

УДК 581.1;635.21;58.035.4;58.084.1

ВЛИЯНИЕ СООТНОШЕНИЯ КРАСНОГО И ДАЛЬНОГО КРАСНОГО СВЕТА НА РОСТ, СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ И ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА У КРЕСС-САЛАТА

© 2024 г. Т. Н. Лисина^{а, *}, О. А. Четина^б, В. А. Парфенкова^б,
О. В. Бурдышева^а, Е. С. Шолгин^а

^аПермский федеральный исследовательский центр Уральского отделения Российской академии наук,
Пермь, Россия,

^бПермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия
*e-mail: atea2@yandex.ru

Поступила в редакцию 29.10.2023 г.

После доработки 15.11.2023 г.

Принята к публикации 16.11.2023 г.

Дальний красный свет — это электромагнитное излучение с длиной волны 700–800 нм. Свет таких длин волн не входит в диапазон ФАР, но выполняет информационную роль для растений и опосредованно влияет на интенсивность фотосинтеза. В данной работе представлены результаты эксперимента по выращиванию кресс-салата (*Lepidium sativum* L.) в условиях освещения с разным соотношением красного и дальнего красного света (КС/ДКС) в общем спектре освещения. Рассмотрены варианты разного соотношения КС/ДКС = 1.1; КС/ДКС = 0.8; КС/ДКС = 0.5. Изучено влияние соотношения КС/ДКС на длину растений, содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях, интенсивность фотосинтеза. Показано, что понижение соотношения КС/ДКС в освещении приводит к удлинению растений кресс-салата, снижает содержание фотосинтетических пигментов. Освещение с соотношениями КС/ДКС = 0.8 и КС/ДКС = 0.5 при этом не снижает интенсивность фотосинтеза (на 14 сутки эксперимента), что может быть рассмотрено как положительное влияние. Освещение с соотношением КС/ДКС = 1.1 привело к снижению интенсивности фотосинтеза, вероятно, за счет значимого снижения содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений.

Ключевые слова: *Lepidium sativum*, дальний красный свет, спектральный состав света, интенсивность фотосинтеза, фотосинтетические пигменты, фитохромы

DOI: 10.31857/S0015330324030047, EDN: NMMHUQ

ВВЕДЕНИЕ¹

Свет является необходимым источником получения энергии для растений. Под светом мы понимаем электромагнитное излучение в диапазоне длин волн от 400 до 700 нм. Эту область называют фотосинтетически активной радиацией (ФАР). Дальний красный свет (ДКС) — длинноволновая радиация в диапазоне 700–800 нм. Этот диапазон находится между красным (КС) и инфракрасным светом и не входит в область ФАР, потому ранее было принято считать, что ДКС не оказывает влияния на фотосинтез. Но ДКС дает растениям информацию об окружающей среде, следовательно, опосредованно влияет на процессы роста и развития растений, особенно в затененных средах [1]. Фотосинтетические пигменты интенсивно поглощают ФАР, но пропускают большую часть фотосинтетиче-

ски неэффективного излучения, к которому относится ДКС [2].

В природе свет, обогащенный ДКС, бывает под пологом других растений. Если ДКС много, то это сигнал о близости более высоких соседних растений. Но в то же время есть надежда, что где-то рядом обнаружится свободный (еще не занятый другими растениями) участок. Еще до того, как растения будут затенены, небольшое количество дополнительного ДКС, отраженного соседними растениями, воспринимается фитохромами как сигнал раннего предупреждения о конкуренции [3]. Когда фоторецепторы растения получают информацию об увеличении доли ДКС, запускается “синдром избегания тени” (shade avoidance syndrome, SAS): удлинение черешков, междоузлий, появление гипонастических листьев и бледно-зеленой окраски, вызванной неполным формированием фотосинтетического аппарата [2]. Теневыносливые

¹Сокращения: ДКС — дальний красный свет, КС — красный свет.

растения не проявляют подобной реакции [4]. Вместо этого теневыносливые виды максимизируют улавливание радиации за счет расширения листьев, что сопровождается уменьшением толщины листовой пластины и увеличением доли биомассы в листьях [5].

Фоторецепторами “красной” части спектра у растений являются фитохромы, разные формы которых регистрируют и КС, и ДКС части спектра [6], поэтому имеет значение не абсолютное значение количества фотонов ДКС, попадающее на растение, а соотношение КС и ДКС (КС/ДКС).

Хотя фотоны ДКС слабо или неэффективно стимулируют фотосинтетическую реакцию [7], низкий уровень соотношения КС/ДКС, воспринимаемый фоторецепторами фитохромов, может вызывать существенные изменения в экспрессии генов и физиологических процессах. Вопрос об оптимальном соотношении КС/ДКС для получения наибольшего урожая для конкретной культуры обсуждается в научном сообществе и представляет большой научный интерес. Исследователи во всем мире изучают диапазон соотношения КС/ДКС для разных культур, имеющих значение в сельском хозяйстве [8–10]. ДКС регулирует морфологию и фотосинтетическую способность растений [11]. Выявление механизма этого регулирования может привести к повышению урожайности сельскохозяйственных культур [12].

На сегодняшний день большинство исследований сосредоточено на влиянии ДКС на морфологические характеристики растений, содержание фотосинтетических пигментов, флуоресценцию хлорофилла и другие показатели, как при возделывании полей, так и при культивировании растений в защищенном грунте. Зафиксировано влияние ДКС на площадь листьев [13], длину черешка и угол листа [14, 15], длину междоузлий [16], толщину листа [9], устьичную проводимость [17]. Однако, влияние ДКС на регуляцию устьиц является спорным [18]. Добавление ДКС в освещение может увеличить биомассу растений [19]. Снижение соотношения КС/ДКС способствует распределению сухого вещества растения по стеблю [20]. Ведутся работы по изучению влияния дальнего красного света на количество и структуру хлоропластов [21]. Продемонстрирована важная роль электрохимических мембранных процессов в регуляции фотосинтетического транспорта электронов у микроводорослей [22]. Доказано, что ДКС поддерживает выделение кислорода из листьев подсолнечника и фасоли [23].

В некоторых исследованиях [24] изучалось влияние ДКС на фотосистему и фотосинтетический транспорт электронов. Выявление фи-

зиологических механизмов, с помощью которых дальний красный свет влияет на фотосинтетическую способность растений, может привести к увеличению урожайности сельскохозяйственных культур. У многих культур в ответ на низкое соотношение КС/ДКС наблюдается ускоренное цветение, что также можно использовать как регуляторный фактор в сельском хозяйстве и садоводстве.

Цель данного экспериментального исследования – установить влияние разного соотношения КС/ДКС в спектре освещения на рост и интенсивность фотосинтеза кресс-салата, определить оптимальное соотношение КС/ДКС для культивирования кресс-салата в условиях светокультуры.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сотрудниками лаборатории агробиофотоники Пермского НИИСХ ПФИЦ УрО РАН сконструирован гроубокс, состоящий из четырех секторов. Секторы между собой изолированы светоотражающей поверхностью. Фотопериод 16/8 часов реализован при помощи механического таймера Systec. В качестве базового освещения использованы светодиодные светильники ECOLED-BIO-37-RF-D120-F-Trade IP65 (4000 К). Для внесения дополнительной спектральной составляющей к базовому освещению использованы линейки со светодиодами длиной волны 730 нм, которые закреплены рядом с основными лампами.

Секторы гроубокса отличаются соотношением красного и дальнего красного света (КС/ДКС) в спектре. Регистрация спектра освещения в секторах гроубокса проведена портативным спектрометром MK350S Premium. В первом секторе только базовое освещение (контроль), соотношение КС/ДКС = 9.9. Во втором секторе соотношение КС/ДКС = 1.1, в третьем секторе – 0.8, в четвертом секторе – 0.5 (рис. 1).

В качестве объекта исследования выбран кресс-салат (*Lepidium sativum* L.) – съедобное однолетнее или двулетнее травянистое растение семейства Капустные, или Крестоцветные. Кресс-салат является распространенным модельным растением, обладающим повышенной чувствительностью к разного рода стрессам (загрязнение, нехватка влаги, света и т.д.), а также хозяйственно-ценной культурой, так как обладает рядом полезных для человека свойств. Тест-растения выращивали в пластиковых контейнерах высотой 50 мм и площадью нижнего поперечного сечения (дна) – 50 мм × 80 мм, верхнего поперечного сечения – 70 мм × 95 мм, в качестве субстрата использовали вермикулит. В каждый контейнер вносили по 0.5 г семян кресс-салата, однократно увлажняли раствором

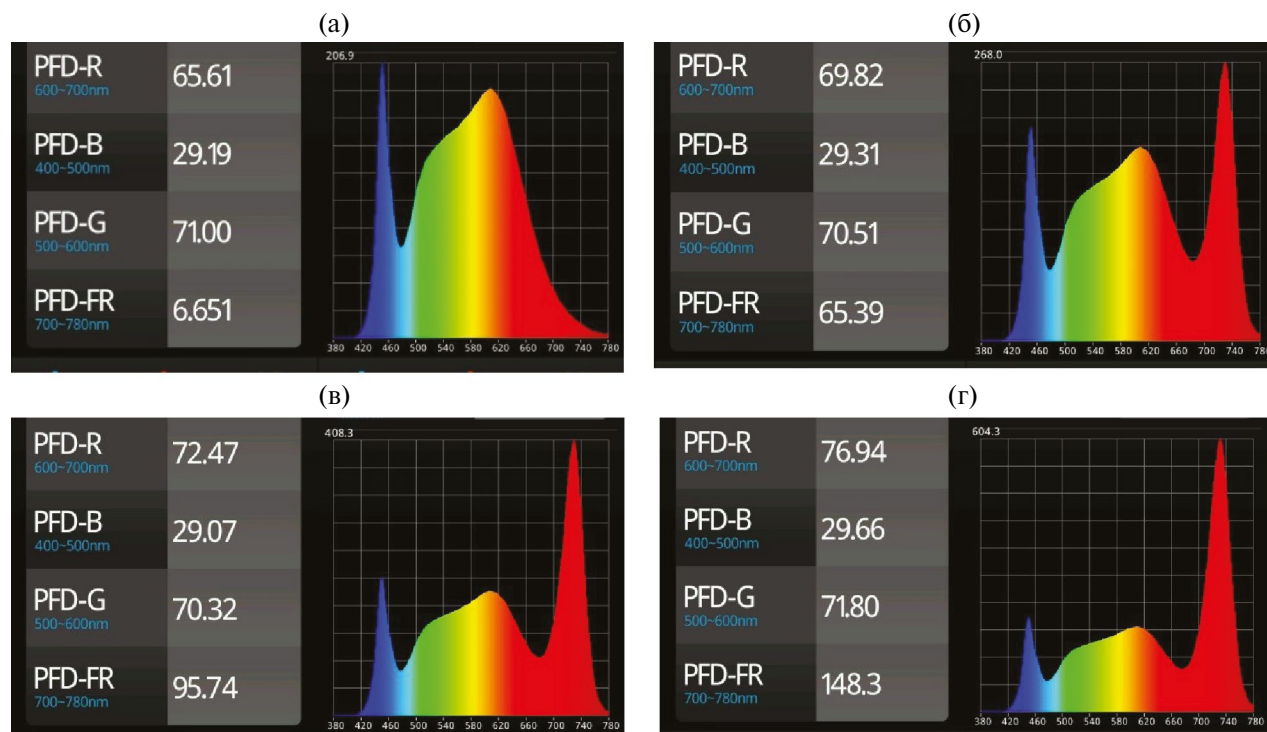


Рис. 1. Спектральный состав освещения в секторах гроубокса. а) сектор 1 (КС/ДКС = 9.9); б) сектор 2 (КС/ДКС = 1.1); в) сектор 3 (КС/ДКС = 0.8); г) сектор 4 (КС/ДКС = 0.5).
 ПФД-Р – поток фотонов в “красной зоне”, мкмоль/(м² с).
 ПФД-В – поток фотонов в “синей зоне”, мкмоль/(м² с).
 ПФД-Г – поток фотонов в “зеленой зоне”, мкмоль/(м² с).
 ПФД-FR – поток фотонов в “дальней красной зоне”, мкмоль/(м² с).

Кноп в количестве 25 мл (далее поливали дистиллированной водой по мере необходимости) и выращивали при температуре 25°C и длине светового дня 16 ч. Контейнеры с растениями располагались непосредственно под источниками освещения (рис. 2).

Снятие результатов проводили на 4, 7 и 14 сутки с момента посадки. Длину надземной части определяли путем измерения 60 растений. Количество пигментов определяли спектрофотометрическим методом при длинах волн 665, 649 и 440 нм в ацетоновой вытяжке. Для расчета концентрации хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов использовали формулы Винтерманса де Мотса [25]. Интенсивность фотосинтеза оценивали фотоколориметрически по содержанию углерода в листьях путем мокрого сжигания в хромовой смеси [26]. Опыты проводили в 3-кратной биологической и 3-кратной аналитической повторностях.

Полученные данные обработаны с применением методов описательной статистики, критериев Стьюдента и сдвига/положения для определения достоверности различий между вариантами (в зависимости от нормальности распределения выборки). Значимыми считали различия между сравниваемыми величинами с доверительной вероятностью 95% и выше ($P \leq 0.05$).

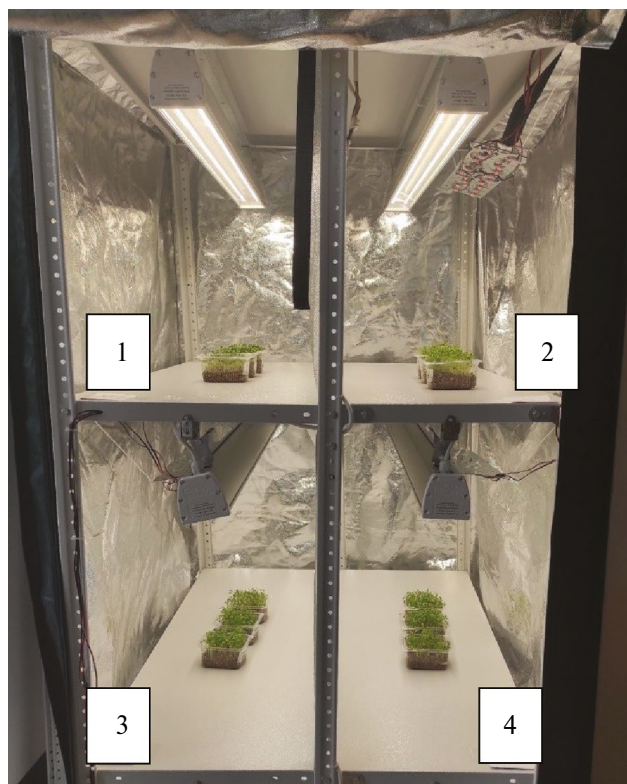


Рис. 2. Внешний вид растений в гроубоксе на 7 сутки эксперимента. Цифрами обозначены номера секторов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты исследований по длине наземной части представлены на рис. 3. Измерения длины надземной части растений были проведены на 4, 7 и 14-е сут эксперимента. На 4 сутки всходы растений из разных секторов гроубокса не имели статистически достоверных отличий между собой ($P = 0.09–0.99$). На 7 сут зафиксированы достоверные отличия по этому показателю между растениями из разных секторов. Увеличение длины надземной части на 7 сут по сравнению с контролем было тем больше, чем ниже соотношение КС/ДКС. На 14 сутки эксперимента различия по длине надземной части у растений между секторами со светодиодной досветкой ДКС уже не имели большого значения. Между длиной растений из секторов КС/ДКС = 1.1 и КС/ДКС = 0.8 статистически достоверных различий нет, но растения без досветки ДКС (контроль) значимо уступали по этому показателю растениям, выращенным с досветкой ДКС. Таким образом, снижение соотношения КС/ДКС до 1.1–0.5 достоверно приводит к увеличению длины растения кресс-салата.

Определение содержания пигментов проводилось на 7 и 14 сут эксперимента. Статистически достоверные отличия по содержанию хлорофиллов и каротиноидов зафиксированы уже на 7-е сут эксперимента (рис. 4–6). Эта тенденция к снижению сохранилась и на 14-е сут эксперимента. Различия по содержанию хлорофилла *a* и каротиноидов в листьях растений салата достоверны между всеми вариантами соотношения КС/ДКС на 14 сутки эксперимента. Различия по содержанию хлорофилла *b* достоверны на 14 сут только у секторов с соотношением КС/ДКС = 1.1 и КС/ДКС = 0.8.

Интенсивность фотосинтеза определяли на 4, 7 и 14-е сут эксперимента. Зафиксировано достоверное увеличение интенсивности фотосинтеза на 4 сут эксперимента у растений экспериментальных секторов с досветкой ДКС по сравнению с контролем. На 7 сут эксперимента интенсивность фотосинтеза растений с наименьшим из использованных соотношений КС/ДКС = 0.5 статистически не отличалась от контроля. Интенсивность фотосинтеза, зарегистрированная у растений секторов с соотношением КС/ДКС = 1.1 и КС/ДКС = 0.8, была еще достоверно выше по сравнению с контролем, но наметилась тенденция к уменьшению разницы. На 14 сут эксперимента интенсивность фотосинтеза растений из секторов с соотношением КС/ДКС = 0.8 и КС/ДКС = 0.5 не имела достоверных отличий по сравнению с контролем, а интенсивность фотосинтеза растений из сектора с соотношением КС/ДКС = 1.1 была достоверно ниже, чем в контроле (рис. 7).

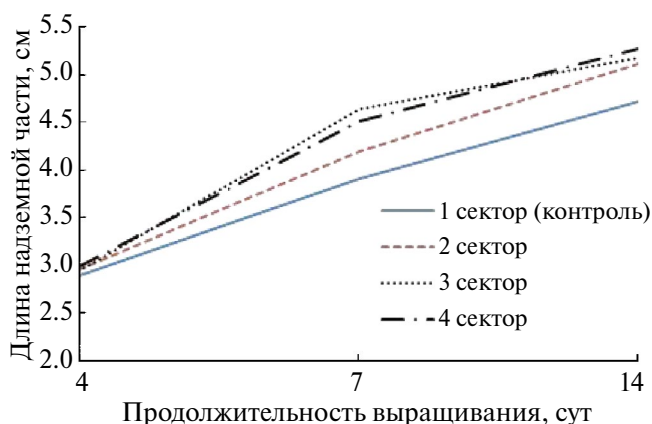


Рис. 3. Длина надземной части кресс-салата при освещении с разным соотношением КС/ДКС.

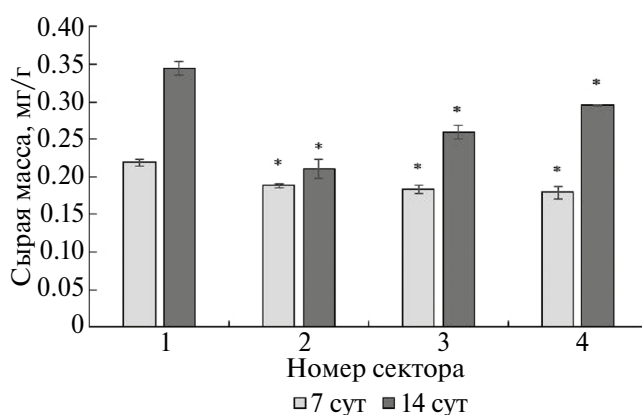


Рис. 4. Содержание каротиноидов в листьях кресс-салата при освещении с разным соотношением КС/ДКС. Звездочкой отмечены значимые различия с контрольным вариантом.

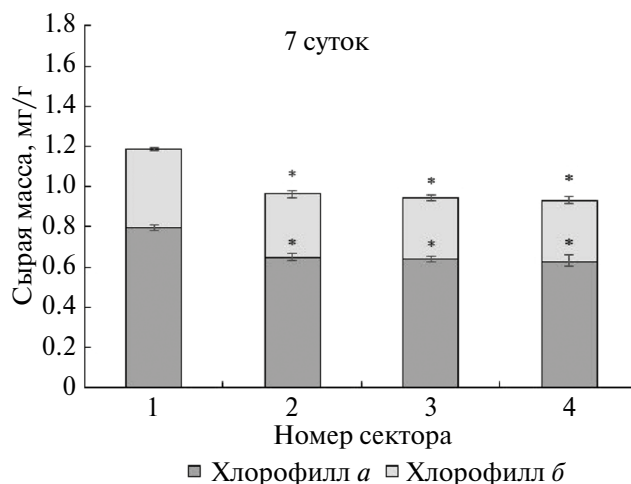


Рис. 5. Содержание хлорофиллов *a* и *b* в листьях кресс-салата при освещении с разным соотношением КС/ДКС на 7 сутки исследования. Звездочкой отмечены значимые различия с контрольным вариантом.

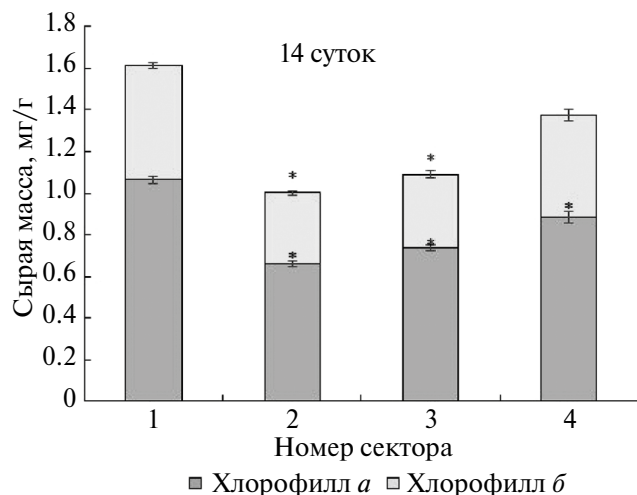


Рис. 6. Содержание хлорофиллов *a* и *b* в листьях кресс-салата при освещении с разным соотношением КС/ДКС на 14 сутки исследования. Звездочкой отмечены значимые различия с контрольным вариантом.

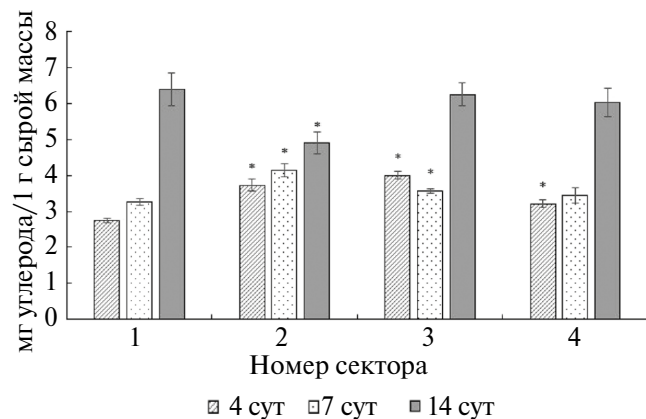


Рис. 7. Интенсивность фотосинтеза по содержанию углерода в листьях кресс-салата при освещении с разным соотношением КС/ДКС.

ОБСУЖДЕНИЕ

В данном экспериментальном исследовании на примере кресс-салата продемонстрировано и подтверждено увеличение длины растений в ответ на снижение соотношения КС/ДКС в общем спектре освещения. Отмечено, что на 7 сут эксперимента различия в соотношении КС/ДКС больше определяют различия в длине растений, чем на 14 сутки эксперимента. На 14 сут эксперимента зафиксировано, что все три варианта досветки ДКС приводят к достоверно большей длине растения. Растения, выращенные в условиях с высоким соотношением КС/ДКС = 9.9, уступают растениям, выращенным в условиях освещения с пониженным соотношением КС/ДКС. В целом, фактор увеличения роста можно рассматривать как желаемый признак, но не у всех сельскохозяйственных

культур, так как удлинение не всегда приводит к увеличению общей биомассы растений. Реакции избегания тени также индуцируются у агрономических культур при монокультурах с высокой плотностью и могут привести к тому, что культуры будут более склонны к засухе и полеганию, а также отрицательно повлияют на урожайность, поэтому их иногда считают нежелательными [27].

В результате исследования зафиксировано снижение содержания хлорофилла *a* и *b* у растений в секторах грубокса с досветкой ДКС по сравнению с растениями в контрольном варианте. Это явление обнаружено как на 7 сут эксперимента, так и на 14 сут. Снижение концентрации хлорофиллов в листьях является почти универсальной реакцией на облучение ДКС среди широкого круга видов [28]. Было предложено несколько гипотез снижения содержания хлорофилла: эффект “разбавления”, когда под действием ДКС происходит расширение листьев, и прямое влияние на биосинтез хлорофилла из-за уменьшения количества фитохромов формы ДКС относительно общего количества фитохромов [28]. Стимулирующий эффект дальних красных фотонов на расширение листьев, вероятно, способствовал “разбавлению” содержания хлорофилла на единицу площади листа.

Содержание каротиноидов достоверно снизилось у растений в секторах с досветкой ДКС, независимо от соотношения КС/ДКС. Различия были так же достоверны и у растений между секторами с разным соотношением, что говорит о непосредственном влиянии соотношения КС/ДКС в диапазоне 1.1–0.5 на содержание каротиноидов. Каротиноиды могут передавать энергию хлорофиллу для фотосинтеза и защищать хлорофилл от фотоокисления [29]. Как и содержание хлорофилла, содержание каротиноидов варьируется у разных растений при увеличении ДКС. Возможно, яркий ДКС может приводить к сверхэкспрессии мРНК и уровням белков, обогащающих ткани каротиноидами [30].

На 4 сут эксперимента досветка ДКС (во всех трех изученных вариантах КС/ДКС = 1.1, КС/ДКС = 0.8 и КС/ДКС = 0.5) обеспечивала достоверное увеличение интенсивности фотосинтеза по содержанию углерода в листьях. На 7 сут эксперимента этот эффект ослаблялся. На 14 сут эксперимента растения из секторов с соотношением КС/ДКС = 0.8 и КС/ДКС = 0.5 не отличались по интенсивности фотосинтеза от контроля, а растения из сектора с соотношением КС/ДКС = 1.1 имели достоверно более низкую интенсивность. Предположительно, это произошло вслед за снижением содержания хлорофилла на единицу массы листа. Хлорофилл участвует в поглощении, передаче и преобразовании световой энергии, а содержание и состав хлоро-

филла напрямую влияют на фотосинтетическую способность листьев.

В данном исследовании показано влияние снижения соотношения КС/ДКС на длину растений салата, содержание пигментов в листьях кресс-салата и интенсивность фотосинтеза. Рассмотрены соотношения КС/ДКС: 1.1, 0.8, 0.5. В ряде случаев различия по изученным показателям у растений, выращенных под освещением с соотношением КС/ДКС = 1.1 и КС/ДКС = 0.8, не имели достоверных различий между собой. Но при этом любой из трех изученных вариантов пониженного соотношения имел достоверные отличия с контролем (КС/ДКС = 9.9).

Освещение с соотношением КС/ДКС = 1.1 привело к значимому снижению содержания пигментов, что, вероятно, привело к снижению интенсивности фотосинтеза, поэтому вариант с таким соотношением нельзя считать благоприятным для культивирования кресс-салата в условиях светокультуры. Освещение с соотношениями КС/ДКС = 0.8 и КС/ДКС = 0.5 приводит к большей длине и не снижает интенсивность фотосинтеза (на 14 сут эксперимента), что может быть рассмотрено как положительное влияние.

Т.Н. Лисина спланировала эксперимент, определила параметры эксперимента, оформила текст статьи. О.В. Бурдышева и Е.С. Шолгин сконструировали гроубокс и настроили требуемое освещение. В.А. Парфенкова и О.А. Четина выполнили лабораторную часть эксперимента и обработали результаты эксперимента.

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках Государственного задания, номер государственной регистрации НИОКТР 122031100058-3.

Благодарим компанию “ЭКОЛЕД-Трейд” за предоставленные для исследования светодиодные светильники ECOLED-BIO-37-RF-D120-F-Trade IP65 (4000K).

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Park Y., Runkle E.S. Far-red radiation promotes growth of seedlings by increasing leaf expansion and whole-plant net assimilation // *Environ. Exp. Bot.* 2017. V. 136. P. 41.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.12.013>
2. Casal J.J. Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2013. V. 64. P. 403.
<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120221>
3. Ballaré C.L., Sánchez R.A., Scopel A.L., Casal J.J., Ghera C.M. Early detection of neighbour plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight // *Plant Cell Environ.* 1987. V. 10. P. 551.
4. Войцеховская О.В. Фитохромы и другие (фото)рецепторы информации у растений // *Физиология растений.* 2019. Т. 66. С. 163.
<https://doi.org/10.1134/S0015330319030151>
5. Gommers C.M., Visser E.J., St Onge K.R., Voeseek L.A., Pierik R. Shade tolerance: when growing tall is not an option // *Trends Plant Sci.* 2013. V. 18. P. 6.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.09.008>
6. Smith H. Phytochromes and light signal perception by plants-an emerging synthesis // *Nature.* 2000. V. 407. P. 585
7. Emerson R., Chalmers R., Cederstrand C. Some factors influencing the long-wave limit of photosynthesis // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 1957. V. 43. P. 133.
<https://doi.org/10.1073/pnas.43.1.133>
8. Shibuya T., Endo R., Yuba T., Kitaya Y. The photosynthetic parameters of cucumber as affected by irradiances with different red:far-red ratios // *Biol. Plant.* 2015. V. 59. P. 198.
9. Lee M.J., Park S.Y., Oh M.M. Growth and cell division of lettuce plants under various ratios of red to far-red light-emitting diodes // *Hortic., Environ. Biotechnol.* 2015. V. 56. P. 186.
10. Калашникова Е.А., Киракосян Р.Н., Десятерик А.А., Ганаева Д.Р., Абубакаров Х.Г., Слепцов Н.Н. Роль светового режима в регулировании продукционного процесса растений в системе интенсивного культивирования in vitro // *Естественные и технические науки.* 2021. № 5 (156). С. 64.
11. Bulychev A.A., Osipov V.A., Matorin D.N., Vredenberg W.J. Effects of farred light on fluorescence induction in infiltrated pea leaves under diminished ΔpH and $\Delta \psi$ components of the proton motive force // *J. Bioenerg. Biomembr.* 2013. V. 45. P. 37.
<https://doi.org/10.1007/s10863-012-9476-6>
12. Tan T., Li S., Fan Y., Wang Z., Ali Raza M., Shafiq I., Wang B., Wu X., Yong T., Wang X., Wu Y., Yang F., Yang W. Far-red light: A regulator of plant morphology and photosynthetic capacity // *The Crop Journal.* 2022. V. 10 (2). P. 300.
<https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.06.007>
13. Kasperbauer M.J., Peaslee D.E. Morphology and photosynthetic efficiency of tobacco leaves that received end-of-day red and far red light during development // *Plant Physiol.* 1973. V. 52. P. 440.
14. Kalaitzoglou P., Ieperen W., Harbinson J., van der Meer M., Martinakos S., Weerheim K., Nicole C.C.S., Marcelis L.F.M. Effects of continuous or end-of-day far-red light on tomato plant growth, morphology, light absorption, and fruit production // *Frontiers in Plant Science.* 2019. V. 10. P. 322.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00322>
15. Hitz T., Hartung J., Graeff-Hoenninger S., Munz S. Morphological response of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) cultivars to light intensity and red to far-red ra-

- tio // *Agronomy*. 2019. V. 9. P. 428.
<https://doi.org/10.3390/agronomy9080428>
16. Kurepin L.V., Walton L.J., Reid D.M., Pharis R.P., Chinnappa C.C. Growth and ethylene evolution by shade and sun ecotypes of *Stellaria longipes* in response to varied light quality and irradiance // *Plant, Cell Environ.* 2006. V. 29. P. 647.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01443.x>
 17. Shibuya T., Endo R., Kitamura Y., Kitaya Y., Hayashi N. Potential photosynthetic advantages of cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings grown under fluorescent lamps with high red:far-red light // *HortScience*. 2010. V. 45. P. 553.
<https://doi.org/10.21273/HORTSCI.45.4.553>
 18. Karlsson P.E. Phytochrome is not involved in the red-light-enhancement of the stomatal blue-light-response in wheat seedlings // *Physiol. Plant.* 1988. V. 74. P. 544.
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1988.tb02016.x>
 19. Zou J., Zhang Y.T., Zhang Y.Q., Bian Z.H., Fanourakis D., Yang Q.C., Li T. Morphological and physiological properties of indoor cultivated lettuce in response to additional far-red light // *Sci. Hortic.* 2019. V. 257. P. 108725.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108725>
 20. Yang Z.Q., Zhang J.B., Li Y.X., Peng X.D., Zhang T.H., Zhang J. Effects of red/far red ratio on morphological index, leaf area and dry matter partitioning of cut chrysanthemum flower // *Acta Ecologica Sinica*. 2012. V. 32. P. 2498.
<https://doi.org/10.5846/stxb201110151529>
 21. Chang N., Gao Y.F., Zhao L., Liu X.M., Gao H.B. Arabidopsis FHY3/CPD45 regulates far-red light signaling and chloroplast division in parallel // *Sci. Rep.* 2015. V. 5. P. 9612.
<https://doi.org/10.1038/srep09612>
 22. Ленбаум В.В., Булычев А.А., Маторин Д.Н. Влияние дальнего красного света на индукционные изменения быстрой и замедленной флуоресценции и редокс-состояния р700 у *Scenedesmus quadricauda* // *Физиология растений*. 2015. Т. 62. С. 229.
<https://doi.org/10.7868/S001533031502013X>
 23. Pettai H., Oja V., Freiberg A., Laisk A. Photosynthetic activity of far-red light in green plants // *Biochim. Biophys. Acta*. 2005. V. 1708 (3). P. 311.
<https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2005.05.005>
 24. Stoylova S., Flint T.D., Ford R.C., Holzenburg A. Structural analysis of photosystem II in far-red-light-adapted thylakoid membranes: New crystal forms provide evidence for a dynamic reorganization of light-harvesting antennae subunits // *Eur. J. Biochem.* 2000. V. 267. P. 207.
<https://doi.org/10.1046/j.1432-1327.2000.00996.x>
 25. Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Большой практикум по фотосинтезу. М.: Академия, 2003. 254 с.
 26. Аликов Х.К. Фотокolorиметрический метод определения содержания углерода в листьях мокрым сжиганием в хромовой смеси // *Методы комплексного изучения фотосинтеза*. Л., 1983. Вып. 2. С. 6.
 27. Morgan P.W., Finlayson S.A., Childs K.L., Mullet J.E., Rooney W.L. Opportunities to improve adaptability and yield in grasses // *Crop Sci.* 2002. V. 42. P. 1791.
<https://doi.org/10.2135/cropsci2002.1791>
 28. Zhen S., Bugbee B. Substituting far-red for traditionally defined photosynthetic photons results in equal canopy quantum yield for CO₂ fixation and increased photon capture during long-term studies: implications for re-defining PAR // *Frontiers in Plant Science*. 2020. V. 11. P. 581156.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2020.581156>
 29. Polívka T., Frank H.A. Molecular factors controlling photosynthetic light harvesting by carotenoids // *Acc. Chem. Res.* 2010. V. 43. P. 1125.
<https://doi.org/10.1021/ar100030m>
 30. Biswal U.C., Bergfeld R., Kasemir H. Phytochrome-mediated delay of plastid senescence in mustard cotyledons: changes in pigment contents and ultrastructure // *Planta*. 1983. V. 157. P. 85.