

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.1

ФОТОСИНТЕЗ И УСТЬИЧНАЯ ПРОВОДИМОСТЬ ЛИСТЬЕВ *CUCUMIS SATIVUS* L., ИСПЫТАВШИХ ДЛИТЕЛЬНЫЕ ИЛИ ПЕРИОДИЧЕСКИЕ КРАТКОВРЕМЕННЫЕ НИЗКОТЕМПЕРАТУРНЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ В РАЗНЫХ ФАЗАХ РОСТА

Е. Н. Икконен, Т. Г. Шибаета, Е. Г. Шерудило, М. И. Сысоева

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Проведена сравнительная оценка температурной зависимости видимого фотосинтеза и устьичной проводимости листьев *Cucumis sativus* L., испытанных длительные или кратковременные ежесуточные снижения температуры до 12 °С в лаг-фазе (неразвернувшийся лист) и в фазе экспоненциального роста (развернувшийся активно растущий лист). Постоянное воздействие температуры 12 °С независимо от того, проводилось ли оно в период лаг-фазы или в фазу экспоненциального роста листа, приводило к снижению фотосинтеза. В отличие от этого кратковременные периодические низкотемпературные воздействия, напротив, вызывали повышение скорости фотосинтеза. Причем если фотосинтез листа, подвергнутого ДРОП-обработке в фазе экспоненциального роста, увеличивался только в области высоких температур, то такая же холодовая обработка неразвернувшихся листьев приводила к увеличению интенсивности фотосинтеза не только при высоких, но и при низких температурах, тем самым значительно повышая адаптационный потенциал растений.

К л ю ч е в ы е с л о в а: *Cucumis sativus* L., видимый фотосинтез, устьичная проводимость, температура, фазы роста листа.

E. N. Ikkonen, T. G. Shibaeva, E. G. Sherudilo, M. I. Sysoeva. EFFECT OF SHORT- AND LONG-TERM LOW TEMPERATURE TREATMENTS ON PHOTOSYNTHETIC RATE AND STOMATAL CONDUCTANCE IN *CUCUMIS SATIVUS* L. LEAVES AT DIFFERENT GROWTH PHASES

A comparative assessment of the temperature dependence of net photosynthesis and stomatal conductance in *Cucumis sativus* L. leaves exposed to long-term or daily short-term temperature decreases to 12 °C during the initial lag-phase (not yet unfolded leaf) or exponential growth phase (an unfolded actively growing leaf) was made. Constant exposure to 12 °C irrespective of the leaf growth stage resulted in a reduced photosynthetic rate of the leaves. In contrast, a periodic short-term temperature drop increased the rate of photosynthesis. Leaves subjected to temperature drop treatment during the exponential growth phase increased the photosynthetic rate only at high

temperatures, while the same temperature drop treatments during the lag phase caused an increase in the photosynthetic rate at both high and low temperatures, thereby significantly increasing the adaptive potential of the plants.

К е y w o r d s: *Cucumis sativus* L., net photosynthesis, stomatal conductance, temperature, leaf growth stages.

Введение

У чувствительных к холоду видов растений при понижении температуры фотосинтез, как правило, подавляется [Климов, 2008]. Так, на примере огурца было показано, что длительное (несколько дней) выдерживание растений при низких температурах ингибировало фотосинтез [Климов и др., 1999] и снижало устьичную проводимость (УП) листьев [Икконен и др., 2012]. В отличие от продолжительного действия низкой температуры кратковременные ежесуточные снижения температуры способствовали повышению фотосинтеза и УП листьев огурца в условиях низких и высоких температур [Икконен и др., 2012]. Такого рода низкотемпературные воздействия обусловили расширение температурной области оптимума фотосинтеза и снижение температурной зависимости фотосинтеза [Сысоева, Икконен, 2012], что характерно для адаптированных к холоду растений [Головки и др., 2008].

Степень развития листа значительно влияет на его способность адаптироваться к условиям окружающей среды, в том числе температурным. Имеются данные о разных откликах зрелых и незрелых тканей листьев теплолюбивых растений на изменения температуры [Armstrong et al., 2006]. Поскольку устойчивость растений к стрессовым воздействиям не постоянна на всем протяжении онтогенеза, Т. В. Нестеренко с коллегами [2007] был предложен онтогенетический подход (учет возрастного состояния листа) в исследованиях влияния неблагоприятных факторов среды на фотосинтетический аппарат на уровне листа. Широко обсуждается вопрос о том, что наиболее полная адаптация к низким температурам достигается в ходе развития растительных тканей при данном температурном режиме, а ткани, сформированные ранее, не способны адаптироваться полностью [Campbell et al., 2007]. С другой стороны, показано, что завершившие рост листья теплолюбивого вида *Tradescantia albiflora* реагируют на длительное понижение температуры изменением интенсивности фотосинтеза и ультраструктуры клеток так же, как и листья, образовавшиеся и развившиеся в условиях холода [Буболо и др., 1988].

Было установлено, что кратковременные периодические снижения температуры индуцировали адаптационные изменения в фотосинтетическом и устьичном аппарате настоящих листьев огурца [Икконен и др., 2012; Сысоева, Икконен, 2012]. Однако неисследованным остается вопрос о влиянии данного вида низкотемпературного воздействия на листья, испытывавшие холодные воздействия на ранних фазах роста. Таким образом, задачей настоящей работы являлась сравнительная оценка температурной зависимости фотосинтеза и УП листьев, испытывавших постоянное и кратковременное ежесуточное действие низкой температуры на разных фазах роста листа.

Материалы и методы

Семена огурца (*Cucumis sativus* L., гибрид Зозуля F1) проращивали в термостате при температуре 28 °С в течение двух суток, высаживали в вазоны с песком (полив питательным раствором Кнопа с добавлением микроэлементов, рН 6,2–6,4) и помещали в камеру искусственного климата. Растения выращивали в течение двух недель при температуре 23 °С, фотопериоде 12 ч, освещенности 120 мкмоль/(м²·с) фотосинтетически активной радиации (ФАР), влажности воздуха 60–70 %. По достижении фазы первого настоящего листа часть растений оставляли при температуре 23 °С (контроль), а остальные в течение 6 суток либо выращивали при постоянной низкой закалывающей температуре 12 °С (вариант ПНТ), либо ежесуточно подвергали снижениям температуры с 23 до 12 °С на 2 ч в конце ночного периода (вариант ДРОП). В период низкотемпературных воздействий первый лист находился в фазе экспоненциального роста (интенсивно растущий лист), а второй лист – в лаг-фазе (неразвернувшийся, медленно растущий лист). Затем растения всех вариантов переносили на две недели на последствие в первоначальные оптимальные свето-температурные условия.

Видимый фотосинтез и устьичную проводимость (УП) измеряли в конце эксперимента (через две недели после прекращения низкотемпературных воздействий) на первом и втором

настоящих листьях с использованием портативной фотосинтетической системы HCM-1000 (Walz, Германия). Измерения проводили в климатической камере при температуре воздуха 8, 13, 17, 22 и 33 °C и ФАР 200 и 800 мкмоль/(м²·с).

На рисунках приведены средние арифметические значения и их стандартные отклонения. Повторность при оценке интенсивности фотосинтеза и УП – 5-кратная. В статье обсуждаются величины, достоверно различающиеся при $p < 0,05$.

Результаты

Максимумы видимого фотосинтеза первого и второго листа у контрольных растений достигались при температуре 22 °C и достоверно не различались, составляя при низкой освещенности $6,3 \pm 0,3$ и $6,7 \pm 0,5$ мкмоль/(м²·с), при насыщающей – $9,1 \pm 0,3$ и $9,2 \pm 0,4$ мкмоль/(м²·с) соответственно (рис. 1).

Постоянная низкотемпературная предобработка растений (вариант ПНТ) даже после двух недель роста растений в оптимальных условиях снижала видимый фотосинтез первого и второго листьев растений во всем диапазоне температур при освещенности ниже насыщающей фотосинтез (см. рис. 1, а, в) и при температуре выше 22 °C в условиях насыщения фотосинтеза светом (см. рис. 1, б, г). В диапазоне температур 13–33 °C при обоих уровнях света ассимиляция CO₂ была более интенсивной у второго листа растений варианта ПНТ по сравнению с первым.

Кратковременные периодические низкотемпературные воздействия (вариант ДРОП) увеличивали по сравнению с контролем интенсивность фотосинтеза у первого и второго листа при температуре 33 °C и у второго листа – при температуре 8 °C независимо от уровня освещенности (см. рис. 1).

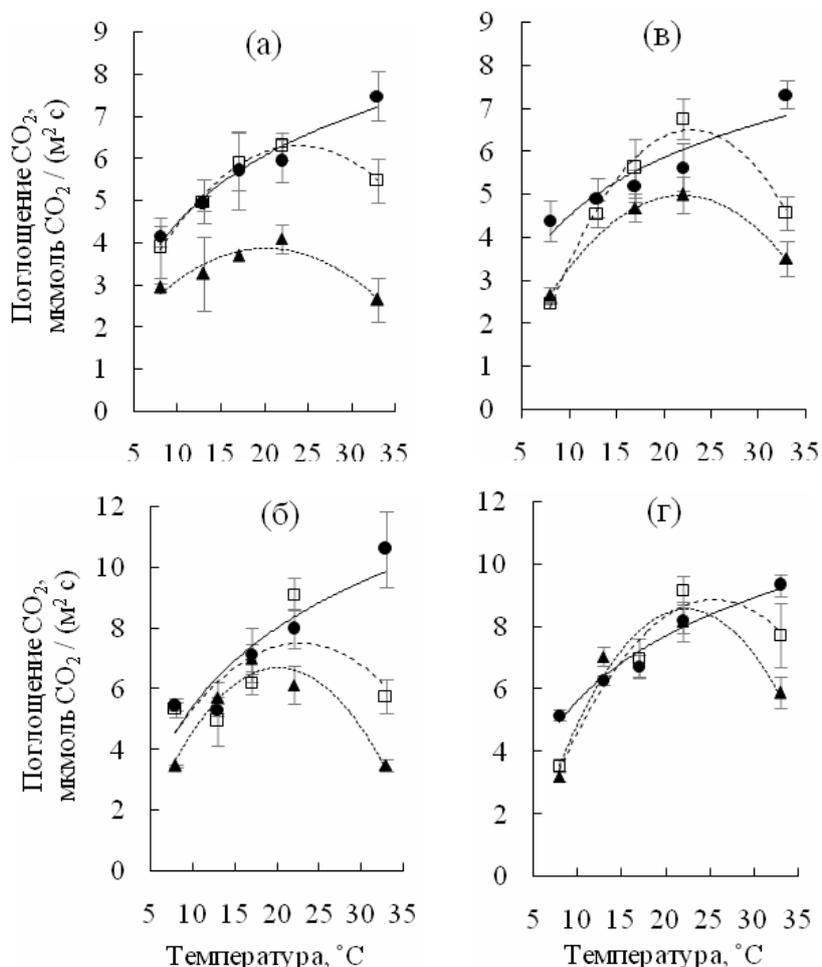


Рис. 1. Температурная зависимость видимого фотосинтеза первого (а, б) и второго (в, г) листьев растений огурца в последствии постоянного (ПНТ) и кратковременного ежесуточного (ДРОП) низкотемпературного (12 °C) воздействия при освещенности 200 (а, в) и 800 (б, г) мкмоль/(м²·с):

□ – контроль, ▲ – ПНТ, ● – ДРОП

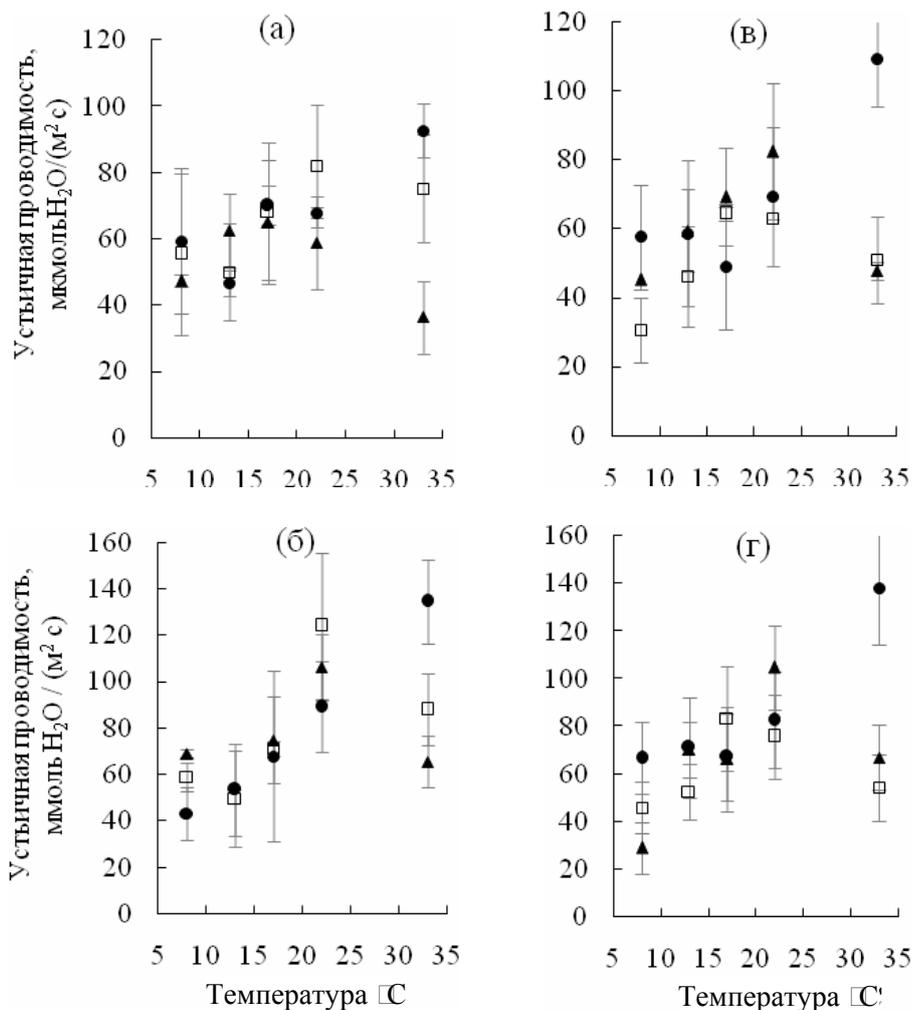


Рис. 2. Температурная зависимость устьичной проводимости первого (а, б) и второго (в, г) листьев растений огурца в последствии постоянного (ПНТ) и кратковременного ежесуточного (ДРОП) низкотемпературного (12 $^{\circ}\text{C}$) воздействия при освещенности 200 (а, в) и 800 (б, г) $\mu\text{mol} / (\text{m}^2 \cdot \text{s})$:

□ – контроль, ▲ – ПНТ, ● – ДРОП

В последствии ДРОП-обработки оба листа растений огурца продемонстрировали увеличение УП листьев в условиях высокой температуры (33 $^{\circ}\text{C}$) (рис. 2). В области низких и оптимальных температур различия в величине УП между вариантами опыта были незначительны (см. рис. 2). Не выявлено достоверных различий интенсивности видимого фотосинтеза и УП первого и второго листа варианта ДРОП.

Обсуждение

Результаты данного исследования согласуются с утверждением о том, что разные температурные режимы выращивания растений приводят к адаптивным различиям температурной зависимости фотосинтеза [Головки и др., 2008]. Постоянное воздействие низкой закалывающей температуры, независимо от того,

проводилось ли оно в период лаг-фазы или в фазу экспоненциального роста листа, снижало фотосинтез во всем исследованном диапазоне температур при низкой освещенности и в области высоких температур при насыщающем свете. Кратковременные периодические низкотемпературные воздействия, напротив, способствовали повышению поглощения CO_2 . Причем если фотосинтез листа, подвергнутого ДРОП-обработке в фазе экспоненциального роста, увеличился только в области высоких температур, то кратковременная холодовая обработка неразвернувшихся листьев увеличивала интенсивность фотосинтеза не только при высоких, но и при низких температурах, тем самым значительно расширяя адаптационный потенциал растений в последствии данного вида низкотемпературного воздействия. Возможно, что адаптационные изменения фото-

синтеза растений варианта ДРОП были инициированы ритмичностью непродолжительных низкотемпературных воздействий. Так, например, ранее было выявлено положительное влияние ритмичных периодических повышений содержания CO₂ в воздухе на фотосинтетические процессы [Кособрюхов, 2009].

Фаза роста листа имеет существенное влияние на его способность к адаптации. Было определено, что листья, формирование которых проходило в условиях пониженных температур, обладали большей адаптационной способностью, чем те, которые испытали воздействие холодом в зрелом состоянии [Armstrong et al., 2006]. Результаты данного исследования показали, что эффект воздействия низких закаливающих температур на фотосинтез растений может зависеть как от характера низкотемпературной предобработки, так и от фазы роста листа. Температурная зависимость фотосинтеза и абсолютные значения фотосинтеза у листьев, испытывавших ДРОП-обработку на разных фазах роста, были аналогичны. Однако более молодой на время низкотемпературного воздействия лист обладал впоследствии способностью поддерживать повышенный по отношению к контролю уровень фотосинтеза не только при высокой, но и при низкой температуре, что характерно для видов, адаптированных к холоду [Головки и др., 2008]. Ранее нами было показано, что ежедневные кратковременные понижения температуры способствовали повышению фотосинтеза листьев огурца в области низких и высоких температур непосредственно после завершения низкотемпературных воздействий [Сысоева и др., 2011]. Видимо, в период роста растений в оптимальных условиях по завершении ДРОП-обработки способность первого листа поддерживать высокий уровень фотосинтеза при низкой температуре была утрачена. Фотосинтез второго листа, испытывавшего длительное низкотемпературное воздействие в начальной фазе роста, в последствии ингибировался низкими температурами в меньшей степени, чем фотосинтез первого листа, а в условиях насыщающего света и низких температур даже соответствовал уровню контрольных растений. Видимо, развитие второго листа в условиях ПНТ-обработки способствовало, согласно Климову с соавторами [2008], формированию структур клеток и тканей с повышенной по сравнению с первым листом устойчивостью к низкой температуре.

Ежедневные кратковременные снижения температуры способствовали повышению УП настоящих листьев огурца в области низких и

высоких температур непосредственно после завершения низкотемпературных воздействий [Икконен и др., 2012]. Спустя две недели роста в оптимальных температурных условиях высокий уровень УП при повышенной температуре сохранялся у первого листа растений варианта ДРОП (см. рис. 2, а, б). Второй лист растений этого варианта показал аналогичное первому листу раскрытие устьиц в ответ на краткосрочное действие высокой температуры (см. рис. 2, в, г). Возможно, повышение УП листьев, испытывавших ДРОП-воздействие на разных фазах роста, в ответ на высокую температуру связано с перераспределением абсцизовой кислоты (АБК) в растении, а именно с притоком гормона из побега в корень [Kudoyarova et al., 2011]. Такое перераспределение АБК приводит к возрастанию гидравлической проводимости корней, обеспечивая сбалансированность притока воды и ее испарения, что позволяет устьицам оставаться открытыми, поддерживая газообмен и фотосинтез растений. Кроме того, у листьев, испытывавших ДРОП-воздействие в период интенсивного роста, повышение УП непосредственно после окончания низкотемпературного воздействия могло повлиять на развитие устьичного аппарата и повышение плотности устьиц еще не развернувшихся листьев, находящихся на ранней стадии роста, как это было показано в работе Miyazawa с коллегами [2006].

Таким образом, результаты исследования позволили установить, что в отличие от длительных низкотемпературных воздействий, ингибирующих фотосинтез у чувствительных к холоду видов, периодические кратковременные снижения температуры до закаливающих значений могут приводить к увеличению интенсивности фотосинтеза и повышению адаптационного потенциала растений. Степень проявления реакции зависит от того, в какой фазе развития лист был подвержен действию низких температур.

Исследования выполнены с использованием оборудования Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 14-04-00840 а.

Литература

Буболо Л. С., Палеева Т. В., Кислюк И. М. Влияние температуры выращивания и кратковременной температурной акклимации на ультраструктуру клеток, фотосинтез и дыхание листьев *Tradescantia albiflora* (Commelinaceae) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 1. С. 45–53.

Головко Т. К., Далькэ И. В., Бачаров Д. С. Мезоструктура и активность фотосинтетического аппарата трех видов растений сем. *Crassulaceae* в холодном климате // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 5. С. 671–680.

Икконен Е. Н., Шибяева Т. Г., Сысоева М. И. и др. Устьичная проводимость *Cucumis sativus* L. при длительном и кратковременном действии низких температур // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 5. С. 1–5.

Климов С. В. Адаптация растений к стрессам через изменение донорно-акцепторных отношений на разных уровнях структурной организации // Успехи современной биологии. 2008. Т. 128, № 3. С. 281–299.

Климов С. В., Астахова Н. В., Трунова Т. И. Холодостойкость растений томата и огурца в связи с низкотемпературной активностью их фотосинтеза // Доклады АН. 1999. Т. 365, № 2. С. 279–282.

Кособрюхов А. А. Активность фотосинтетического аппарата при периодическом повышении концентрации CO₂ // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 1. С. 8–16.

Нестеренко Т. В., Тихомиров А. А., Шихов В. Н. Индукция флуоресценции хлорофилла и оценка устойчивости растений к неблагоприятным воздействиям // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68, № 6. С. 444–458.

Сысоева М. И., Икконен Е. Н. Оптимизация процессов фотосинтеза растений огурца при кратковременном и длительном низкотемпературных воздействиях // Тр. КарНЦ РАН. 2012. № 2. С. 159–161.

Armstrong A. F., Logan D. C., Atkin O. W. On the developmental dependence of leaf respiration: responses to short- and long-term changes in growth temperature // Amer. J. Bot. 2006. Vol. 93, N 11. P. 1633–1639.

Campbell C., Atkinson L., Zaragoza-Castells J. et al. Acclimation of photosynthesis and respiration is asynchronous in response to changes in temperature regardless of plant functional group // New Phytol. 2007. Vol. 176, N 2. P. 375–389.

Kudoyarova G., Veselova S., Hartung W. et al. Involvement of Root ABA and Hydraulic Conductivity in the Control of Water Relations in Wheat Plants Exposed to Increased Evaporative Demand // Planta. 2011. Vol. 233. P. 87–94.

Miyazawa S.-I., Livingston N. J., Turpin D. H. Stomatal development in new leaves is related to the stomatal conductance of mature leaves in poplar (*Populus trichocarpa* P. *Deltoids*) // J. Exp. Bot. 2006. Vol. 57, N 2. P. 373–380.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Икконен Елена Николаевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия 185910
эл. почта: likkonen@gmail.com
тел.: (8142) 762706

Шибяева Татьяна Геннадиевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия 185910
эл. почта: kharkina@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Шерудило Елена Георгиевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия 185910
эл. почта: sherudilo@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Сысоева Марина Ивановна

главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия 185910

Ikkonen, Elena

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: likkonen@gmail.com
tel.: (8142) 762706

Shibaeva, Tatiana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: kharkina@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706

Sherudilo, Elena

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: sherudilo@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706

Sysoeva, Marina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia