

РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ НА БЫСТРЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СУТОЧНОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ПРИ ВЕГЕТАЦИИ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРА

Е. Ф. МАРКОВСКАЯ, В. А. БЕЗДЕНЕЖНЫХ, М. И. СЫСОЕВА, Е. Г. ШЕРУДИЛО

Институт биологии Карельского научного центра РАН

На основании литературных и собственных данных предположено участие различных, в зависимости от характера действия температуры в суточном цикле, механизмов формирования холодоустойчивости (ХУ) у растений: «*периодического*», проявляющегося при кратковременном многосуточном низкотемпературном воздействии и «*апериодического*», выраженного при постоянном многосуточном действии низкой температуры. На основании этой гипотезы, а также предположения о том, что постоянное (24 ч) действие низкой температуры является предельным случаем кратковременных (2-8 ч) воздействий температуры в суточном цикле, выделены две составляющих ХУ с использованием математического моделирования. Построены регрессионные модели зависимости значений ХУ при разных типах воздействия низкой температуры в сутках.

E. F. MARKOVSKAYA, V. A. BEZDENEZHNYKH, M. I. SYSOYEVA, E. G. SHERUDILO.
PLANT RESPONSE TO RAPID DIURNAL TEMPERATURE VARIATIONS DURING THE
GROWING SEASON IN THE NORTH

Having analysed literary sources and own data, the authors have presumed that cold resistance in plants is formed by different mechanisms depending on the patterns of temperature effects in the diurnal cycle: the “*periodic*” one, caused by low-temperature drops over many days and the “*non-periodic*” one, manifest at a continual action of low temperatures over many days. Drawing upon this hypothesis, as well as upon the assumption that continual (24 hour) action of the low temperature is the limit case of short-term (lasting 2 to 8 hours) temperature impacts within the diurnal cycle, two cold-resistance components were singled out through mathematical modeling. Regression models were built for relationships between cold-resistance values and different diurnal patterns of the low-temperature impact.

Введение

В природе не существует постоянных условий. Смены сезонов года, дня и ночи, перепады температур, освещенности и влажности – все это создает нестабильную среду, в которой живут растительные организмы. Прикрепленный образ жизни приводит к необходимости форми-

рования быстрой реакции организма на изменение условий существования. Часть этих процессов носит периодический характер, в то время как изменение других не подчиняется определенным закономерностям и является апериодическим. В естественных условиях одним из ведущих факторов, ограничивающим рост, развитие, продуктивность, а также распространение

растений, выступает температурный фактор, который проявляется как многопараметрическая характеристика среды. В суточном цикле его характеризует абсолютная величина в момент измерения, среднесуточное значение (ССТ), величина суточного градиента день/ночь (в англ. аббрев. DIF – от difference – различие), вертикального градиента (воздух/почва) и кратковременное отклонение от оптимума в течение суток (от англ. DROP – падение). Все эти характеристики варьируют в зависимости от сезона года, географической широты и долготы, а также высоты над уровнем моря (Лархер, 1978).

Из литературы известно, что по влиянию на устойчивость растений весь диапазон действующих в течение вегетации температур можно разделить на пять разнокачественных зон (Дроздов и др., 1974, 1984), и для многих видов растений температуры 10-12°C относятся к зоне низких закалывающих температур, индуцирующих рост их холодоустойчивости (Дроздов и др., 1984; Титов, 1989). Как предполагает А. Ф. Титов (1989), при действии на растения температур из зоны закалывания происходит переключение онтогенетической программы роста и развития на адаптивные программы. Указанное метаболическое перепрограммирование сопровождается значительной перестройкой основных физиологических процессов у актив-

но вегетирующих растений (Дроздов и др., 1976, 1977; Акимова, Попов, 1978; Трунова, 1979; Туманов, 1979; Удовенко, 1979; Полевой, 1982; Петровская-Баранова, 1983; Родченко, 1987). Данные исследования были выполнены при длительном многосуточном низкотемпературном воздействии в камеральных (Трунова, 1976, 1979; Туманов, 1979; Дроздов и др., 1984; Коровин, 1984 и др.) и полевых условиях (Дроздов и др., 1977; Генкель, 1982; Коровин, 1984; Хохлова, 1984 и др.).

Анализ динамики суточной температуры в Карелии показал, что снижения температуры до 12°C достаточно часто отмечаются в течение вегетации. Так, на примере 2004 г. по г. Петрозаводску видно, что ССТ варьирует от 12°C в июне до 20°C в июле и снижается до 10°C в августе (рис. 1).

При этом отмечались и частые кратковременные падения температуры ниже 12°C (точки на рис. 1), причем температура воздуха достаточно быстро снижалась в ночной период от 20°C до 12°C за 3 ч и повышалась до 20°C в дневной период (рис. 2). В соответствии с прогнозом на ближайшие десятилетия суточная нестабильность температуры, связанная с резким переходом от оптимальных к субоптимальным значениям, особенно в ранневесенний период, будет усиливаться (Филатов и др., 2003)

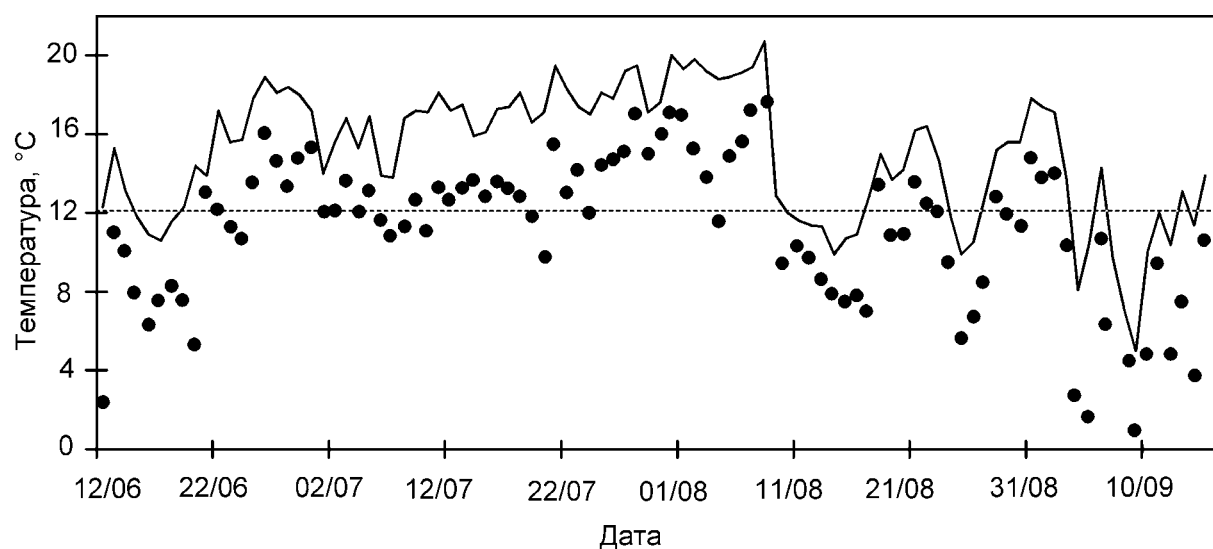


Рис. 1. Динамика среднесуточной температуры воздуха в период активной вегетации растений в г. Петрозаводске (2004 г.). Точки – кратковременные (менее 3 ч) снижения температуры ниже 12°C

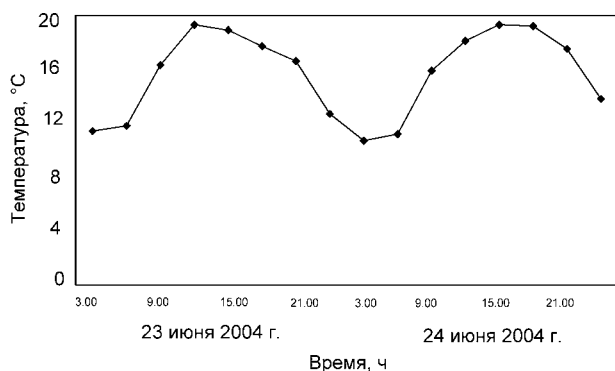


Рис. 2. Суточная динамика температуры воздуха в г.Петрозаводске (23-24 июня 2004 г.)

Реакция растений на длительное действие низких и высоких закаливающих температур, а также кратковременные (секунды, минуты) воздействия повреждающих температур изучена достаточно полно, и предложены гипотезы о возможных механизмах повышения устойчивости растений (Туманов, 1967, 1979; Тарусов, 1970; Levitt, 1972, 1980; Lyons, 1973; Александров, 1975; Трунова, 1976, 1979; Хохлова, 1976, 1985; Дроздов и др., 1977; Palta, Li, 1978, 1980; Семихатова, 1980; Веселовский, 1982; Chen, Li, 1982; Петровская-Баранова, 1983; Войников, 1987; Красавцев, 1988; Титов, 1989; Guo, 1990; Кузнецов, 1992; Thomashow, 1999 и др.). Однако литературные сведения об ответах растений на кратковременные (часовые) повторяющиеся воздействия как низкой, так и высокой закаливающей температуры ограничены и противоречивы (Альтергот, 1963, 1981; Альтергот и др., 1969; Шухтина, 1964; Бухольцев, 1969; Севрова, Новоселова, 1977; Живкова, 1979; Лютова, 1983; Мирославов и др., 1984; Зауралов, Лукаткин, 1986; Игнатьева, Калимуллина, 1986; Марковская и др., 2000). Тем не менее установлено, что при кратковременной многосуточной обработке растений низкой температурой в камеральных условиях прирост холодоустойчивости превышает в несколько раз значения, полученные при длительном непрерывном действии, и высказано предположение, что механизмы реакции растений на кратковременное периодическое и непрерывное многосуточное неблагоприятное воздействие могут различаться (Markovskaya et al., 2003; Sysoyeva et al., 2004;).

Целью настоящей работы является сравнительное исследование реакции растений на длительное и кратковременное периодическое воздействие низкой закаливающей температуры в суточном цикле: феноменология и механизмы.

Материалы и методы

Работа выполнена на растениях огурца (*Cucumis sativus* L., гибрид F₁ Алма-Атинский 1, сорт Зозуля), гороха (*Pisum sativum* L., дикий тип), пшеницы (*Triticum aestivum* L., сорт Мироновская-808) и петунии (сорт Hollow-Hoop). Семена проращивали в течение двух суток на фильтровальной бумаге в чашках Петри в термостате при температуре 28°C (огурец, пшеница) и 20°C (горох). Растения (кроме петунии) выращивали методом песчаной проливной культуры в камерах искусственного климата с регулируемой температурой (точность поддержания $\pm 1^\circ\text{C}$), при относительной влажности воздуха 60-70%, фотопериодах 10/14 и 16/8 ч и интенсивности света около 10 клк (освещение лампами ДРЛ-400). Полив осуществляли ежедневно по 50 мл на вазон питательным раствором Кнопа (рН 6,2-6,4) с добавлением микроэлементов. До начала эксперимента растения выращивали в оптимальных условиях: огурец – 2 сут при 30°C и 2 сут при 23°C; горох и пшеницу – 7 и 2 сут, соответственно, при 23°C, петунию – при 18°C и естественной освещенности в течение 3-х месяцев в теплицах. По достижении фазы полностью раскрытых семядолей (огурец), 1-го листа (пшеница), 2-го настоящего листа (горох) и перед началом цветения у петунии растения подвергали температурным обработкам. Низкотемпературную обработку растений проводили в течение 6 суток, снижая температуру до 12°C на 2, 4, 6 и 8 ч в конце ночи (для петунии температуру снижали на 3 ч). Часть растений выращивали 6 суток при постоянном в суточном цикле действии низкой температуры 12°C. К концу опыта растения достигали фазы полностью развернутого 1-го настоящего листа (огурец), фазы 3-х листьев (пшеница), фазы 4-х листьев (горох) и фазы цветения (петуния). По окончании низкотемпературных обработок растения петунии высаживали в открытый грунт и анализировали изменение холодоустойчивости в течение вегетации.

В ходе опытов контролировали холодоустойчивость (ХУ) растений до и через 6 суток после начала температурной обработки. О величине холодоустойчивости судили по температуре гибели паренхимных клеток листа (ЛТ₅₀) после 5-мин промораживания листовых высечек в термоэлектрическом микрохолодильнике (Дроздов и др., 1976).

Результаты

Анализ действия температуры в суточном цикле показал, что можно выделить 3 модельные ситуации с низкотемпературным воздействием:

- низкая закаливающая температура действует в течение суток постоянно;
- суточный температурный градиент, когда низкая закаливающая температура действует в течение ночи;
- кратковременное снижение температуры в ночной период.

Все остальные варианты являются частными случаями в этой модели, что дает основание для утверждения, что постоянное (24 ч) действие низкой закаливающей температуры в сутках является предельным случаем кратковременных (2-8 ч) воздействий. В предыдущих исследованиях было показано, что уровень ХУ при кратковременных воздействиях в несколько раз превышает аналогичный показатель при длительном низкотемпературном воздействии (Марковская и др., 2000; Markovskaya et al., 2003; Sysoyeva et al., 2004), что дало возможность построения интегральной кривой устойчивости. Интегральная кривая имеет сложный характер и может быть разложена на две составляющие: аperiодическую XU_a (рис. 3, кривая *b*), не имеющую максимума и описываемую кривой с насыщением, и периодическую XU_n (рис. 3, кривая *a*), имеющую максимум при определенной длительности температурного воздействия.

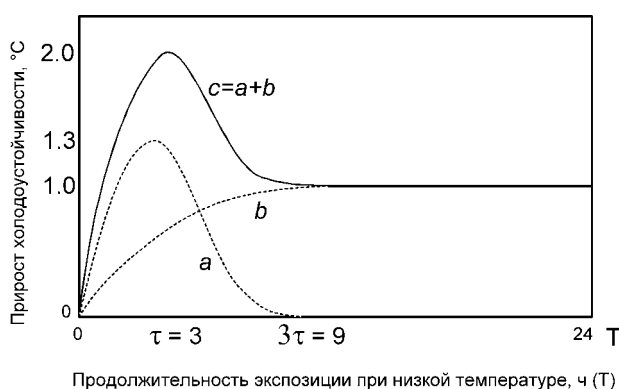


Рис. 3. Периодическая (*a*) и аperiодическая (*b*) составляющие устойчивости в зависимости от продолжительности низкотемпературного воздействия. *c* – интегральная функция устойчивости. τ – постоянная времени адаптации, ч.

Интегральная кривая устойчивости складывается из двух составляющих и может быть описана регрессионным уравнением:

$$XU = XU_n + XU_a = a \cdot T \cdot e^{-T/\tau} + b \cdot (1 - e^{-T/\tau}) \quad (1),$$

где XU_n – периодическая составляющая устойчивости (°C); XU_a – аperiодическая составляющая устойчивости (°C); XU – результирующая функция устойчивости (°C); T – длительность низкотемпературного воздействия в суточном цикле (ч); τ – постоянная времени адаптации, ч; a , b – коэффициенты

Составляющая XU_a может быть представлена функцией, широко используемой для формализации переходных процессов динамических систем (Антомонов, 1977), и описывается уравнением:

$$XU_a = b \cdot (1 - e^{-T/\tau}) \quad (2),$$

при этом постоянная времени адаптации определяется как длительность воздействия низкой температуры, при которой прирост ХУ выходит на уровень 0,63 от своего стационарного значения.

Составляющая XU_n имеет максимум, который достигается при определенной длительности низкотемпературного воздействия (T) в суточном цикле, и для ее описания можно использовать экспоненту, умноженную на длительность низкотемпературного импульса:

$$XU_n = a \cdot T \cdot e^{-T/\tau} \quad (3),$$

при этом постоянная времени адаптации определяется как длительность воздействия низкой температуры, при которой прирост ХУ достигает своего максимального значения.

Формально обе функции, предложенные для описания составляющих ХУ, являются решениями соответствующих дифференциальных уравнений. Первая (уравнение 2) описывает динамику линейного инерционного аperiодического процесса 1-ого порядка, а вторая – динамику диссипативного колебательного процесса (уравнение 3). В соответствии со свойствами систем, описываемых этими уравнениями, составляющие ХУ получили название «аperiодической» или «кратковременной» (XU_a) и «периодической» или «длительной» (XU_n), которые могут быть соотнесены с двумя механизмами – периодическим и аperiодическим.

Верификация модели. По экспериментальным данным рассчитаны коэффициенты регрессионных моделей (1)-(3) (табл. 1).

Таблица 1. Коэффициенты регрессионных уравнений зависимости прироста холодоустойчивости растений огурца, гороха и пшеницы от длительности ежесуточных низкотемпературных воздействий

Вид	Фотопериод, ч	Коэффициенты			R ²	S.E.
		a	b	τ		
Огурец гибрид	10/14	2,02	1,11	1,23	0,98	0,11
Алма-Атинский 1	16/8	1,14	0,69	5,94	0,98	0,23
Огурец	10/14	1,30	0,83	3,33	0,97	0,17
с. Зозуля	16/8	1,46	0,82	4,55	0,96	0,30
Горох,	10/14	1,54	0,62	4,49	0,98	0,21
дикий тип	16/8	2,12	0,64	3,71	0,96	0,35
Пшеница,	8/16	1,67	0,92	2,51	0,98	0,18
с. Мироновская-808	16/8	2,10	0,88	2,19	0,89	0,38

Примечание: R² – коэффициент множественной детерминации уравнения регрессии, S.E. – стандартная ошибка уравнения регрессии.

Статистическая значимость уравнений оценивали по критерию Фишера (P<0,05). На рис. 4 представлены экспериментальные и модельные данные по приросту ХУ для разных видов.

Оптимизация параметров модели. Оптимизация параметров регрессионных уравнений (моделей) выполнялась по следующим формулам:

$$T_{\text{опт}} = \tau + b/a \quad (4),$$

$$ХУ_{24} = b \quad (5),$$

$$ХУ_{\text{max}} = ХУ_{24} + \tau \cdot a \cdot e^{(-T_{\text{опт}} / \tau)} \quad (6),$$

где T_{опт} – оптимальная длительность низкотемпературного воздействия в суточном цикле (ч); ХУ₂₄ – устойчивость при непрерывном (24-ч) действии низкой температуры (°C); ХУ_{max} – максимум устойчивости (°C); τ – постоянная времени адаптации, ч; a, b – коэффициенты регрессионных уравнений (1)-(3).

Оптимизация позволила рассчитать значения максимальных приростов ХУ при длительном и кратковременном низкотемпературном воздействии в суточном цикле, их соотношение, оптимальную длительность низкотемпературного воздействия и постоянную времени адаптации для каждого вида растений (табл. 2).

В результате оптимизации модели получено, что максимальные значения приростов ХУ при периодических (2, 4, 6 ч) низкотемпературных воздействиях в 1,5-5,5 раз превышали максимум прироста ХУ при постоянном (24 ч) в сутках действии низкой температуры. Как показали модельные расчеты (табл. 2), величина максимальной устойчивости, формируемой под действием кратковременных ежесуточных низкотемпературных воздействий, не зависит от фотопериодического типа и принадлежности вида к принятой в литературе системе классифика-

ции растений по холодоустойчивости (Степанов, 1950; Генкель, Кушниренко, 1966; Коровин, 1984). Так, в условиях длинного фотопериода (16/8 ч) прирост ХУ растений огурца при постоянном действии низкой температуры в сутках составил 0,8°C (с. Зозуля) и 0,7°C (гибрид Алма-Атинский 1), гороха – 0,6°C, пшеницы – 0,9°C, а при кратковременном воздействии – 3,0°, 2,9°, 3,3° и 2,3°C, соответственно.

Оптимальная длительность воздействия низкой температуры, индуцирующая максимальный прирост ХУ, варьировала от 1,2 до 5,9 часов в зависимости от объекта и длительности фотопериода (табл. 2). Так, у огурца гибрид Алма-Атинский 1 при удлинении фотопериода длительность низкотемпературного воздействия, обеспечивающая максимальный пророст ХУ, увеличивается от 1,2 до 5,9 ч, у с. Зозуля – от 3,3 до 4,6 ч, что согласуется с литературными данными (Kacperska-Palacz, Wcislinska, 1972; Lawrence, Cooper, Breese, 1973; Wanner, Junttila, 1999). Однако, для других видов получены противоположные результаты – при увеличении фотопериода оптимальная продолжительность действия низкой температуры снижается у гороха от 4,5 до 3,7 ч, у пшеницы – от 2,5 до 2,2 ч. Установленная разнокачественность в ответной реакции разных видов растений, возможно, связана с фотопериодической принадлежностью пшеницы и гороха, которые относятся к длиннодневным растениям (ДДР). Так, например, из литературы известно, что для получения максимального морфогенетического эффекта у ДДР продолжительность кратковременных низкотемпературных воздействий должна быть больше (Moe et al., 1995).

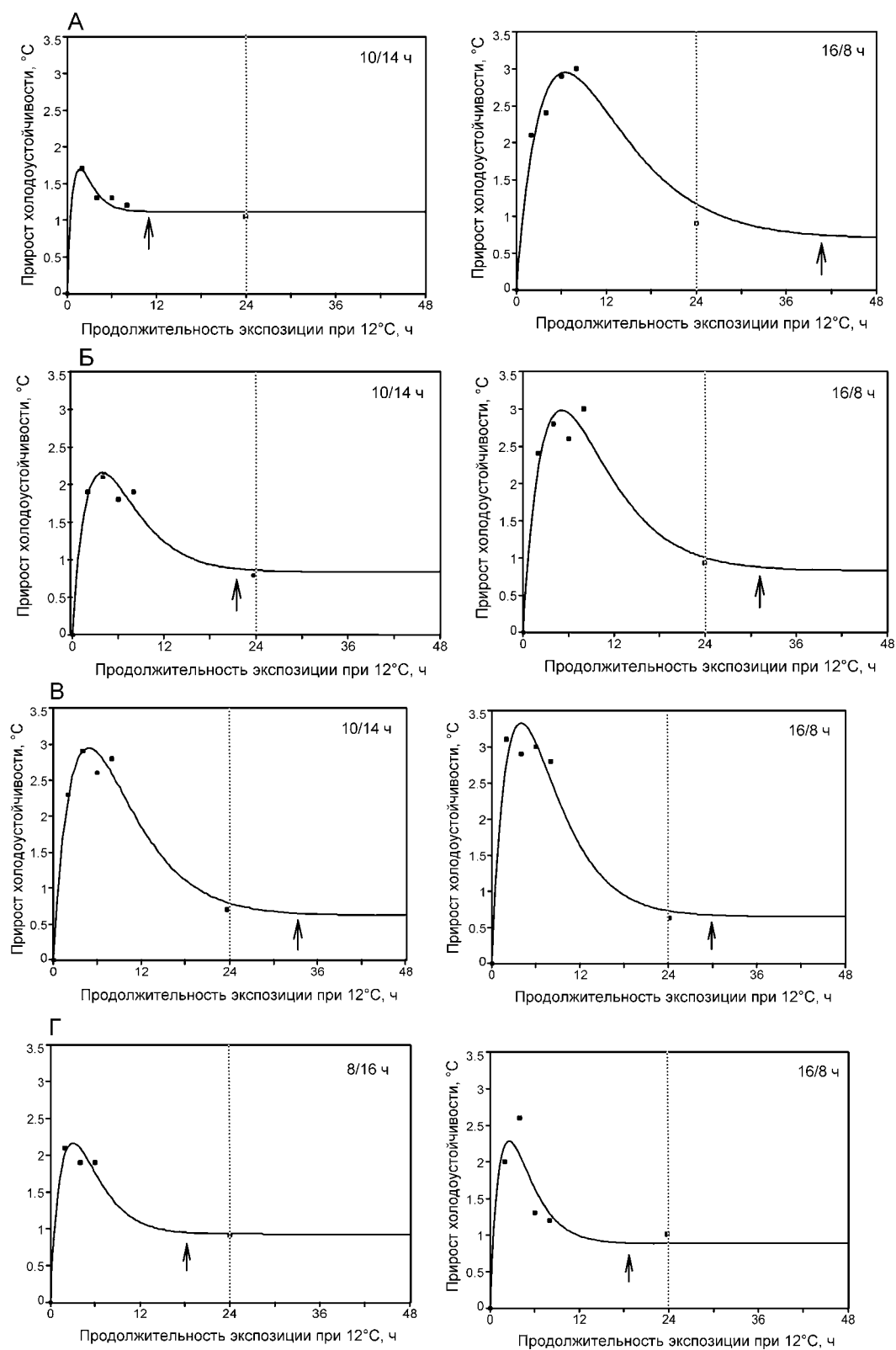


Рис. 4. Устойчивость разных видов растений в зависимости от продолжительности действия в суточном цикле низкой положительной температуры (12°C) при коротком и длинном фотопериодах

А – огурец, гибрид Алма-Атинский 1; Б – огурец, с. Зозуля; В – горох, дикий тип; Г – пшеница, с. Мироновская-808.

Точками представлены экспериментальные данные, кривыми – модельные данные. Стрелками обозначен выход кривой на стационарный уровень.

Таблица 2. Рассчитанные по уравнениям регрессии оптимальная длительность снижения температуры ($T_{\text{опт}}$), постоянная времени адаптации (τ), максимум прироста результирующей холодоустойчивости (XU_{max}), предельное значение прироста холодоустойчивости (XU_{24}) при постоянном действии низкой температуры в суточном цикле и их соотношение

Вид	Фото- период, ч	$T_{\text{опт}}$, ч	τ , ч	XU_{max} , °C	XU_{24} , °C	XU_{max}/XU_{24} , отн. ед.
Огурец, гибрид Алма-Атинский 1	10/14	1,8	1,2	1,8	1,1	1,5
	16/8	6,5	5,9	2,9	0,7	4,2
Огурец, с. Зозуля	10/14	4,0	3,3	2,1	0,8	2,6
	16/8	5,1	4,6	3,0	0,8	3,8
Горох, дикий тип	10/14	4,9	4,5	2,9	0,6	4,8
	16/8	4,0	3,7	3,3	0,6	5,5
Пшеница, с. Мироновская-808	8/16	3,1	2,5	2,1	0,9	2,3
	16/8	2,6	2,2	2,3	0,9	2,6

Аппроксимация исследуемых зависимостей за пределы экспериментального временного диапазона – от 24 до 48 ч показала, что не все кривые прироста ХУ выходят на стационарный уровень в пределах суток (рис. 4). Так, у обоих сортов огурца стационарный уровень достигается в пределах суточного цикла только в опытах на коротком фотопериоде, у гороха – на длинном, у пшеницы – на обоих типах фотопериода. Следовательно, для завершения процессов адаптации некоторым видам в зависимости от продолжительности фотопериода требуется более длительное, чем календарные сутки, время.

Полученные результаты согласуются с представлениями Э. Бюннинга (1961) о существовании *околосуточной* ритмики физиологических процессов. Это дает основание предполагать, что наибольшая скорость адаптационных процессов зависит от длительности низкотемпературного воздействия, времени его действия в суточном цикле и продолжительности суток.

Полученные результаты согласуются с представлениями Э. Бюннинга (1961) о существовании *околосуточной* ритмики физиологических процессов. Это дает основание предполагать, что наибольшая скорость адаптационных процессов зависит от длительности низкотемпературного воздействия, времени его действия в суточном цикле и продолжительности суток.

Попытка выделения постоянной времени адаптации при периодическом низкотемпературном воздействии представляет самостоятельный интерес. Ранее она была установлена в условиях непрерывного низкотемпературного воздействия (Безденежных, 1982). Особенностью постановки опытов с кратковременными ежесуточными снижениями температуры является резкая смена условий: с оптимальной температуры на низкую закаливающую и затем

возвращение в оптимальные условия. Можно предположить, что растения различаются по способности адаптироваться к этим переменам. Постоянная времени адаптации, включаемая в периодическую составляющую адаптации и связанная, по-видимому, со скоростью адаптации растительного организма, также зависит от объекта исследования и фотопериодических условий выращивания (табл. 2). У огурца при удлинении фотопериода постоянная времени адаптации увеличивается в 2-3 раза, т.е. «длинная ночь» способствует ускорению адаптации. У гороха и пшеницы изменение постоянной времени адаптации в зависимости от продолжительности фотопериода незначительно. Сопоставление данных постоянной адаптации, значений оптимальной длительности снижения температуры в суточном цикле с максимальными значениями холодоустойчивости при кратковременном низкотемпературном воздействии не обнаружило линейных зависимостей, что может свидетельствовать об отсутствии эффекта «доза-фактор» и существовании более сложных зависимостей.

Обсуждение

Моделирование процесса формирования холодоустойчивости в зависимости от продолжительности в суточном цикле низкотемпературного воздействия у разных видов растений с неодинаковой фотопериодической принадлежностью, а также различными условиями выращивания показало возможность выделения у исследуемых видов двух составляющих устойчивости – «периодической» ($XU_{\text{п}}$) и «аперiodической» ($XU_{\text{а}}$).

Одним из условий формирования ХУ_а является непрерывное в течение суток действие низкой закаливающей температуры. Предыдущие исследования показали, что при этом происходит не только возрастание ХУ (Дроздов и др., 1977, 1984; Трунова, 1979; Levitt, 1980; Guy et al., 1985; Guy, Haskell, 1987; Mohapatra et al., 1987; Kurkela et al., 1988; Титов, 1989), но и ингибирование накопления биомассы, торможение ростовых процессов и развития растений (Альтергот, Бухольцев, 1970; Живкова, 1979; Трунова, 1979; Туманов, 1979; Коровин, 1984; Войников, Корытов, 1991; Давыденко, Климов, Трунова, 1992; Зауралов, 1993), что обусловлено сменой реализации онтогенетической программы на адаптационную (Титов, 1989). Об активной перестройке метаболизма свидетельствуют, в частности, повышение содержания водорастворимых белков, расширение их изоэлектрической зоны, сдвиг рН тканей в нейтральную сторону, снижение оводненности тканей, изменение концентрации основных форм пигментов, обратимое снижение интенсивности СО₂-газообмена, сохранение энергетической эффективности дыхания (Дроздов и др., 1977; 1984; Титов, 1989).

Необходимым условием формирования ХУ_п является периодическое действие в сутках низкой закаливающей температуры. Указанный режим низкотемпературной обработки растений приводит к росту ХУ (Марковская и др., 2000; Markovskaya et al., 2003; Sysoeva et al., 2004), увеличению биомассы (Mortensen, Moe, 1992; Moe et al., 1992; Bakken, Moe, 1995; Марковская и др., 2000), ингибированию ростовых процессов (Moe et al., 1995; Марковская и др., 2000) и ускорению развития (Марковская, Сысоева, 2004), что обеспечивает прохождение растениями «нормального» онтогенеза.

Сравнительный анализ приведенных данных свидетельствуют в пользу предположения о том, что механизмы, функционирующие при различающихся по длительности и периодичности низкотемпературных воздействиях и обеспечивающие неодинаковый прирост ХУ, должны быть также разными. Повышение устойчивости растений в условиях длительного низкотемпературного действия закаливающих температур известно как холодовое закаливание, феноменология и механизмы которого хорошо изучены

(Chen, Li, 1980; Дроздов и др., 1984; Guy, Haskell, 1987; Kurkela et al., 1988; Титов, 1989; Wanner, Junttila, 1999). В настоящее время внимание исследователей все больше концентрируется на молекулярном уровне природы ответных реакции растений на неблагоприятное воздействие (Guy, 1990; Thomashow, 1990, 1998; Wanner, Junttila, 1999; Smallwood, Bowles, 2002). Что касается кратковременных низкотемпературных воздействий, то в известной нам литературе этот феномен исследован недостаточно. Однако даже немногочисленные экспериментальные данные показывают более высокие значения устойчивости при закаливании переменными низкими температурами по сравнению с постоянным воздействием (Бухольцев, 1969; Живкова, 1979), что подтвердилось и в наших опытах (Markovskaya et al., 2003; Sysoeva et al., 2004). Главной особенностью опытов с кратковременным низкотемпературным воздействием на растения является периодичность действующего в сутках фактора – низкой температуры. Согласно Э. Бюнингу (1961) ритмика может индуцироваться непродолжительным сигналом (иногда достаточно одних суток), и биологический смысл этой индукции состоит в синхронизации эндогенных процессов с экзогенными факторами. Эта гипотеза была проверена нами на растениях петунии (*Petunia hybrida*), подвергнутой в камеральных условиях в течение 6-ти дней кратковременному низкотемпературному воздействию с параллельным выдерживанием контрольных растений без обработки в оптимальных условиях. Обе партии растений, различающиеся по уровню холодоустойчивости, были высажены в открытый грунт, где в течение вегетации контролировали изменение их устойчивости. Спустя 3 недели после высадки растений в открытый грунт контрольные и опытные варианты имели одинаковый уровень холодоустойчивости (рис. 5). В течение вегетационного периода было отмечено неоднократное падение температуры воздуха до 12°C на несколько часов ночью. Анализ ХУ показал, что в последствии кратковременного снижения температуры устойчивость опытных растений сразу поднималась на высокий уровень, в то время как у контрольных растений подъем устойчивости был постепенным.

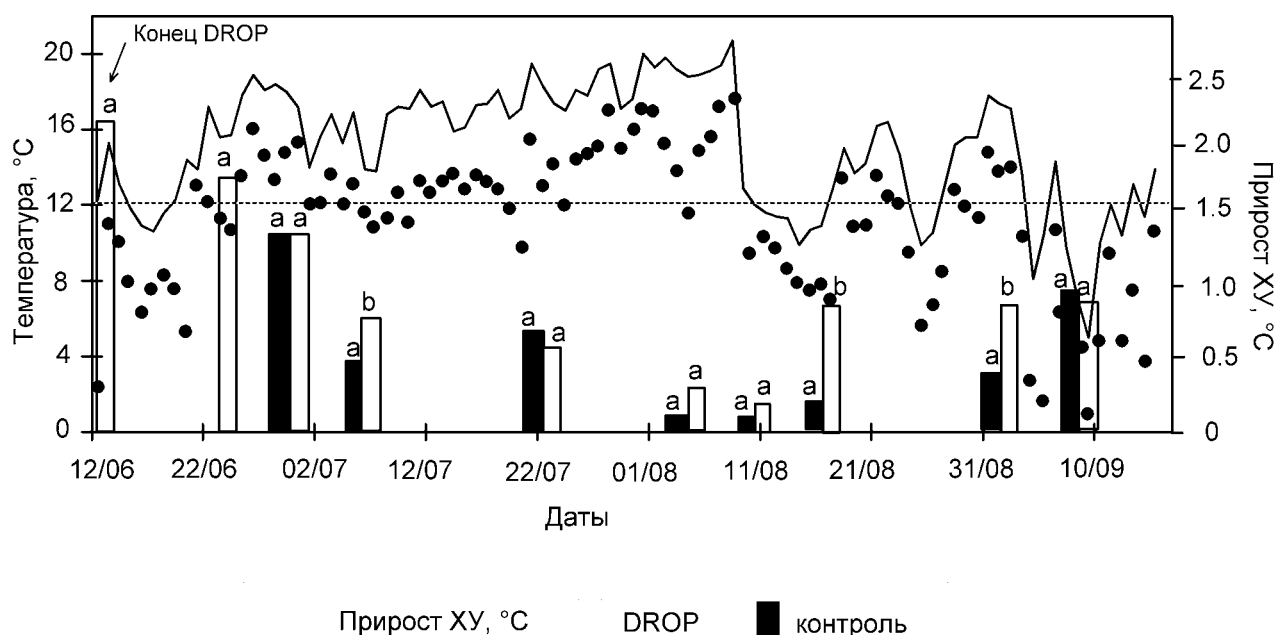


Рис. 5. Влияние периодических кратковременных снижений температуры (DROP) на холодоустойчивость растений петунии (сорт Hollow Noor) в вегетационный период 2004 г. (г. Петрозаводск)

Стрелкой указан момент окончания низкотемпературных обработок перед высадкой в открытый грунт. Линия – среднесуточная температура, точки – кратковременные (менее 3 ч) снижения температуры ниже 12°C в ночной период. Различные буквы означают различия между вариантами.

Эти опыты, по нашему мнению, свидетельствуют в пользу высказанной нами на основании моделирования гипотезы о существовании ритмической составляющей устойчивости, которая является индуцируемой и функционирует только при наличии ритмически изменяющихся условий. Вероятно, именно с этим связан более благоприятный с точки зрения повышения устойчивости режим переменных, а не постоянных суточных условий. Само понятие «периодическая составляющая» предполагает наличие ее согласованности с внутрисуточным циклом. Если наше предположение верно, то снижение температуры можно применять только в определенные периоды ночи, в противном случае такая обработка будет одинаково эффективна в любое время суток. Имеющиеся литературные данные показывают максимальный эффект действия низкой температуры только в определенный период ночи (Grindal, Moe, 1994; Moe et al., 1995), что подтверждает предположение о необходимости синхронизации внутреннего цикла растения и суточного цикла внешних условий. Видимо, существует определенный комплекс метаболических процессов, согласованный с суточной ритмикой. Существование у растений механизмов адаптации к периодическому низкотемпературному воздействию позволяет им

успешно проходить вегетацию с полным завершением онтогенеза в условиях Севера.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 04-04-48029, 05-04-97515).

Литература

- Акимова Т. В., Попов Э. Г. Влияние температуры на фотосинтез и дыхание растений огурца // Эколого-физиологические механизмы устойчивости растений к действию экстремальных температур. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1978. С. 68-74.
- Александров В. Я. Цитофизиологические и цитозоологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур // Труды БИН АН СССР. 1963. Сер. 4. Вып. 16. С. 234-280.
- Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975. 330 с.
- Александров В. Я. Реактивность клеток и белки. Л.: Наука, 1985. 318 с.
- Альтергот В. Ф. Действие повышенных температур на растения // Известия АН СССР. 1963. Сер. биол. № 1. С. 57-73.
- Альтергот В. Ф. Действие повышенной температуры на растения в эксперименте и природе // 40-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 1981. 57 с.
- Альтергот В. Ф., Бухольцев А. Н., Севрова О. К., Соломоновский Л. Я. Расширение приспособительных возможностей растений закаливанием в

- режиме экстремальной температуры // Рост, развитие и устойчивость растений. Иркутск, 1969. Ч. 2. С. 139-144.
- Альтергот В. Ф., Бухольцев А. Н.* Типы защитных реакций вегетирующих растений против холода // Физиология и биохимия культ. растений. 1970. Т. 2. С. 148-158.
- Антомонов Ю. Г.* Моделирование биологических систем. Справочник. Киев: Наукова Думка, 1977. 260 с.
- Безденежных В. А.* К вопросу о формализации адаптации растений // Влияние факторов внешней среды и физиологически активных веществ на терморезистентность растений. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1982. С. 94-104.
- Бухольцев А. Н.* К теории закаливания теплолюбивых растений к холоду // Рост, развитие и устойчивость растений. Иркутск, 1969. Ч. 2. С. 150-154.
- Бюннинг Э.* Суточные ритмы и измерение времени при фотопериодических реакциях // Биологические часы. М.: Мир, 1964. С. 409-421.
- Веселовский В. А.* О роли биоантиоксидантов в устойчивости растений к неблагоприятным условиям существования // Биоантиоксиданты в регуляции метаболизма в норме и патологии. М.: Наука, 1982. С. 150-162.
- Войников В. К.* Температурный стресс и митохондрии растений. Новосибирск: Наука, 1987. 135 с.
- Войников В. К., Корытов М. В.* Синтез стрессовых белков в проростках озимой пшеницы при закаливании к холоду // Физиология растений. 1991. Т. 38. № 5. С. 960-969.
- Генкель П. А.* Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М., 1982. 280 с.
- Генкель П. А., Кушниренко С. В.* Холодостойкость растений и термические способы ее повышения. М.: Наука, 1966. 223 с.
- Давыденко С. В., Климов С. В., Трунова Т. И.* О причинах различий в морозостойкости озимой ржи и пшеницы. 1. Ростовые процессы и ассимиляция CO₂ при холодовом закаливании // Физиология растений. 1992. Т. 39. № 4. С. 552-558.
- Дроздов С. Н., Курец В. К., Титов А. Ф.* Экологическая гипотеза устойчивости растений к экстремальным температурам // Тезисы докладов научн. конференции биологов Карелии, посвященные 250-летию АН СССР. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1974. С. 72-74.
- Дроздов С. Н., Курец В. К., Будыкина Н. П., Балагурова Н. И.* Определение устойчивости растений к заморозкам // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л.: отделение изд-ва «Колос», 1976. С. 222-228.
- Дроздов С. Н., Сычева З. Ф., Будыкина Н. П., Курец В. К.* Эколого-физиологические аспекты устойчивости растений к заморозкам. Л.: Наука, 1977. 228 с.
- Дроздов С. Н., Курец В. К., Титов А. Ф.* Терморезистентность активно вегетирующих растений. Л.: Наука, 1984. 168 с.
- Живкова Т. Д.* Действие переменных температур на рост кукурузы и содержание пигментов // Физиология и биохимия культ. растений. 1979. Т. 11. № 2. С. 123-129.
- Зауралов О. А.* Влияние охлаждения проростков огурца на последующий рост и интенсивность фотосинтеза // Физиология и биохимия культ. растений. 1993. Т. 25. № 4. С. 380-387.
- Зауралов О. А., Лукаткин А. С.* Роль фитогормонов в регуляции устойчивости растений // Регуляция ферментативной активности у растений. Горький, 1986. С. 69-73.
- Игнатьева Л. А., Калимуллина Ф. Р.* Ультраструктура хлоропластов листьев яровой пшеницы при адаптивном повышении жароустойчивости // Физиология растений. 1986. Т. 33. № 3. С. 581-587.
- Коровин А. И.* Растения и экстремальные температуры. Л.: Гидрометеиздат, 1984. 271 с.
- Красавцев О. А.* Свойства плазмалеммы морозостойких растительных клеток // Успехи современной биологии. 1988. Т. 106. Вып. 1. С. 143-157.
- Кузнецов Вл. В.* Индуцибельные системы и их роль при адаптации растений к стрессорным факторам: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Кишинев, 1992. 74 с.
- Лархер В.* Экология растений. М.: Мир, 1978. 382 с.
- Лютова М. И.* Сравнение устойчивости реакции Хилла к высокой температуре и гидролитическим ферментам у двух видов высших растений // Физиология растений. 1983. Т. 30. № 6. С. 1194-1200.
- Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Харьковина Т. Г., Шерудило Е. Г.* Влияние кратковременного снижения ночной температуры на рост и холодостойкость растений огурца // Физиология растений. 2000. Т. 47. № 4. С. 511-515.
- Марковская Е. Ф., Сысоева М. И.* Роль суточного температурного градиента в онтогенезе растений. М.: Наука, 2004. 119 с.
- Мирославов Е. А., Кислюк И. М., Шухтина Г. Г.* Ультраструктура клеток, дыхание и фотосинтез листьев озимой пшеницы, выращенной в контролируемых условиях при разной температуре // Цитология. 1984. Т. 26. № 6. С. 672-677.
- Петровская-Баранова Т. П.* Физиология адаптации и интродукция растений. М.: Наука, 1983. 151 с.
- Полевой В. В.* Фитогормоны. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 248 с.
- Родченко О. П.* Адаптация к низким температурам и рост корня. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1987. 26 с.
- Севрова О. К., Новоселова А. Н.* Изоферменты листьев проростков пшеницы с повышенной теп-

- лоустойчивостью // Физиолого-биохимические и экологические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды. Иркутск, 1977. С. 135-139.
- Семихатова О. А. Энергетические аспекты интеграции физиологических процессов в растениях // Физиология растений. 1980. Т. 27. Вып. 5. С. 1005-1017.
- Степанов В. Н. Классификация сельскохозяйственных культур по требовательности к климатическим факторам среды // Докл. ТСХА. 1950. Вып. XI. С. 74-85.
- Тарусов Б. Н. О механизме холодо- и жароустойчивости растений // Сельскохозяйственная биология. 1970. Т. 5. № 5. С. 674-679.
- Титов А. Ф. Устойчивость активно вегетирующих растений к низким и высоким температурам: закономерности варьирования и механизмы: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1989. 42 с.
- Трунова Т. И. Роль накопления сахаров и охлаждения в повышении морозостойкости озимой пшеницы // Зимостойкость озимых хлебов и многолетних трав. Киев: Наукова думка, 1976. Ч. 1. С. 88-95.
- Трунова Т. И. Физиология закаливания озимых злаков к морозу низкими положительными температурами: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1979. 48 с.
- Туманов И. И. О физиологическом механизме морозостойкости растений // Физиология растений. 1967. Т. 14. Вып. 3. С. 520-533.
- Туманов И. И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М.: Наука, 1979. 350 с.
- Удовенко Г. В. Механизмы адаптации растений к стрессам // Физиология и биохимия культ. растений. 1979. Т. 11. № 2. С. 99-107.
- Филатов Н. Н., Назарова Л. Е., Сало Ю. А., Семенов А. В. Динамика и прогноз изменения климата Восточной Финляндии // Гидроэкологические проблемы Карелии и использования водных ресурсов. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2003. С. 33-39.
- Хохлова Л. П. Роль структурно-функционального состояния митохондрий при адаптации растений к низкой температуре. Казань: Изд-во Казанск. Ун-та, 1976. 166 с.
- Хохлова Л. П. Структурно-функциональное состояние митохондрий в связи с осенним закаливанием растений: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Киев, 1985. 58 с.
- Шухтина Г. Г. Влияние повторных тепловых закладок на теплоустойчивость растительных клеток // Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М.-Л.: Наука, 1964. С. 26-29.
- Bakken A. K., Moe R. Height and quality control in Christmas begonia by growth-retarding temperature regimes // Acta Agric. Scand. Sect. B, Soil and Plant Sci. 1995. V. 45. P. 283-292.
- Chen H.-H., Li H. Characteristics of cold acclimation and deacclimation in tuberbearing *Solanum species* // Plant Physiol. 1980. V. 65. № 6. P. 1146-1148.
- Chen H. H., Li P. H. Potato cold acclimation // Plant Cold Hardiness and Freezing Stress. Mechanisms and Crop Implications. N.Y.: Acad. Press, 1982. V. 2. P. 5.
- Grindal G., Moe R. Effects of temperature-drop and short dark interruption on stem elongation and flowering in *Begonia x hiemalis Fotsch* // Scientia Hort. 1994. V. 57. P. 123-132.
- Guy Ch. L. Cold acclimation and freezing stress tolerance: role of protein metabolism // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1990. V. 41. P. 187-223.
- Guy C.L., Niemi K.J., Brambl R. Altered gene expression during cold acclimation of spinach // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1985. V. 82. № 1. P. 3673-3677.
- Guy C.L., Haskell D. Induction of freezing tolerance in spinach associated with the synthesis of cold acclimation induced proteins // Plant Physiol. 1987. V. 84. № 3. P. 872-877.
- Kasperska-Palacz A., Wcislinska B. Electrophoretic pattern of soluble proteins in the rape leaves in relation to frost hardiness // Physiol. Végétale. 1972. V. 10. № 1. P. 19-25.
- Kurkela S., Franck M., Heino P., Lang V., Palva E.T. Cold induced gene expression in *Arabidopsis thaliana* L. // Plant Cell Reports. 1988. V. 7. P. 495-498.
- Lawrence T., Cooper J. P., Breese E.L. Cold tolerance and winter hardiness in *Lolium perenne*: II. Influence of light and temperature during growth and hardening // J. Agric. Sci. 1973. V. 80. P. 341-348.
- Levitt J. Responses of plants to environmental stress // New York-London: Acad Press, 1972. 697 p.
- Levitt J. Responses of plants to environmental stress. V.1. Chilling, freezing and high temperatures stresses // New York etc.: Acad. Press, 1980. 497 p.
- Lyons J. M. Chilling injury in plants // Annu. Rev. Plant Physiol. 1973. V. 24. P. 454-466.
- Markovskaya E. F., Sherudilo E. G., Sysoyeva M. I. Influence of long-term and short-term temperature drops on acclimation and de-acclimation in cucumber cold resistance // Acta Hort. 2003. V. 618. P. 233-236.
- Moe R., Fjeld T., Mortensen L. M. Stem elongation and keeping quality in poinsettia (*Euphorbia pulcherrima* Willd.) as affected by temperature and supplementary lighting // Scientia Hort. 1992. V. 50. P. 127-136.
- Moe R., Heins R. D. Thermo- and photomorphogenesis in plants // Advances in Floriculture research. Agric. Univ. of Norway. Report № 6. 2000. P. 52-64.
- Moe R., Willumsen K., Ihlebekk I. H., Stupa A. I., Gromsrud N. M., Mortensen L. M. DIF and temperature drop responses in SDP and LDP, a comparison // Acta Hort. 1995. V. 378. P. 27-33.
- Mohapatra S. S., Poole R. J., Dhindsa R. S. Changes in protein patterns and translatable messenger RNA

- population during cold acclimation of alfalfa // *Plant Physiol.* 1987. V. 84. № 4. P. 1172-1176.
- Mortensen L. M., Moe R.* Effects of various day and night temperature treatments on the morphogenesis and growth of some greenhouse and bedding plant species // *Acta Hortic.* 1992. V. 327. P. 77-86.
- Palta J. P., Li P. H.* Cell membrane properties in relation to freezing injury // *Plant cold hardiness and freezing stress. Mechanisms and crop implications.* New York etc.: Acad. Press, 1978. P. 93-115.
- Palta J. P., Li P. H.* Alteration in membrane transport properties by freezing injury in herbaceous plants: evidence against rupture theory // *Physiol. Plant.* 1980. V. 50. № 2. P. 169-175.
- Smallwood M., Bowles D. J.* Plants in cold climate // *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 2002. V. 357. P. 831-847.
- Sysoyeva M. I., Markovskaya E. F., Sherudilo E. G.* Cold resistance as a new plant quality characteristic in DROP technologies in Fennoscandia // Abstracts of NJF seminar no.355 «Nutrient and recourse management in greenhouse production» (May, 12-15, 2004, Odense, Denmark), 2004. P. 30-31.
- Thomashow M. F.* Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1999. V. 50. P. 571-599.
- Thomashow M. F.* Molecular genetics of cold acclimation in higher plants // *Adv. Genet.* 1990. V. 28. P. 99-131.
- Thomashow M. F.* Role of cold-responsive genes in plant freezing tolerance // *Plant Physiol.* 1998. V. 118. P. 1-7.
- Wanner L. A., Junttila O.* Cold-induced freezing tolerance in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* 1999. V. 120. P. 391-399.