятого листа. Содержание хлорофилла (Хл) *a* и *b* и каротиноидов (Кар) определяли с помощью спектрофотометра СФ-2000 (“Спектр”, Россия) в экстракте 96% этиловым спиртом и рассчитывали по известным формулам [19].

Для измерений флуоресценции хлорофилла (Хл) 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, предварительно освещенных в течение 20 мин (155 мкмоль/(м² с) ФАР).

Количество генеративных органов (бутонов, цветков, завязей, плодов) подсчитывали каждые 7 дней. Учитывали раннюю (за первые 4 сбора плодов) и общую урожайность плодов с каждого соцветия. Плоды собирали в фазе технической спелости. Во время последнего сбора собирали плоды в фазе технической спелости, а также все зеленые плоды весом более 40 г. Энергию плодообразования рассчитывали как процент сформировавшихся плодов от количества цветковых почек.

Все эксперименты были проведены в 2-кратной повторности. На рисунках и в таблицах представлены средние значения и их стандартные ошибки. Разницу между средними значениями считали значимой при $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Выращивание растений томата при круглосуточном освещении и постоянной температуре (вариант 24 ч) в течение пререпродуктивного периода привело к развитию хлороза у активно растущих листьев (рис. 1). Содержание хлорофилла было в 3 раза ниже, чем у контрольных растений (табл. 1). Значения F_v/F_m листьев разных ярусов (со 2-го по 7-й) были значительно ниже, чем в контроле (рис. 2а). Максимальный квантовый выход (F_v/F_m) является одной из основных характеристик функционального состояния ФС II. Снижение показателя F_v/F_m отождествляют, как правило, с повреждением комплексов ФС II в результате стресса. При этом наблюдалось увеличение вариабельности параметра при снижении его значений, что указывает на возрастание гете-



Рис. 1. Пятый лист растений томата в конце пререпродуктивного периода (37 суток от появления всходов). Варианты слева направо: контроль, 24 ч, 24 ч + ДРОП.

рогенности среди участков листьев по фотосинтетической активности. Аналогично нашим данным, большая вариабельность значений F_v/F_m наблюдалась у листьев томата с развивающимся хлорозом вследствие поражения грибковой инфекцией [20]. Реальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (Φ) тоже существенно снижался при действии круглосуточного освещения при постоянной температуре (рис. 2б). Значения биомассы и площади листьев были также значительно ниже, чем у контрольных растений (табл. 1).

Листья растений, росших в условиях круглосуточного освещения и подвергавшихся действию ДРОП (вариант 24 ч + ДРОП), не имели признаков повреждений (рис. 1), лишь местами наблюдалась небольшая пятнистость в период интенсивного роста листа, которая, однако, выразилась в некотором снижении общего содержания хлорофиллов по сравнению с контролем (табл. 1). Листья растений варианта 24 ч + ДРОП сохраняли способность к первичному разделению заряда в РЦ ФС II на уровне, близком к контролю. Вели-

чина F_v/F_m варьировала у них в пределах 0.79–0.83 (рис. 2а). Значения Φ не отличались достоверно от таковых в контроле, однако отмечалась несколько большая вариабельность этого показателя (рис. 2б). К концу пререпродуктивного периода, перед высадкой в теплицу растения варианта 24 ч + ДРОП имели большую биомассу по сравнению с контролем. При этом растения были намного компактнее и по высоте были почти в два раза меньше, чем контрольные растения (табл. 1). По площади листьев значимых различий с контролем не было, что выразилось в более высоких значениях УППЛ у растений варианта 24 ч + ДРОП (табл. 1).

После высадки растений в теплицу, где они находились в одинаковых температурных и световых условиях, мы наблюдали последствие круглосуточного освещения и температурных обработок, применявшихся в течение пререпродуктивного периода. Выращивание растений при круглосуточном освещении и постоянной температуре (вариант 24 ч) привело к увеличению продолжительности периода от появления всходов до начала

Таблица 1. Биометрические показатели растений томата и содержание в листьях хлорофилла в конце пререпродуктивного периода

Вариант, опыта	Сухой вес растения, г	Площадь листьев, см ²	Высота растения, см	УППЛ, мг/см ²	Содержание Хл ($a + b$), мг/г сухой массы
Контроль	1.56 ^b	556 ^b	38 ^c	1.6 ^a	17.1 ^c
24 ч	1.00 ^a	265 ^a	30 ^b	2.1 ^b	5.6 ^a
24 ч + ДРОП	1.97 ^c	526 ^b	22 ^a	2.4 ^c	10.8 ^b

Примечание. $n = 5$. Разными буквами отмечены достоверно различающиеся величины ($P < 0.05$).

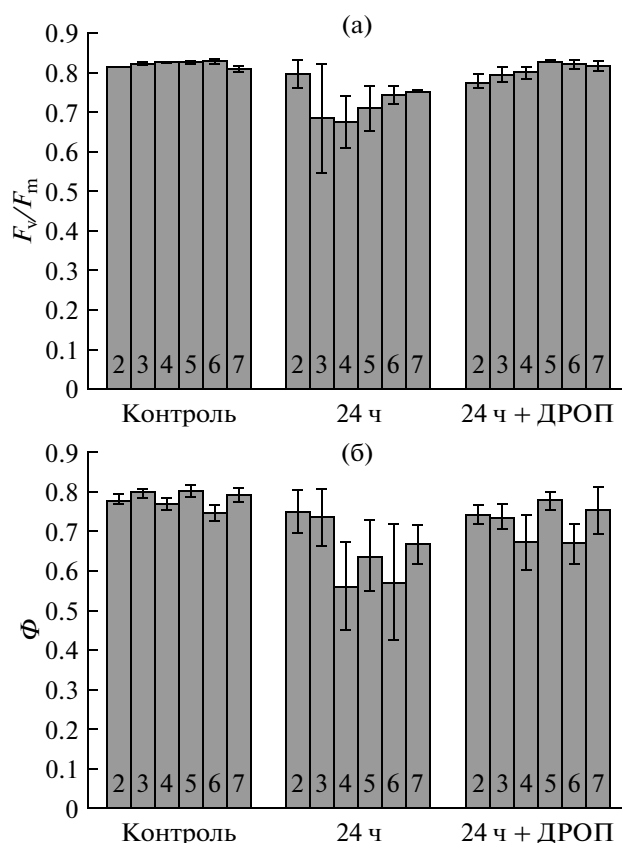


Рис. 2. Потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (F_v/F_m) (а) и реальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (Φ) (б) в конце пререпродуктивного периода (37 суток от появления всходов томата).

Номера 2–7 соответствуют порядковым номерам листьев ($n = 6$).

цветения почти на 2 недели, значительно снизило энергию плодообразования, раннюю и общую урожайность плодов по сравнению с контрольными растениями (табл. 2). В варианте 24 ч + ДРОП длительность периода от появления всходов до начала цветения и общая урожайность растений не отличались достоверно от показателей в контроле, а ранняя урожайность была несколько выше по сравнению с контролем (табл. 2).

Средняя масса плода не различалась достоверно между вариантами, составляя в среднем 105 г.

Характеризуя динамику сбора плодов, можно отметить, что наименьшие значения общей урожайности плодов в варианте 24 ч были обусловлены низкой ранней урожайностью (рис. 3а) вследствие задержки начала цветения и, соответственно, плодоношения. Анализ урожайности плодов по соцветиям показал, что этот вариант опыта характеризовался меньшей урожайностью всех соцветий за исключением первого (рис. 3б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Выращивание молодых растений томата в условиях круглосуточного освещения и постоянной температуры привело к фотоингибированию фотосинтетического аппарата и повреждению листьев, в результате чего растения имели низкие значения биомассы и площади листьев, что ранее неоднократно описывалось в литературе [5, 11]. Нарушения в функционировании фотосинтетического аппарата были выявлены по характеристикам флуоресценции хлорофилла (F_v/F_m и Φ) еще до того, как появились внешние признаки, указывающие на нарушение физиологических функций. В последствии неблагоприятный эффект круглосуточного освещения на растения томата проявился в задержке цветения, снижении энергии плодообразования и урожайности плодов.

Применение ДРОП в условиях круглосуточного освещения в пререпродуктивный период развития растений томата предотвратило появления хлороза листьев, увеличило биомассу растений и площадь листьев, а впоследствии у растений, обработанных ДРОП, не наблюдалось негативного влияния круглосуточного освещения; и время до цветения, энергия плодообразования и урожайность плодов не отличались от показателей контрольных растений. В конце пререпродуктивного периода, перед высадкой в теплицу, растения, выращенные в условиях круглосуточного освещения с обработкой ДРОП, имели большую биомассу по сравнению с растениями, выращенными при 16-часовом фотопериоде, но при этом были более компактными, что является важным показателем качества для рассады томата [21]. Большая биомасса растений была обусловлена не большей площадью ассимилирующей поверхности, а более высокими значениями УППЛ.

Таблица 2. Показатели репродукции растений томата в весенне-летнем обороте

Вариант опыта	Продолжительность периода от всходов до цветения, сутки	Энергия плодообразования, %	Ранняя урожайность, кг/м ²	Общая урожайность, кг/м ²
Контроль	46 ^a	97 ^b	4.3 ^b	10.4 ^b
24 ч	59 ^b	57 ^a	2.5 ^a	8.9 ^a
24 ч + ДРОП	49 ^a	93 ^b	4.6 ^c	10.2 ^b

Примечание. $n = 5$. Разными буквами отмечены достоверно различающиеся величины ($P < 0.05$).

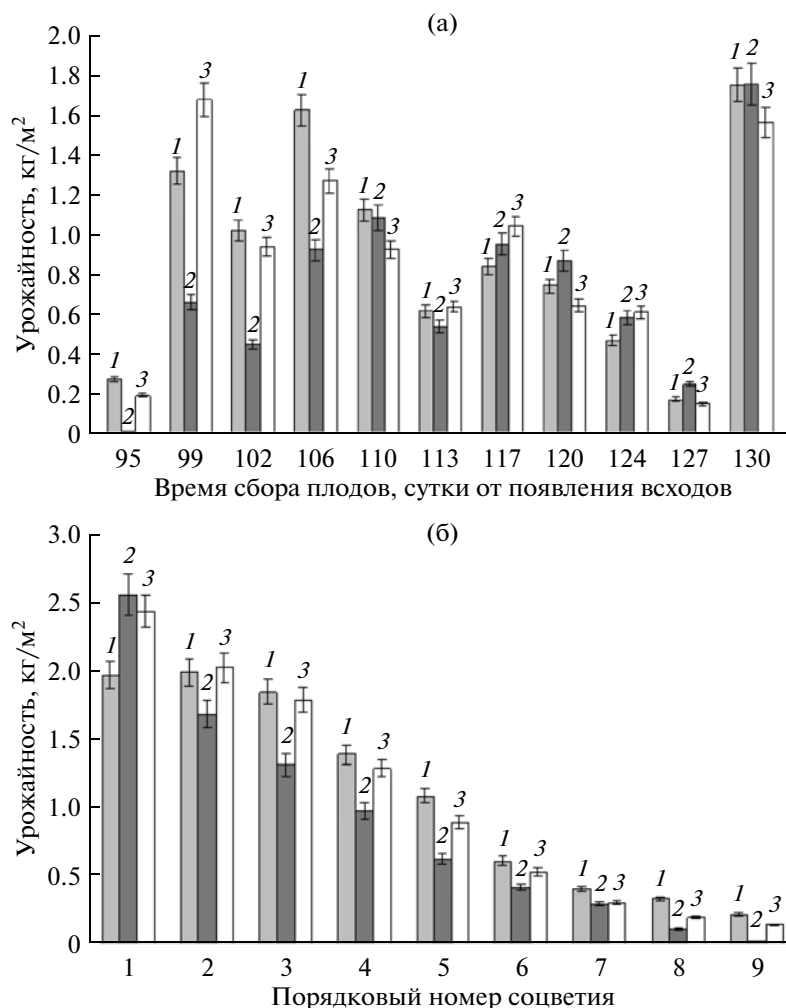


Рис. 3. Динамика плодоношения растений томата ($n = 36$) (а) и урожайность плодов томата по отдельным соцветиям (б) растений, выращенных в течение пререпродуктивного периода в условиях 16-часового (контроль, 1) и 24-часового фотопериода при постоянной температуре (2) или подвергавшихся действию ДРОП (3).

Считается, что биомасса растений, высаженных в теплицу, определяет интенсивность раннего роста после высадки и в конечном счете урожайность плодов томата [18]. Можно было ожидать, что у рассады с большей биомассой увеличится урожайность плодов. Однако наши результаты показали, что по общей урожайности растения, полученные из рассады, выращенной в условиях круглосуточного освещения с применением ДРОП, не превосходили контроль, хотя ранняя урожайность у них была несколько выше, что с учетом более высокой реализационной цены на раннюю продукцию может обеспечивать увеличение экономической эффективности производства. Важно отметить, что несмотря на то, что снижение общей урожайности растений, выращенных в условиях круглосуточного освещения и постоянной температуры произошло за счет значительного снижения ранней урожайности, анализ отдельных соцветий свидетельствует об отдаленном неблаго-

приятном действии круглосуточного освещения при постоянной температуре в пререпродуктивный период на продуктивность всех соцветий, начиная со второго и вплоть до девятого, за исключением первого. У растений, обработанных ДРОП в период действия круглосуточного освещения, этого не наблюдалось.

Применение ДРОП в условиях круглосуточного освещения в пререпродуктивный период развития не ускорило репродуктивного развития растений по сравнению с контролем, как это было отмечено при действии термопериода [15]. Ускорение развития при действии термопериода с низкими ночными температурами коррелировало со значениями среднесуточной температуры. Так, скорость развития цветков была выше при более низких значениях среднесуточной температуры [15]. Отсутствие ускорения репродуктивного развития под влиянием ДРОП по сравнению с контролем в наших экспериментах, воз-

можно, связано с тем, что среднесуточная температура в вариантах отличалась незначительно, составляя 24°C в контроле и 24.7°C в варианте 24 ч + ДРОП. По сравнению же с вариантом с постоянной температурой при круглосуточном освещении (среднесуточная температура 26°C) ДРОП значительно сократил продолжительность периода от всходов до цветения.

Причины фотоповреждений листьев и механизмы реакции растений на длинные фотопериоды до сих пор остаются предметом дискуссий [5, 11, 22]. На сегодняшний день нет единого мнения относительно механизмов, участвующих в реакциях растений на круглосуточное освещение. Многие из предложенных гипотез не находят должной экспериментальной поддержки. Результаты, полученные в нашей работе, не поддерживают гипотезу о гипераккумуляции крахмала как причине повреждения листьев в условиях круглосуточного освещения [23–25]. Обычно накопление крахмала в листьях приводит к увеличению значений УППЛ [26]. В наших опытах листья растений, подвергавшихся действию ДРОП в условиях круглосуточного освещения, имели самые высокие значения УППЛ, но не имели признаков хлороза в отличие от хлоротичных листьев растений, растущих при круглосуточном освещении и постоянной температуре и имеющих более низкие значения УППЛ. Однако надо отметить, что мы определяли УППЛ на стадии, когда хлороз был уже довольно сильным, и вполне возможно, что большее увеличение УППЛ имело место в варианте с постоянной температурой до того, как появились видимые признаки повреждения листьев.

Обычно повышение устойчивости растений к избыточному свету связывают с повышением активности механизмов антиоксидантной защиты [27, 28]. Мы предполагаем, что ДРОП может защищать фотосинтетический аппарат листьев растений от повреждающего действия АФК в условиях длинных фотопериодов, индуцируя неспецифический ответ, как это было показано в работах с растениями огурца [29]. При формировании неспецифической устойчивости происходит активация работы механизмов антиоксидантной защиты [30]. Таким образом, ДРОП может снижать повреждающее действие круглосуточного освещения за счет повышения активности работы антиоксидантной системы растений, нейтрализующей АФК, появляющихся в результате фотоокислительного стресса.

Применение круглосуточного освещения в практике растениеводства экономически целесообразно для высокорентабельных культур [11], и поскольку томат относится к их числу, то существуют потенциальные преимущества выращивания растений томата в условиях 24-часового фотопериода при относительно низком уровне освещенности.

Наши данные показали, что применение ДРОП в условиях круглосуточного освещения может приводить к увеличению выхода ранней продукции, реализационная цена которой в несколько раз выше, чем поздней. Однако для того, чтобы использовать эти потенциальные преимущества в полной мере, необходимо лучше изучить механизмы реакции растений на действие длительных фотопериодов и на основе этого разработать технические приемы, позволяющие избежать неблагоприятные последствия круглосуточного освещения на рост и развитие растений. Управление температурным режимом в суточном цикле с использованием переменных температур, в том числе ДРОП, с тщательно подобранными параметрами (длительностью и интенсивностью низкотемпературного воздействия) могут лечь в основу таких приемов.

Авторы выражают глубокую благодарность Т.С. Гоголевой, Т.Ф. Алексеевой и Н.И. Хилкову за помощь в проведении экспериментальных исследований.

Исследования выполнены с использованием оборудования Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 14-04-00840_a.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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. V. 74. P. 295–306.
2. Kitaya Y., Niu G., Kozai T., Ohashi M. Photosynthetic photon flux, photoperiod, and CO₂ concentration affect growth and morphology of lettuce plug transplants // *Hort. Sci.* 1998. V. 33. P. 988–991.
3. Ohyama K., Kozai T. Estimating electric energy consumption and its cost in a transplant production factory with artificial lighting: a case study // *J. Soc. High Technol. Agr.* 1998. V. 10. P. 96–107.
4. Ohyama K., Manabe K., Omura Y., Kubota C., Kozai T. A comparison between closed-type and open-type transplant production systems with respect to quality of tomato plug transplants and resource consumption during summer // *Environ. Control Biol.* 2003. V. 41. P. 57–61.
5. Sysoeva M.I., Markovskaya E.F., Shibaeva T.G. Plants under continuous light: a review // *Plant Stress.* 2010. V. 4. P. 5–17.
6. Gaudreau L., Charbonneau J., Vézina L.-P., Gosselin A. Photoperiod and photosynthetic photon flux influence growth and quality of greenhouse-grown lettuce // *Hort. Sci.* 1994. V. 29. P. 1285–1289.
7. Wheeler R.M., Tibbitts T.W. Growth and tuberization of potato (*Solanum tuberosum* L.) under continuous light // *Plant Physiol.* 1986. V. 80. P. 801–804.

8. *Pettersen R.I., Moe R., Gislerød H.R.* Growth of pot roses and post-harvest rate of water loss as affected by air humidity and temperature variations during growth under continuous light // *Sci. Hort.* 2007. V. 114. P. 207–213.
9. *Withrow A.P., Withrow R.B.* Photoperiodic chlorosis in tomato // *Plant Physiol.* 1949. V. 24. P. 657–663.
10. *Globig S., Rosen I., Janes H.W.* Continuous light effects on photosynthesis and carbon metabolism in tomato // *Acta Hort.* 1997. V. 418. P. 141–152.
11. *Velez-Ramirez A.I., van Ieperen W., Vreugdenhil D., Millenaar F.F.* Plants under continuous light // *Trends Plant Sci.* 2011. V. 16. P. 310–318.
12. *Hillman W.S.* Injury of tomato plants by continuous light and unfavorable photoperiodic cycles // *Am. J. Bot.* 1956. V. 43. P. 89–96.
13. *Omura Y., Oshima Y., Kubota C., Kozai T., Kubota C.* Treatments of fluctuating temperature under continuous light enabled the production of quality transplants of tomato, eggplant and sweet pepper // *Hort. Sci.* 2001. V. 36. P. 586–587.
14. *Ohyama K., Omura Y., Kozai T.* Effects of air temperature regimes on physiological disorders and floral development of tomato seedlings grown under continuous light // *Hort. Sci.* 2005. V. 40. P. 1304–1306.
15. *Ohyama K., Manabe K., Omura Y., Kozai T., Kubota C.* Potential use of a 24-hour photoperiod (continuous light) with alternating air temperature for production of tomato plug transplants in a closed system // *Hort. Sci.* 2005. V. 40. P. 374–377.
16. *Sysoeva M.I., Shibaeva T.G., Sherudilo E.G., Ikkonen E.N.* Control of continuous irradiation injury on tomato plants with a temperature drop // *Acta Hort.* 2012. V. 956. P. 283–290.
17. *Сысоева М.И., Шибеева Т.Г., Шерудило Е.Г.* Способ выращивания рассады томата в защищенном грунте (Патент РФ № 2494605) // *Бюлл. Федеральной службы по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам.* 2013. № 28. 6 с.
18. *Van de Vooren J., Welles G.W.H., Hayman G.* Glasshouse crop production // *The Tomato Crop. A Scientific Basis for Improvement* / Eds. Atherton J.G., Rudich J. London: Chapman and Hall, 1986. P. 581–623.
19. *Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R.* Determinations of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents // *Biochem. Soc. Trans.* 1983. V. 603. P. 591–592.
20. *Prokopová J., Mieslerová B., Hlaváčková V., Hlavinka J., Lebeda A., Nauš J., Špundová M.* Changes in photosynthesis of *Lycopersicon* spp. plants induced by tomato powdery mildew infection in combination with heat shock pre-treatment // *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 2010. V. 74. P. 205–213.
21. *Boyhan G.E., Kelley W.T.* Transplant Production // *Commercial Tomato Production Handbook.* University of Georgia, 2010. Bulletin 1312. http://www.caes.uga.edu/Publications/displayHTML.cfm?pk_id=7470
22. *Сысоева М.И., Марковская Е.Ф.* Влияние круглосуточного освещения на процессы жизнедеятельности растений // *Успехи соврем. биологии.* 2008. Т. 128. С. 609–620.
23. *Bradley F.M., Janes H.W.* Carbon partitioning in tomato leaves exposed to continuous light // *Acta Hort.* 1985. V. 174. P. 293–302.
24. *Logendra S., Putman J.D., Janes H.W.* The influence of light period on carbon partitioning, translocation and growth in tomato // *Sci. Hort.* 1990. V. 42. P. 75–83.
25. *Murage E., Watashiro N., Masuda M.* Leaf chlorosis and carbon metabolism of eggplant in response to continuous light and carbon dioxide // *Sci. Hort.* 1996. V. 67. P. 27–37.
26. *Васфиллов С.П.* Анализ причин изменчивости отношения сухой массы листа к его площади у растений // *Журн. общей биологии.* 2011. Т. 72. С. 436–454.
27. *Shen W., Nada K., Tachibana S.* Effect of cold treatment on enzymic and nonenzymic antioxidant activities in leaves of chilling-tolerant and chilling-sensitive cucumber cultivars // *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 1999. V. 68. P. 967–973.
28. *Burritt D.J., Mackenzie S.* Antioxidant metabolism during acclimation of *Begonia × erythrophylla* to high light levels // *Ann. Bot.* 2003. V. 91. P. 783–794.
29. *Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Шерудило Е.Г.* Феномен ежесуточного кратковременного влияния низких закалывающих температур на жизнедеятельность растения // *Онтогенез.* 2008. Т. 39. С. 323–332.
30. *Chapin F.S.* Integrated responses of plants to stress. A centralized system of physiological responses // *BioScience.* 1991. V. 41. P. 29–36.