

РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ ТОМАТОВ ПОД СВЕТОМ РАЗЛИЧНОГО СПЕКТРАЛЬНОГО СОСТАВА

© 2022 г. О. В. Наконечная^{a, *}, А. С. Холин^b, Е. П. Субботин^b,
О. В. Грищенко^a, Е. В. Бурковская^a, Ю. А. Хроленко^a, М. Л. Бурдуковский^a,
Ю. Н. Кульчин^b, Ю. Н. Журавлев^a

^aФедеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии
Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, Россия

^bИнститут автоматизации и процессов управления Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Владивосток, Россия

*e-mail: markelova@biosoil.ru

Поступила в редакцию 30.12.2021 г.

После доработки 17.03.2022 г.

Принята к публикации 21.03.2022 г.

Исследовали развитие растений томата (*Solanum lycopersicum* L., сорт Бонсай) при освещении различными светодиодными лампами. В эксперименте использовали четыре варианта освещения: теплый белый (WW) в качестве контроля, солнечный бокс (SB), красно-зелено-синий (RGB) и красно-синий (FS). Они характеризовались различными комбинациями синей (B), зеленой (G) и красной (R) долей в спектре: 14% B : 48% G : 38% R (WW), 26% B : 41% G : 33% R (SB), 32% B : 19% G : 49% R (RGB), 27% B : 11% G : 62% R (FS). Плотность потока фотонов составляла 150 мкмоль/(м² с). Установлено, что разница в соотношении R : G : B долей в спектрах не влияла на накопление сырой и сухой массы надземной части и корней, и на содержание воды и сухого вещества в зеленой части растений. Выявлены достоверные различия в строении устьичного аппарата в зависимости от соотношения основных длин волн (R : G : B) в спектре. Плотность распределения устьиц на нижней стороне листа была наибольшей у растений в условиях WW и наименьшей у растений в условиях FS, спектральный состав последнего характеризовался уменьшением доли зеленого света в 4 раза и увеличением долей красного и синего света практически в два раза. Ожидаемо, размеры замыкающих клеток устьиц были наибольшими у растений в условиях FS и наименьшими у растений в условиях WW. Показатели для растений, выросших под RGB и SB располагались в промежуточном положении между этими минимальным (WW) и максимальным (FS) значениями. Ответ растений на увеличение или уменьшение долей основных длин волн (R : G : B) в спектре в диапазоне 20–30% был пластичным и не затрагивал изменение габитуса, но через физиологические параметры способствовал акклимации к некомфортным условиям. Заключение, что определенное влияние на накопление воды и сухого вещества в надземной части растений и строение устьичного аппарата может оказывать большая доля зеленого в спектре.

Ключевые слова: *Solanum lycopersicum*, искусственный свет, полихромные спектры, светодиоды, рост растений, устьичный аппарат

DOI: 10.31857/S0015330322050165

ВВЕДЕНИЕ

Качество света — важный фактор, определяющий рост растений. Изучение его влияния на развитие растений не потеряло свою актуальность, несмотря на многолетнюю историю исследований. Модельным объектом из-за своих свойств является томат (*Solanum lycopersicum* L.) [1].

Одна из первых работ, посвященных исследованию влияния качества света на рост молодых

томатов, была проведена при использовании люминесцентных, галогенных ртутных и натриевых ламп высокого давления. Лучший рост наблюдали при применении теплого белого флуоресцентного света и худший — под натриевыми лампами [2]. Позднее ученые Италии изучали фитохромы A и B1 томата и показали, что светозависимое приобретение способности к регенерации побегов у гипокотилия томата регулируется фитохромами и антагонистически — рецептором синего света [3]. Ученые из Нидерландов были первыми, кто описал использование светодиодов для производства тепличных томатов [4]. Авторами показано, что

Сокращения: WW — спектр теплого белого света, SB — солнечный бокс, RGB — красно-зелено-синий и FS — красно-синий спектры.

снижение фотосинтетической способности связано не с возрастом листьев, а с их взаимным затенением на растении. Литовские авторы выявили положительный эффект ламп, дополненных УФ-излучением, и отрицательный эффект оранжевого и желтого света на более поздних стадиях выращивания томатов [5]. Растения под модулями с дополнительным желтым (595 нм) и оранжевым (622 нм) светом обладали самой высокой общей скоростью ассимиляции, но коэффициент площади листьев и удельная площадь листа у них были низкими. К схожему выводу пришли ученые, проводившие исследование влияния длин волн света на скорость роста и характеристики хлорофилла *a* у растений томата [6, 7].

Китайские ученые выявили, что комбинация красных и синих волн способствовала получению сильных, но низкорослых растений томата, по сравнению с проростками, выращенными только под красными светодиодами и имеющими длинный гипокотиль [8]. Высокая доля (50%) синего света в спектре неблагоприятно влияла на рост рассады томата, что связано с более низкой квантовой эффективностью синего света, по сравнению с красным светом [9]. Влияние красных и синих светодиодов изучено в ряде работ [10–13]. Часть работ посвящена изучению качества плодов томата в зависимости от освещения [14–16].

Исследование влияния интенсивности освещения показало, что ФАР 300 мкмоль/(м² с) была наиболее подходящей для выращивания молодых томатов, поскольку дальнейшее ее увеличение не приводило к существенному усилению роста растений [17].

Несмотря на обилие работ по изучению влияния света на развитие растений томатов, к настоящему времени отсутствуют данные по строению устьичного аппарата листа в зависимости от качества света. Целью данной работы было изучение реакции растений томата на различные варианты полихроматического светодиодного освещения, которые отражались на развитии растений и формировании устьичного аппарата.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводили в Федеральном научном центре биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) (Владивосток). В работе использовали семена томата (*Solanum lycopersicum* L.) сорта Бонсай. Сорт является детерминантным, отличается компактными размерами, вегетационным периодом 85–90 дней и рекомендован для мест, где выращивание томатов в открытом грунте невозможно.

Предпосевная подготовка и технология высевания проросших семян, а также характеристики грунта, использованного для посадки, описаны ранее [18]. Через 2 и 4 недели после прорастания семян растения пересаживали в горшки большего размера (объемом 20 см³ и 30 см³, соответственно). После посадки проросших семян в горшки растения выращивали 60 дней при температуре 21°C, влажности воздуха 75–82%, световом режиме 16/8 (день/ночь). Полив осуществляли с двухдневным интервалом, удобрения вносили один раз в неделю.

Для световых решений использовали экспериментальную установку, сконструированную в Центре лазерных технологий Института автоматизации и процессов управления ДВО РАН. Установка состояла из четырех боксов со следующим светодиодным освещением: WW (теплый белый), SB (солнечный бокс), RGB (красно-зелено-синий) и FS (красно-синий). Соотношение энергий в диапазоне синих-зеленых-красных областей спектра для светильника WW составляло 14 : 48 : 38 (%), для SB – 26 : 41 : 33 (%), для RGB – 32 : 19 : 49 (%), для FS – 27 : 11 : 62 (%). Подробные характеристики источников света приведены ранее [18]. Спектр FS имеет два пика – в синей и красной областях (440 и 660 нм, соответственно) и глубокий провал в зеленой области, поэтому название спектра – красно-синий. Но так как светодиоды излучают свет в некотором диапазоне, то пики характеризуются нарастанием уровня излучения до максимального значения и последующим спадом практически до нуля. В зеленую область из-за этого попадает излучение от второго пика и оно дает 10% в зеленой области. Плотность потока фотонов в видимом диапазоне спектра составляла 150 мкмоль/(м² с). Для эксперимента использовали 150 растений. Эксперимент проводили в 3 повторностях.

Через 2 и 4 недели после посадки, а также в конце эксперимента (через 60 дней) из каждого варианта случайным образом отбирали для исследований по 10 растений. Измеряли длину и ширину семядолей, длину гипокотыля, число настоящих листьев, их длину и ширину, индекс формы листа, сырую и сухую массу надземной части и корней, процент сухого вещества надземной части и корней, соотношение массы корня к общей сырой массе растения, содержание воды в растениях, характеристики устьичного аппарата, зольность [18]. Индекс формы листа рассчитывали как соотношение длины листа к ширине. Общую сухую зеленую массу из каждого экспериментального варианта использовали для измерения массового процента золы (зольности). Для этого образцы после сушки измельчали на мельнице и полученный порошок превращали в золу при температуре 450°C в течение 8 ч.

Таблица 1. Морфометрические параметры растений томатов, выращенных при освещении различными светодиодными лампами (возраст растений 14 дней)

Показатель	Вариант освещения			
	WW	SB	RGB	FS
Высота растений, мм	61.3 ± 4.0 ^a	56.1 ± 3.2 ^a	51.7 ± 4.0 ^a	61.6 ± 4.3 ^a
Длина семядольного листа, мм	20.0 ± 1.6 ^c	22.4 ± 1.9 ^{bc}	25.9 ± 1.5 ^{ab}	28.0 ± 1.6 ^a
Ширина семядольного листа, мм	8.3 ± 0.4 ^b	8.5 ± 1.0 ^b	11.0 ± 1.0 ^a	11.3 ± 0.7 ^a
Длина настоящего листа, мм	38.2 ± 3.1 ^b	44.8 ± 2.0 ^{ab}	42.6 ± 2.7 ^{ab}	47.5 ± 1.5 ^a
Ширина настоящего листа, мм	31.9 ± 2.5 ^a	36.1 ± 2.3 ^a	36.9 ± 2.2 ^a	37.1 ± 2.7 ^a

Примечание: WW – теплый белый (контроль); SB – солнечный бокс; RGB – красный-зеленый-синий; FS – красно-синий. В каждой строке величины, достоверно различающиеся при $P < 0.05$, обозначены разными надстрочными латинскими буквами.

Листья томатов сильно опушенные и приготовить хорошие слепки их эпидермиса проблематично, поэтому кусочки эпидермы получали на продольных тангентальных срезах, сделанных при помощи безопасной бритвы. Изучение устьиц проводили на препаратах, приготовленных согласно общепринятым методикам с некоторыми модификациями применительно к данному объекту [19]. Препараты просматривали и фотографировали под микроскопом Axioskop-40 с помощью встроенной видеокамеры AxioCam HRc (“Zeiss”, Германия). Исследовали два признака: длину замыкающих клеток устьиц и число устьиц на 1 см² листа. Определение числа устьиц в нижнем эпидермисе листа известной площади производили в 50–кратной повторности для каждого образца. Поле, в котором проводили подсчет устьиц, определяли как круг с площадью $S = \pi r^2$, где $r = 178.46$ мкм. При таком подходе полученные значения были рассчитаны, как $n \times 10^3/\text{см}^2$. Измерения проводили на препаратах с помощью программы Axio Vision 4.8.3 (подсчет числа устьиц в площади круга с заданным радиусом). Число измерений длины замыкающих клеток устьиц для каждого образца соответствует 50-ти.

Результаты обработаны с помощью программы Statistica 13.3. Графики построены на основе средних арифметических значений измеренных параметров ± SE. Группы растений, выращенные под полихромными спектрами с разным соотношением R : G : B, сравнивали с контрольными группами, используя критерий Стьюдента. Достоверность различий между средними значениями исследованных параметров определяли на основе дисперсионного анализа (ANOVA) с использованием теста Фишера. Критический уровень значимости принимали равным 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ

За первые 2 недели эксперимента томаты проходили возрастные состояния проростка и юве-

нильного растения. Растения из разных вариантов освещения имели близкие значения морфометрических параметров (табл. 1). Однако длина первого настоящего листа у растений под FS была достоверно больше значений данного показателя у растений под другими лампами. Минимальные значения размеров семядольных листьев и длины первого настоящего листа отмечены у растений контрольной группы (WW) (табл. 1).

В течение следующего месяца растения томатов проходили имматурное и виргинильное состояния прегенеративного периода. За этот период высота растений увеличилась почти в 2 раза. Они насчитывали до 10 настоящих листьев в имматурном состоянии, и до 20 – в виргинильном состоянии.

Через 60 дней выращивания самые высокие растения были отмечены под FS спектром, а самые низкие – под WW спектром (рис. 1а). Растения под RGB развивали максимальное количество листьев, в то время как у растений под WW и FS количество листьев было наименьшим (табл. 2). Достоверных отличий по накоплению сырой и сухой массы надземной части и корней не было обнаружено, равно как не было отличий в долях воды и сухого вещества в надземной части растений (табл. 2, рис. 1а–в, 2). Однако доля воды в корнях растений под RGB была достоверно выше, чем у растений других вариантов освещения, а доля сухого вещества корней у тех же растений была достоверно ниже, чем у всех остальных (табл. 2). Максимальный процент зольности выявлен у растений группы FS, значения его были достоверно больше, чем у растений под SB спектром (рис. 1б). Растения групп RGB и FS накапливали сухое вещество в надземной части больше, чем в корнях. В тоже время для растений групп SB и WW наблюдали обратную тенденцию (табл. 2).

Морфологический и анатомический анализ эпидермиса показал, что листья растений томата сильно опушенные, дорзовентральные, амфисто-

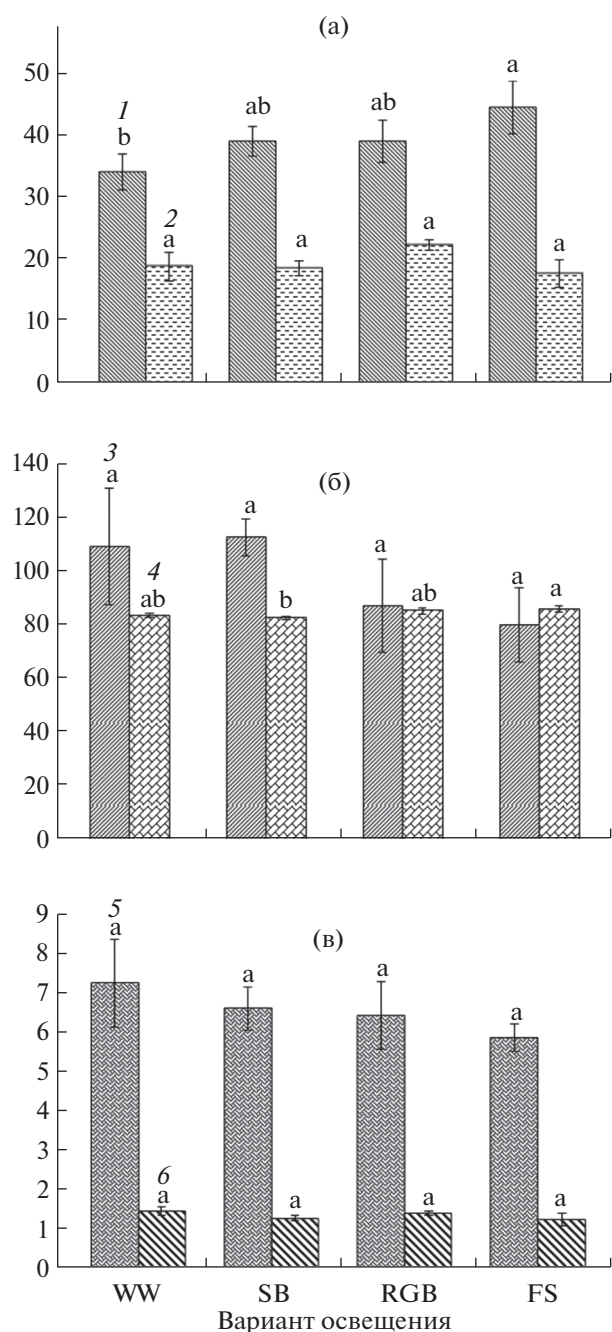


Рис. 1. Морфометрические параметры растений томата спустя 60 дней выращивания при разных вариантах освещения: WW (теплый белый), SB (солнечный бокс), RGB (красный-зеленый-синий), FS (красно-синий). 1 – высота растений, см; 2 – сырая масса корней, г; 3 – сырая масса растений, г; 4 – зольность, %; 5 – сухая масса растений, г; 6 – сухая масса корней, г. Одинаковыми латинскими буквами обозначены величины, различия между которыми не достоверны при $P < 0.05$.

матные, тип устьиц аномоцитный. Нижняя эпидерма однослойная, крупноклеточная, ее антиклинальные стенки сильно извилистые (рис. 3). Количественные показатели устьичного аппарата листа растений томата, выращенных при разных

вариантах светодиодного освещения, представлены на рис. 4. В ходе исследования установлено, что поверхностная плотность распределения устьиц на единицу площади абаксиальной стороны листа находилась в пределах от 11.47 ± 0.19 тыс./см² (FS) до 29.87 ± 0.18 тыс./см² (WW). Обнаружены статистически достоверные ($P < 0.01$) различия поверхностной плотности распределения устьиц на нижней стороне листа у всех вариантов по сравнению с контролем (WW), имеющим максимальное число устьиц. Экспериментальные группы различались между собой размерами замыкающих клеток устьиц (рис. 4а). Они изменялись в пределах от 26.8 ± 0.57 мкм (RGB) до 34.13 ± 0.80 мкм (FS). Были отмечены значимые отличия размеров замыкающих клеток устьиц у растений SB и FS между собой и в сравнении с контролем (WW) (рис. 4б). Во всех вариантах опыта сохранялась тенденция обратной зависимости значений исследованных показателей. Исключение составляли растения варианта SB, у которых наблюдали средние значения обоих показателей в опыте.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее американские ученые показали возможность удлинения гипокотыля у проростков томатов с использованием досветки R/FR светом (красный/дальний красный) в разных соотношениях в дополнение к белому свету [20]. Авторы показали, что добавочный свет с соотношением R : FR = 0.47 способствовал удлинению гипокотыля на 20%, по сравнению с контрольным светом без досветки, а снижение соотношения до R : FR = 0.05 привело к удлинению (на 44%) гипокотыля в сравнении с контролем. В нашем исследовании соотношение R : FR составляло 5 у WW и 4 – у FS, в то время как для светильников RGB и SB это соотношение было ниже – 3 и 1, соответственно. За первые две недели развития самыми высокими были проростки томатов из группы FS и WW, хотя отличия были в пределах ошибки. Таким образом, полученные нами результаты согласуются с приведенными данными [20], что доза дальнего красного FR влияет на вытягивание гипокотыля.

К окончанию опыта (через 60 дней) для растений группы FS были отмечены достоверно наибольшие значения высоты побега (рис. 1а). Определенное влияние на вытягивание растений может оказывать максимальная доля красного света в светильнике FS (62%), как это отмечено ранее для проростков томата [21], где максимальные значения высоты и сухой массы растений, выращенных при освещении светильниками в пропорции R : B, составляли 9 : 1. По мнению авторов, данный факт связан с более высокой квантовой эффективностью красного света по сравнению с эффективностью синего света.

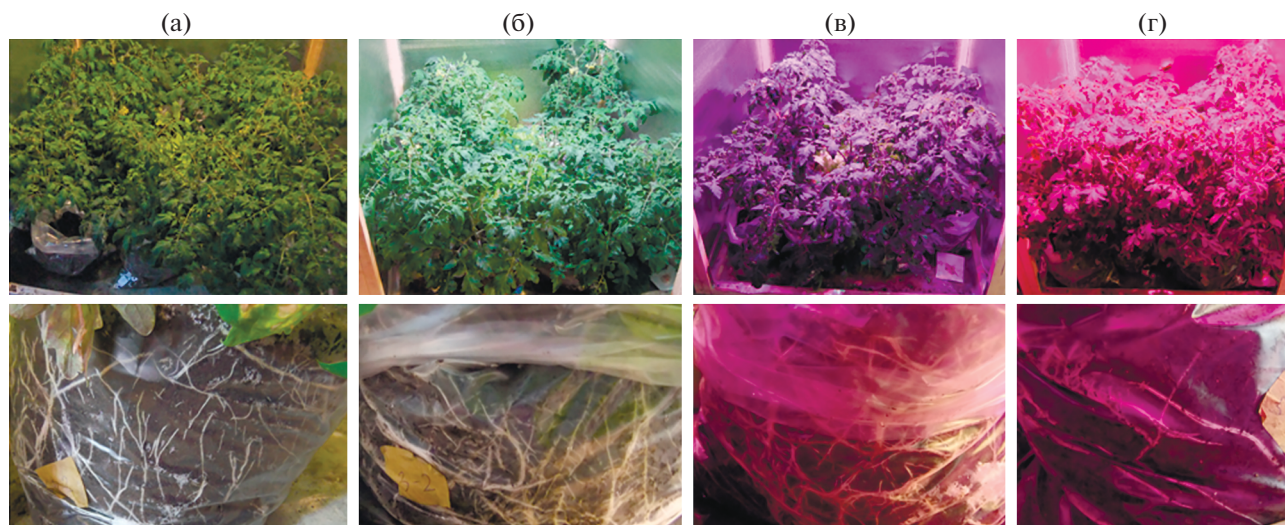


Рис. 2. Надземная часть (вверху) и корни (внизу) растений томата спустя 60 дней выращивания при разных вариантах освещения: а – WW (теплый белый), б – SB (солнечный бокс), в – RGB (красный-зеленый-синий), г – FS (красно-синий).

Число листьев у растений было максимальное в группе RGB. В контроле (WW) выявлены более вытянутые листья (максимальное значение индекса листа), в то время как для группы SB отмечены более широкие листья (минимальное значение индекса листа, табл. 2). Вытягивание листьев в длину у контрольной группы может быть связано с влиянием доли синего света в спектре светильника. У данного варианта светильника доля синего света меньше, чем в остальных почти в 2 раза.

В нашем эксперименте различия в накоплении сырой и сухой массы надземной части и корней под разным светом были в пределах ошибки, так же как и накопление воды и сухого вещества в

надземной части. Несмотря на это, минимальная доля воды в надземной части растений группы FS в совокупности с максимальной долей сухого вещества в надземной части обеспечили достоверно наибольший показатель зольности у данных растений. И обратная связь наблюдалась у растений SB – достоверно минимальный процент зольности был обеспечен самой большой долей воды и низкой долей сухого вещества в надземной части (табл. 2, рис. 1). Очень близки по данным показателям к растениям SB томаты, выращенные под WW. Оба источника освещения включали в себя наибольшую долю зеленого спектра, по сравнению с другими лампами (41% для SB и 48% для WW). Таким образом, определенное влияние на

Таблица 2. Морфометрические параметры растений томатов, выращенных при освещении различными светодиодами (возраст растений 60 дней)

Показатель	Вариант освещения			
	WW	SB	RGB	FS
Количество листьев	11.8 ± 0.9 ^b	12.2 ± 0.2 ^{ab}	14.2 ± 0.5 ^a	11.6 ± 0.8 ^b
Индекс формы листа	1.2 ± 0.1 ^a	1.0 ± 0.1 ^b	1.1 ± 0.1 ^{ab}	1.1 ± 0.1 ^{ab}
Соотношение массы корня к массе всего растения, %	18.2 ± 3.2 ^a	16.9 ± 1.3 ^a	23.2 ± 4.3 ^a	20.63.6 ^a
Доля воды в надземной части, %	92.5 ± 1.2 ^a	92.9 ± 0.5 ^a	91.3 ± 1.9 ^a	90.6 ± 2.4 ^a
Доля воды в корнях, %	92.9 ± 0.1 ^b	93.4 ± 0.2 ^b	93.9 ± 0.3 ^a	93.3 ± 0.2 ^b
Доля сухого вещества надземной части, %	7.5 ± 1.2 ^a	7.1 ± 0.5 ^a	8.7 ± 1.9 ^a	9.4 ± 2.4 ^a
Доля сухого вещества корней, %	7.1 ± 0.1 ^a	6.6 ± 0.2 ^a	6.1 ± 0.3 ^b	6.7 ± 0.2 ^a

Примечание: WW – теплый белый (контроль); SB – солнечный бокс; RGB – красный-зеленый-синий; FS – красно-синий. В каждой строке величины, достоверно различающиеся при $P < 0.05$, обозначены разными надстрочными латинскими буквами.

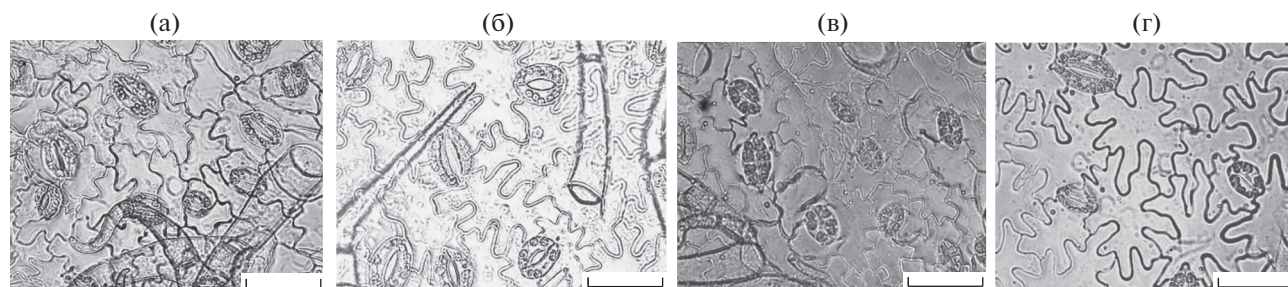


Рис. 3. Строение нижнего эпидермиса листа растений томата, выращенных при разных вариантах освещения: а – WW (теплый белый), б – SB (солнечный бокс), в – RGB (красный-зеленый-синий), г – FS (красно-синий). Линейка 50 мкм.

накопление воды и сухого вещества в надземной части растений может оказывать большая доля зеленого в спектре.

Обнаружено достоверно большее накопление воды в корнях у растений RGB, на фоне наименьшей доли сухого вещества, по сравнению с растениями других групп (табл. 2). Тем не менее, на массе корней значимо это не сказалось. Схожие результаты были получены ранее на растениях руколы *Eruca sativa* сорта Диковина с использованием тех же светильников, с теми же характеристиками, что и в настоящем исследовании [18].

Таким образом, полученные результаты показали, что спектр светильника FS способствовал вытягиванию растений томата за счет большей доли красного в спектре. В то же время снижение доли красного света и увеличение доли зеленого приводило к развитию большего числа листьев у группы растений RGB и увеличению размеров листьев у группы SB по сравнению с другими экспериментальными группами.

В литературе данные по корреляции между определенными световыми режимами и устьичными параметрами растений очень разнятся и имеют видо- и сортоспецифичность. В отличие от томатов, есть случаи, когда эффективность фотосинтетических процессов выше при выращивании на синем свете или с большей долей синего света по сравнению с красным. Например, у листьев растений салата (*Lactuca sativa* L.), выращенных при соотношении красного и синего спектра ($R/B = 1$), значительно возростала поверхностная плотность распределения устьиц при небольшом уменьшении размеров самих устьиц и, как следствие, эти растения имели самую высокую скорость фотосинтеза, по сравнению с моно- R и B, и другими соотношениями R/B [22]. В то же время, китайскими авторами при культивировании микрорастений картофеля на свету FL (Fluorescent white light) была выявлена максимальная плотность устьиц на нижней стороне листа и минимальный их размер, по сравнению с растениями под сине-красными и сине-красно-зелеными лампами. Причем, добавление зелено-

го спектра к сине-красному приводило к снижению плотности распределения устьиц на нижней поверхности листа [23]. В нашем исследовании максимальную плотность распределения устьиц на нижней стороне листа наблюдали у растений томата под WW, а максимальная доля зеленого также была у WW ламп. И в этом наши данные соотносятся с данными Ма и соавторов [23]. Использованные нами лампы имели разное количество зеленой доли в спектре, и в порядке ее уменьшения данные источники освещения располагаются так: WW – SB – RGB – FS. Мы наблюдали уменьшение плотности устьиц у растений с уменьшением доли зеленого в спектре и, одновременно, увеличение размеров замыкающих клеток устьиц, в соответствии с этим рядом. Исключение составили растения под RGB, которые характеризовались средними значениями и размера, и числа устьиц, и выбивались из общего ряда (рис. 4).

В рамках настоящего эксперимента поверхностная плотность распределения устьиц на единицу площади листа была в пределах от 11 тыс./см² (FS) до 30 тыс./см² (WW). Большинство вариантов попадают в характерный для мезофитов диапазон значений этого показателя с нижним пределом 19 тыс./см², как показано на примере рода *Hedysarum* L. [24]. Под светом FS плотность распределения устьиц на листе стремительно падала до значений характерных для сциофитов (но не облигатных, а факультативных “shade tolerant plants”). Например, устьица листьев травянистых видов *Aralia continentalis* и *A. cordata*, типичных представителей подлеска, при размерах в 32–34 мкм характеризуются плотностью на листе в 12.5 тыс./см² [25].

В ходе исследования устьичного аппарата листьев томата было выяснено, что WW стимулировал образование устьиц. Спектр FS способствовал увеличению размеров замыкающих клеток устьиц. Во всех вариантах опыта сохранена тенденция обратной зависимости значений исследованных показателей устьиц [26], за исключением растений варианта SB, у последних наблюдали средние значения обоих показателей в опыте (рис. 3, 4). Такое соче-

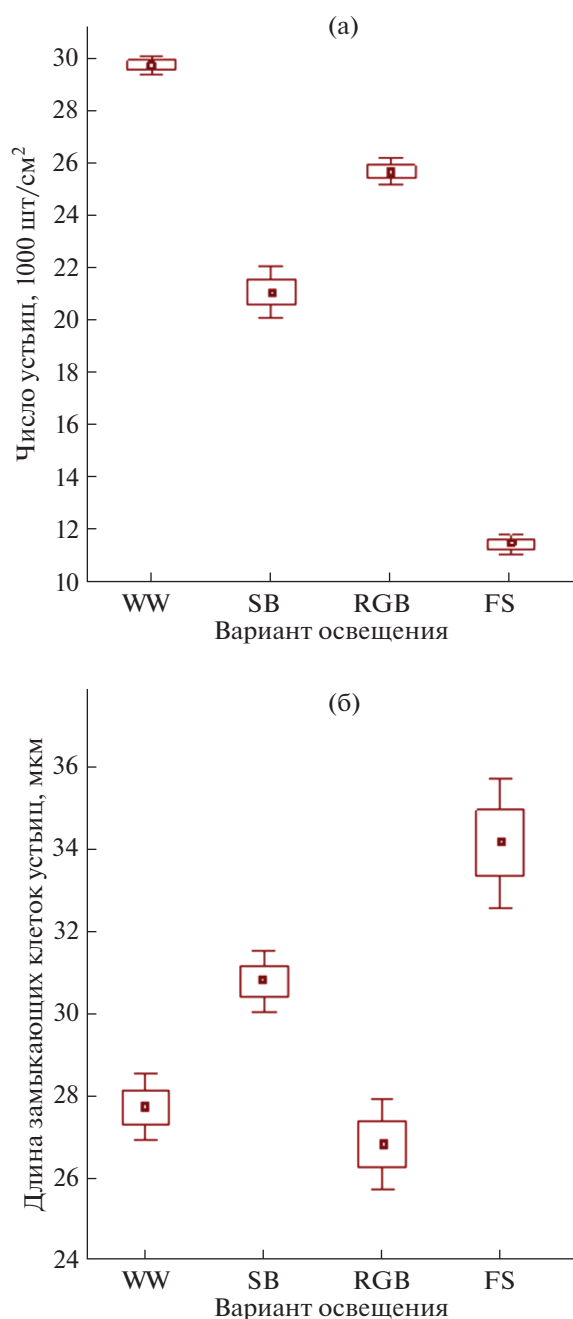


Рис. 4. Изменение количественных параметров устьиц нижнего эпидермиса растений томата, выращенных при разных вариантах освещения: а – число устьиц на единицу площади листа, б – длина замыкающих клеток устьиц листа. Варианты освещения: WW (теплый белый), SB (солнечный бокс), RGB (красный-зеленый-синий), FS (красно-синий).

тание параметров устьичного аппарата стало адаптивным, поскольку растения SB при самых крупных листьях имели максимальные (в пределах ошибки) значения зеленой массы при минимальной зольности. Подобное, и даже более явное изменение данной тенденции мы наблюдали ранее [27],

когда у растений салата (*Lactuca sativa* L.), выращенных в условиях SB, обнаружили максимальные значения обоих показателей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование развития растений томата (*S. lycopersicum* L., сорт Бонсай) при освещении различными светодиодными светильниками показало, что различные комбинации сине-зелено-красных спектров существенно не влияли на ростовые характеристики растений на разных этапах развития, но воздействовали на устьичный аппарат листьев. Так, сочетание синего, зеленого и красного света в SB в соотношении 26% В : 41% G : 33% R привело к формированию средних количественных показателей устьичного аппарата (в рамках данного эксперимента). В то же время различие в спектральном составе света WW по сравнению с SB привело к формированию более высокой устьичной проводимости, что, однако, не нашло отражения на габитусе томатов. Это может говорить о высокой пластичности и способности растений приспосабливаться к различным длинам волн в полихроматическом спектре освещения, даже если их сочетания не оптимальны. Результаты данного исследования могут быть использованы в сельскохозяйственной индустрии Севера и научных исследованиях.

Работа поддержана грантом Российской академии наук № 20-16-00016.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследования. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бочарникова Н.И. Генетические коллекции, как инструмент для селекционно-генетических исследований (на примере культуры томата) // Образование, наука и производство. 2014. № 2. С. 72.
2. Grimstad S.O. Interaction of lamp types and irradiance on the growth of tomato plants // Proc. II International Symposium on Artificial Light in Horticulture. Conthey, 1981. <https://www.actahort.org/books/128/index.htm>
3. Bertram L., Lercari B. Phytochrome A and phytochrome B1 control the acquisition of competence for shoot regeneration in tomato hypocotyl // Plant Cell Rep. 2000. V. 19. P. 604. <https://doi.org/10.1007/s002990050780>
4. Hogewoning S.W., Trouwborst G., Engbers G.J., Harbinson J., van Ieperen W., Ruijsch J., Schapendonk A.H.C.M., Pot S.C., van Kooten O. Plant physiological acclimation to irradiation by light emitting diodes (LEDs) // Acta Hort. 2007. V. 761. P. 183. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2007.761.23>
5. Brazaitytė A., Duchovskis P., Urbonavičiūtė A., Samuoliėnė G., Jankauskienė J., Sakalauskaitė J., Šabajevienė G.,

- Sirtautas R., Novičkovas A.* The effect of light-emitting diodes lighting on the growth of tomato transplants // *Zemdirbyste*. 2010. V. 97. P. 89.
6. *Suyanto H., Rupiasih N.N., Handayani D.* Influence of light wavelengths on growth of tomato // *Bumi Lestari J. Environ.* 2012. V. 12. P. 338.
 7. *Соколов А.В.* Обоснование параметров и разработка широкополосной системы освещения растений в защищенном грунте с резонансным электропитанием. Дис. ... канд. биол. наук. Москва: Всероссийский научно-исследовательский институт электрификации сельского хозяйства. 2015. 139 с.
 8. *Liu X.Y., Guo S.R., Xu Z.G., Jiao X.L.* Regulation of chloroplast ultrastructure, cross-section anatomy of leaves, and morphology of stomata of cherry tomato by different light irradiations of light emitting diodes // *HortScience*. 2011. V. 46. P. 217.
 9. *Nanya K., Ishigami Y., Hikosaka S., Goto E.* Effects of blue and red light on stem elongation and flowering of tomato seedlings // *Acta Hort.* 2012. V. 956. P. 264. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2012.956.29>
 10. *Kim E.Y., Park S.A., Park B.J., Lee Y., Oh M.M.* Growth and antioxidant phenolic compounds in cherry tomato seedlings grown under monochromatic light-emitting diodes // *Hortic. Environ. Biotechnol.* 2014. V. 55. P. 506. <https://doi.org/10.1007/s13580-014-0121-7>
 11. *Khoshimkhujaev B., Kwon J.K., Park K.S., Choi H.G., Lee S.Y.* Effect of monochromatic UV-A LED irradiation on the growth of tomato seedlings // *Hortic. Environ. Biotechnol.* 2014. V. 55. P. 287. <https://doi.org/10.1007/s13580-014-0021-x>
 12. *Vu N.T., Kim Y.S., Kang H.M., Kim I.S.* Influence of short-term irradiation during pre- and post-grafting period on the graft-take ratio and quality of tomato seedlings // *Hort. Environ. Biotechnol.* 2014. V. 55. P. 27. <https://doi.org/10.1007/s13580-014-0115-5>
 13. *Gómez C., Mitchell C.A.* Growth responses of tomato seedlings to different spectra of supplemental lighting // *HortScience*. 2015. V. 50. P. 1. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.50.1.112>
 14. *Lu N., Maruo T., Johkan M., Hohjo M., Tsukagoshi S., Ito Y., Ichimura T., Shinohara Y.* Effects of supplemental lighting with light-emitting diodes (LEDs) on tomato yield and quality of single-truss tomato plants grown at high planting density // *Environ. Control Biol.* 2012. V. 50. P. 63. <https://doi.org/10.2525/ecb.50.63>
 15. *Gómez C., Morrow R.C., Bourget C.M., Massa G.D., Mitchell C.A.* Comparison of intracanopy light-emitting diode towers and overhead high-pressure sodium lamps for supplemental lighting of greenhouse-grown tomatoes // *HortTechnology*. 2013. V. 23. P. 93. <https://doi.org/10.21273/HORTTECH.23.1.93>
 16. *Deram P., Lefsrud M.G., Orsat V.* Supplemental lighting orientation and red-to-blue ratio of light-emitting diodes for greenhouse tomato production // *HortScience*. 2014. V. 49. P. 448. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.49.4.448>
 17. *Fan X.X., Xu Z.G., Liu X.Y., Tang C.M., Wang L.W., Han X.L.* Effects of light intensity on the growth and leaf development of young tomato plants grown under a combination of red and blue light // *Sci. Hortic.* 2013. V. 153. P. 50. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.01.017>
 18. *Nakonechnaya O.V., Grishchenko O.V., Khrolenko Yu.A., Bulgakov V.P., Burkovskaya E.V., Grigorchuk V.P., Prokuda N.A., Kholin A.S., Gafitskaya I.V., Mikheeva A.V., Orlovskaya I.Yu., Burdukovskii M.L., Subbotin E.P., Kul'chin Yu.N.* Effect of LED lighting on morphogenesis and content of ascorbic acid, P, K, and Ca in *Eruca sativa* plants // *Russ. J. Plant Physiol.* 2021. V. 68. P. 356. <https://doi.org/10.1134/S1021443721020138>
 19. *Khrolenko Yu.A., Burundukova O.L., Burkovskaya E.V., Zhuravlev Yu.N.* Mesophyll structure and chloroplast density in *Panax ginseng* leaves from the Sikhote-Alin Mts // *Acta Biol. Crac. Ser. Bot.* 2012. V. 54. P. 54.
 20. *Chia P.-L., Kubota C.* End-of-day far-red light quality and dose requirements for tomato rootstock hypocotyl elongation // *HortScience*. 2010. V. 45. P. 1501. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.45.10.1501>
 21. *Nanya K., Ishigami Y., Hikosaka S., Goto E.* Effects of blue and red light on stem elongation and flowering of tomato seedlings // *Acta Hort.* 2012. V. 956. P. 264. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2012.956.29>
 22. *Wang J., Lu W., Tong Y., Yang Q.* Leaf morphology, photosynthetic performance, chlorophyll fluorescence, stomatal development of lettuce (*Lactuca sativa* L.) exposed to different ratios of red light to blue light // *Front. Plant Sci.* 2016. V. 7. P. 64. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00250>
 23. *Ma X., Wang Y., Liu M., Xu J., Xu Z.* Effects of green and red lights on the growth and morphogenesis of potato (*Solanum tuberosum* L.) plantlets *in vitro* // *Sci. Hortic.* 2015. V. 190. P. 104. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.01.006>
 24. *Plennik R.Y., Popova N.A.* Anatomy of leaves of the species of genus *Hedysarum* L. from Southern Siberia related with their adaptation // *Ekologiya*. 1990. V. 5. P. 3.
 25. *Хроленко Ю.А.* Особенности анатомического строения эпидермиса листьев некоторых растений острова Сахалин // *Вестник КрасГАУ*. 2010. Вып. 7. С. 44.
 26. *Jones H.G., Farquar G.D., Cowan I.R.* Stomatal function. Stanford (CA): Stanford University Press, 1987. P. 431.
 27. *Nakonechnaya O.V., Kholin A.S., Subbotin E.P., Grishchenko O.V., Burkovskaya E.V., Khrolenko Yu.A., Burdukovskii M.L., Micheeva A.V., Gafitskaya I.V., Orlovskaya I.Yu., Kulchin Yu.N.* Tomato (cv. Bonsai) plant development under different light spectra // *Proc. V Asian School-Conference on Physics and Technology of Nanostructured Materials*. Vladivostok, Dalnauka Publishing. 2020. P. 196.