

ных вопросов, таким образом, остается великое множество. Именно поэтому мы убеждены, что будущее в изучении рассматриваемой проблемы заманчиво и, вне сомнения, должно принести много важных открытий.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Байдербек Р.* Опухоли растений. М.: Колос, 1981. 303 с.
2. *Жуков А.М.* Галловая болезнь осины в Новосибирской области // Известия СО АН СССР, 1966. Т. 2. Вып. 8. С. 142–144.
3. *Коровин В.В.* Морфолого-анатомические изменения стебля древесных растений при аномальном росте. // Бот. журн. 1987. Т 72. С. 749–759.
4. *Коровин В.В.* Аномальные, предположительно мутантные, изменения морфологии сосны обыкновенной в ленточных борах Алтая // Тез. докл. Междун. научно-практической конф. Воронеж. 1996. С. 13–14.
5. *Коровин В.В., Зуихина С.П.* Некоторые закономерности строения аномальной древесины клена, березы и ольхи // Биологические науки. 1985. № 8. С. 68–73.
6. *Коровин В.В., Курносков Г.А.* Лучи и форма стебля древесных растений // Матер. III Междун. симп. «Строение, свойства и качество древесины– 2000». Петрозаводск. 2000.
7. *Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносков Г.А.* Структурные аномалии стебля древесных растений. М.:Издат. МГУЛ, 2003. 280 с.
8. *Лима-де-Фариа А.* Эволюция без отбора. Автоэволюция формы и функции. М.: Мир, 1991. 455 с.
9. *Николаева Н.Н., Новицкая Л.Л.* Структурные особенности ассимиляционного аппарата и формирование аномальной древесины карельской березы. // Лесоведение. 2007. № 1. С. 70– 73.
10. *Новицкая Л.Л.* Аномальный морфогенез проводящих тканей ствола древесных растений // Автореф. дис.... докт. биол. наук. С-Пб, 2000. 41 с.
11. *Новицкая Л.Л.* Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: «Verbo», 2008. 144 с.
12. *Розен Р.* Принцип оптимальности в биологии. М.:Мир, 1969. 215 с.
13. *Ямбуров М.С.* «Ведьмины метлы» мутационного типа у некоторых видов семейства Pinaceae // Автореф. дис.... канд. биол. наук. Томск, 2010. 21 с.
14. *Ямбуров М.С., Горошкевич С.Н.* «Ведьмины метлы» кедра сибирского как спонтанные соматические мутации: встречаемость, свойства и возможности использования в селекционных программах // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV. № 2–3. С. 317–324.
15. *Buckland, D.C.* Unexplained brooming of Douglas-fir and other conifers in British Columbia and Alberta // D.C. Buckland, J. Kuijt // Forest Sci. 1957. Vol. 3. № 3. P. 236–242.
16. *Waxman S.* Witches-«brooms» sources of new and dwarf form of Picea, Pinus and Tsuga species // Acta Hort./Symposium on propagation in arboriculture. 1975. № 54. P. 25–32.

GLOBAL RADIATION DISASTERS AND TREE RINGS

Kozlov V.

Forest Research Institute, KRC, RAS, Petrozavodsk. E-mail: vkozlov@krc.karelia.ru

Abstract. Patterns of annual increment, structure and formation of tree ring under ionizing radiation were investigated in the zone affected by the Chernobyl Power Station disaster.

Analysis of extensive experimental data set (annual increment was measured more than 2000 cores) revealed a specific response of long-living plants like *Pinus sylvestris* L., *Picea excelsa* Link., *Betula pendula* Roth, and *Alnus glutinosa* L. to radiation, which manifests itself in changes of the annual ring growth dynamics. Trees were found to experience drastic suppression of annual increment at the year of the disaster followed by two years of intensified increment. The dependence] most explicit in silver birch and Norway spruce. On experimental grounds the procedure for biological dosimetry in forest biogeosystems was worked out: with a high degree of reliability, the procedure makes it possible to evaluate retrospectively the dose absorbed by forest ecosystems after nuclear disasters.

The results of practical implementation of the proposed biological dosimetry procedure in a 10-km zone around the Chernobyl Power station in 1988–2000 are discussed. Application of the procedure to investigate the Tri Mile Island Power Station case (USA) in 1979 is presented.

ГЛОБАЛЬНЫЕ РАДИАЦИОННЫЕ КАТАСТРОФЫ И ГОДИЧНЫЕ КОЛЬЦА

Козлов В.А.

Учреждение Российской академии наук Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Пушкинская 11, 185910, тел. (8142)768160, E-mail: vkozlov@krc.karelia.ru

*Светлой памяти моих коллег, работавших в зоне аварии на ЧАЭС,
В.В. Габуковой, Г.М. Козубова, А.И.Таскаева*

Авария на ЧАЭС поставила перед человечеством целый комплекс проблем как инженерно-технических, так и биологических. Наличие больших лесных массивов вокруг ЧАЭС в значительной мере сократило возможный разнос выброшенных радионуклидов, однако обусловило возникновение ряда проблем в дезактивации лесных фитоценозов, организации радиомониторинга в них и разработки основ ведения хозяйства в лесах 30-км зоны.

Целью данной работы являлось выявление особенностей в динамике приростов древесины, формирование годичного кольца, его структура при ионизирующем облучении в зоне аварии на ЧАЭС в различных радиоэкологических условиях, а также оценка успешности прохождения репаративных процессов у древесных пород в поставарийный период.

Сосновые леса в 30-км зоне ЧАЭС занимают около 80 % лесопокрытой площади при общей лесистости 42 %. Преобладают древостои искусственного происхождения, большая часть которых создана в послевоенный период и имеет возраст 30–40 лет. Средний класс бонитета для сосняков 1,5 [1]. Такие леса отличаются высокой поглощающей способностью по отношению к радиационным выпадениям и повышенной чувствительностью к радиоактивным излучениям. В качестве примеси в сосновых древостоях чаще всего встречается береза повислая (*Betula pendula* Roth.), реже осина обыкновенная (*Populus tremula* L.).

Суммарная активность в 10-км зоне в начальный период после аварийного выброса только по 5 основным радионуклидам (^{144}Ce , ^{106}Ki , ^{90}Sr , ^{134}Cs , ^{137}Cs) составила 1300–2800 Ки/км². Если принять во внимание, что при этом не учитывали вклад ^{137}I , ^{95}Zr , ^{95}Nb и благородных газов, то приведенные выше показатели суммарной активности, очевидно, следует еще значительно увеличить. Так, на части летальной зоны даже в октябре 1989 г. плотности радиоактивного загрязнения составили 3900–11000 Ки/км² [2].

В районе аварии на ЧАЭС, начиная с 1986 г., было выбрано 17 экспериментальных участков для проведения комплексных радиоэкологических исследований в лесных фитоценозах — 14 участков в 10-км зоне ЧАЭС, 2 — в 30-км зоне и один за пределами зоны аварии. Участки имели площадь в среднем 2–2,5 га и, как правило, подбирались в привязке к транспортной системе и существующей квартальной сети. Из 17 участков 12 были заложены в сосняках с примесью березы, 3 — в посадках ели и 2 — в сосново-лиственных насаждениях. Средний возраст древостоев на большинстве участков составлял 30–40 лет. Все участки закладывали в сходных экологических условиях. На каждом участке отбирали по 15–20 учетных деревьев.

Были проведены радиометрические исследования побегов и древесины сосны, ели и березы. Следует отметить, что даже на достаточно однородных по радиационному фону участках индивидуальная изменчивость по активности побегов и древесины у отдельных деревьев колебалась до 10 и более раз. Средний прирост деревьев по диаметру и его динамика дают ценную информацию о процессе жизнедеятельности древостоев в зоне радиационного воздействия. При определении степени радиационного воздействия на лесные системы могут использоваться те же дендрохронологические методы, которые нашли широкое применение в оценках техногенного загрязнения окружающей среды [3].

В период сезонной активности происходит основное увеличение массы надземных и подземных органов растения, и в этот период дерево наиболее активно взаимодействует с окружающей средой. Последнее, особенно ярко проявилось в степени реакции древостоев на радиационное воздействие при аварии на ЧАЭС [4].

Каждое годичное кольцо отражает сезонную активность продуцирующих клеток (камбия) и имеет свои специфические особенности: сравнительную простоту и симметрию клеточных структур древесины, сходство внутреннего строения ксилемы деревьев разных видов, достаточную величину самих годичных колец у многолетних растений. Преимущества годичных колец, как объекта анализа, определяются также фиксированным положением дерева и ограниченным количеством влияющих на

рост дерева экологических факторов в течение онтогенеза, что позволяет выделить основные из них и проследить их влияние на формирование неоднородности годичных колец.

Изменение условий питания, плодоношение, болезни, антропогенное воздействие могут внести коррективы в этот процесс, что, в свою очередь, позволяет использовать структуру годичного слоя для анализа роста отдельной особи и всего сообщества в целом.

Различия в интенсивности прироста в отдельные промежутки вегетационного периода обуславливают неоднородность строения анатомических элементов ксилемы разных зон годичного кольца, что достаточно хорошо можно проследить по рентгеновским плотнограммам годичного кольца [5].

Скорость роста и условия формирования годичного кольца влияют не только на длину, но и на поперечные размеры и толщину стенок трахеид. У хвойных в начале вегетационного сезона, когда прирост древесины максимальный, формируются трахеиды большего диаметра, плотность древесины при этом минимальна.

Фитогормоны, продуцируемые в кроне, играют важную роль в регуляции диаметра трахеид. Преобладание стимуляторов роста в восстановительный период после радиационной аварии приводит к активизации белково-нуклеинового комплекса, стабилизации липидного обмена [6].

Весьма серьезным фактором, изменяющим ростовые процессы, является, радиационное воздействие и особенно, если оно приходится на период начала активных ростовых процессов, как это имело место при аварии на Чернобыльской АЭС. Именно этим можно объяснить ту глубину эффектов аномального роста, которая зафиксирована на значительных площадях в 30-км зоне.

На участках, где у сосны была зафиксирована высокая степень гибели ассимиляционного аппарата, отмечено падение радиального прироста уже в первый год воздействия. Однако основные изменения прироста по диаметру имели место не в аварийный, а в первый поставарийный год (рис. 1).

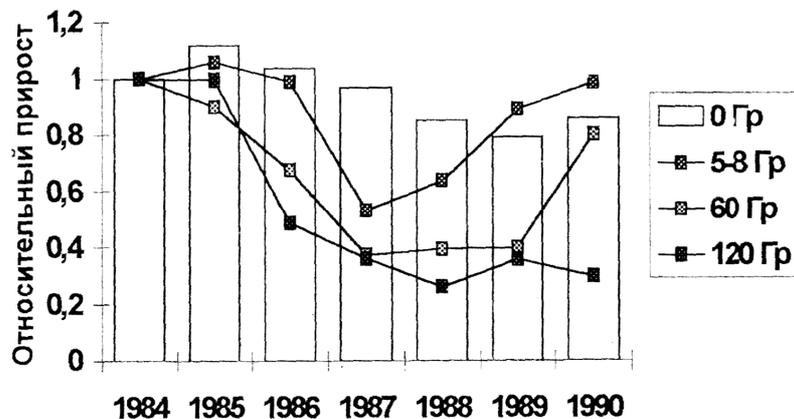


Рисунок 1. Динамика радиального прироста у сосны при различных уровнях поглощенных доз.

Проведенный анализ позволил установить достоверное изменение соотношения ранней и поздней древесины только для соснового древостоя, где поглощенная доза достигала 12 Гр. Это может быть объяснено тем, что радиационное воздействие даже при значительных поглощенных дозах, приводящих к аномальному росту древесины и отмиранию значительного количества молодых побегов и хвои, в целом не нарушает ритмики морфогенетических процессов у камбиальных клеток.

Практически на всех экспериментальных участках при поглощенных дозах более 2–3 Гр отмечены нарушения в анатомическом строении древесины. На срезах отчетливо просматривается изменение в строении рядов трахеид, наблюдаются сильные колебания в их размерах, которые у отдельных деревьев достигали 4–6 крат, раздвоение рядов трахеид, зубчатость и искривление сердцевинных лучей. Эти локальные изменения структуры достаточно четко прослеживаются в таком интегральном показателе качества древесины как плотность.

Плотность древесины ранних трахеид – достаточно стабильный показатель в отсутствии значительных внешних воздействий. За период проведенных нами наблюдений (1982–2000 гг.) на фоновых участках колебания ее не превысили 4 %. Радиационное воздействие вызывало уменьшение

плотности ранних трахеид, выявляемое на рентгеновских плотнogramмах годовичного кольца. Практически у всех облученных наблюдалось увеличение средних показателей на 10–15 % в сосновых насаждениях и на 20–25 % в еловых. Прослеживалась определенная связь плотности ранних трахеид с поглощенной дозой. Для сосновых древостоев существенные изменения в плотности ранней древесины фиксировались при поглощенных дозах свыше 2 Гр.

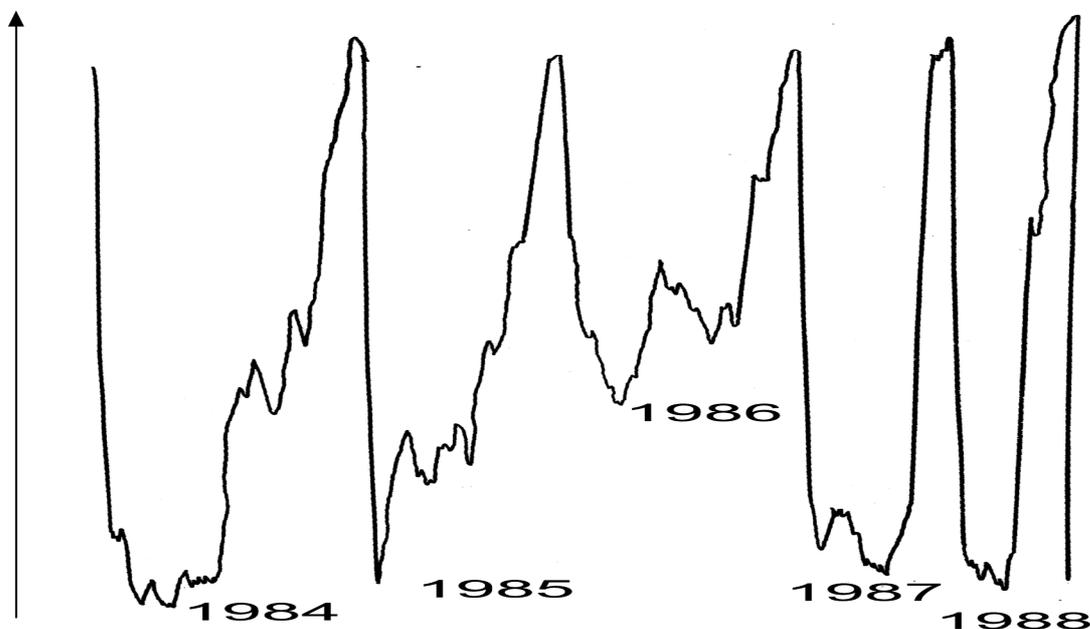


Рисунок 2. Диаграмма плотности древесины в годовичных кольцах ели при поглощенной дозе 2–3 Гр.

Известно, что плотность трахеид обуславливается толщиной клеточных стенок, и выявленное повышение плотности может быть объяснено, в первую очередь, нарушением механизма растяжения клеток, вызванным радиационным воздействием. Судя по полученным результатам, плотность трахеид в зоне ранней древесины, наряду с величиной годовичного прироста, можно рассматривать как возможное последствие радиационного воздействия.

В результате радиационного воздействия произошло изменение структуры поздней древесины, что, прежде всего, проявилось в определенном снижении плотности. При сильном воздействии (поглощенная доза более 20 Гр) снижение плотности древесины было отмечено и на второй год после радиационной аварии, что свидетельствует о глубоких изменениях в деятельности камбия в период формирования поздней древесины.

Вероятнее всего, такое нарушение в деятельности камбия обусловлено не радиационным поражением самого камбия, а значительными изменениями в ассимиляционном аппарате сосны за счет высокого процента поврежденной и погибшей хвои, что подтверждают наши опыты по удалению части хвои у молодых сосен (10–15-летних), проведенные в зоне северной тайги. При этом были получены аналогичные результаты по динамике плотности ранних и поздних трахеид, если удаление хвои проводилось в зимне-весенний период [7].

Радиационные эффекты для сосны, растущей в 30-км зоне, были установлены и в еловых насаждениях. В 1986 г. погодные условия, особенно первой половины вегетационного периода, оказались неблагоприятными для роста ели. В сочетании с повышенной ее радиочувствительностью, это привело к более значительному, по сравнению с сосной, падению прироста уже в год воздействия: прирост по диаметру у нее снизился почти в 2–2,5 раза по отношению к 1985 г. При этом произошли изменения и в плотности древесины (рис. 1). Реакция на радиационное воздействие у ели, несмотря на различную радиочувствительность отдельных деревьев, зафиксирована практически на всех модельных деревьях.

В 1987 г., т. е. на следующий после аварии вегетационный сезон, радиальный прирост у ели практически восстановился до уровня 1985 г. Проведенные исследования показали, что при радиационном воз-

действии, даже при сравнительно небольших поглощенных дозах, происходило снижение прироста древесины по радиусу ствола: у сосны на следующий год после острого облучения, а у ели — уже в год облучения. Радиационное воздействие чернобыльского типа привело к сдвигу процессов формирования годичного кольца, вследствие чего, увеличилась плотность ранней и снизилась плотность поздней древесины, изменился характер перехода от ранней к поздней древесине, увеличилась доля «ложных» колец. При этом реакция на облучение оказалась выше у деревьев, отличающихся повышенной энергией роста.

Репарационные процессы у сосны и ели протекали различно: в еловых древостоях прирост по диаметру восстановился уже в первый поставарийный год, тогда как в сосновых этот процесс растянулся на три-четыре года, а в ряде случаев и более. Выявленные особенности в реакции ели на радиационное воздействие по сравнению с сосной вполне можно объяснить и тем фактом, что поглощенные дозы для ели не превысили 3–4 Гр, поражение ассимиляционного аппарата у ели было значительно слабее, чем у сосны [4].

Пониженная радиочувствительность лиственных пород, в том числе березы и осины, отмечалась многими исследователями и до аварии на ЧАЭС [2]. Полученные нами материалы свидетельствуют о том, что радиационное воздействие в апреле 1986 г. существенно снизило активность камбия у лиственных пород лишь при поглощенных дозах более 40–60 Гр, при этом уменьшилась корреляция дендрорядов в облученных и фоновых древостоях, при сохранении высокого уровня коэффициентов корреляции дендрорядов у облученных древостоев.

В поставарийный период на всех исследуемых участках у березы наблюдалась значительное повышение интенсивности радиального прироста за счет реализации не востребованной энергии роста предыдущего (1986) года. Достаточно наглядным подтверждением этого тезиса послужил введенный нами показатель среднего прироста за 1986–1987 гг. Несмотря на значительные вариации интенсивности радиального прироста в год аварии и последующий, средняя ширина годичного кольца за оба года (аварийный и поставарийный) оказалась близкой к средней ширине годичного кольца доаварийного периода. Следует обратить особое внимание на выявленный факт перераспределения прироста в аварийный и поставарийный годы. Так, при анализе хода роста путем обмеров стволов, уже через 2–3 года после аварии, различия между облученными и фоновыми участками в березняках уже практически не выявляются. В связи с этим, для изучения реакции на облучение в лиственных древостоях не обходим обязательный погодичный анализ прироста древесины по радиусу ствола.

Таким образом, следует признать стимулирующее действие радиации на березу в течение двух лет после аварии. К 1989 г. эффект этого воздействия становится уже малозначимым в условиях анализируемых нами уровней поглощенных доз. Стимуляция годичного прироста в поставарийный период наблюдалась при дозовых нагрузках более 20–25 Гр.

На пяти экспериментальных участках нами было проведено изучение динамики радиального прироста у осины и ольхи. Радиационное воздействие на участках с поглощенными дозами более 50 Гр выразилось в изменении активности камбия уже в 1986 г. Следует отметить, что определенная доля снижения радиального прироста у этих пород в 1986 г. была обусловлена влиянием климатических факторов, так как аналогичное снижение наблюдалось и на контрольных участках. На отдельных ядрах осины удалось получить достаточно четкие рентгеноплотностиграммы, позволяющие оценить погодичную динамику плотности.

Анализ введенного ранее показателя (средний прирост за 1986–1987 гг.) показал, что в определенной мере эффект радиационного облучения заключается в перераспределении накопления древесины по массе (уменьшение в год воздействия и увеличение по сравнению с контролем в последующий год).

Таким образом, радиационное воздействие на лиственные породы (береза, осина, ольха) проявилось в основном в изменении динамики радиального прироста, хотя внешне не было зарегистрировано существенных морфологических изменений (гибели отдельных частей кроны, изменения формы листьев и прочее). Нарушение динамики радиального прироста для перечисленных пород не затронуло общее накопление древесины; суммарный прирост за 3–4 года для контрольных и облученных участков совпадает в пределах статистических колебаний.

При крупномасштабных, радиоактивных загрязнениях территорий одной из основных проблем является оценка мощностей экспозиционных и поглощенных доз, а также организация радиомониторинга в природных и искусственных экосистемах на значительных площадях.

Анализ большого экспериментального материала (около 2000 кернов) по изучению приростов древесины по радиусу ствола у сосны, ели, березы и ольхи черной в районе аварии на ЧАЭС показал, что альтернативным способом физической дозиметрии может явиться эффект специфической реакции долгоживущих растений на радиационное воздействие, проявившееся в изменении динамики процессов формирования годичного кольца.

Обнаруженный нами эффект резкого подавления радиального прироста древесины в год острого облучения и возрастания его интенсивности в последующие два года, лег в основу оригинального способа биологической дозиметрии в лесных биогеоценозах [8]. При этом исходный материал для исследований можно отбирать как непосредственно после аварии, так и через 10, 20, 30 и более лет, учитывая долговременность сохранения годичных колец в стволах деревьев.

Наиболее четко выявленная зависимость проявлялась у березы повислой и ели европейской: у первой при поглощенных дозах от 30–40 Гр и выше, у второй — от 2–3 Гр. Использование в качестве биотеста этих двух пород позволило повысить достоверность предлагаемого метода биологической дозиметрии. Приведены данные по практической реализации разработанного способа биологической дозиметрии в лесных фитоценозах.

Расчет поглощенных доз проводили по следующей формуле:

$$D = \left(\frac{R2/R1}{R2k/R1k} - 1 \right) * C$$

R1 – параметр радиального прироста в год радиационного воздействия на исследуемом участке,

R1k – параметр радиального прироста в год радиационного воздействия на фоновом участке,

R2 – параметр радиального прироста на исследуемом участке в поставарийный год,

R2k – параметр радиального прироста на фоновом участке в поставарийный год,

C – коэффициент соответствия для определенной тест-породы на радиоактивно загрязненных участках, на которых с достаточной степенью точности инструментально была определена поглощенная доза.

В 1994–1995 гг. разработанный нами способ был использован при анализе древесных образцов, отобранных в зоне радиационной аварии в США на АЭС «Три Майл Айленд» в 1979 г.

Выводы. Чернобыльская авария оказала значительное воздействие на лесные экосистемы ближней (10-км) зоны от АЭС. Наряду с большими изменениями в размерах листьев и хвои, в строении побегов и кроны деревьев произошли серьезные перестройки в структуре и динамике прироста древесины.

Наибольшее ингибирующее воздействие на ель обыкновенную, березу повислую, ольху черную и осину оказало острое облучение в год воздействия (1986 г). У сосны максимальное снижение прироста по диаметру в большинстве случаев наступало в поставарийные годы (1987–1988 гг.).

Подтверждены полученные ранее данные по различной радиочувствительности основных хвойных и лиственных лесообразующих пород. Исследованные нами древесные породы Украинского Полесья по радиочувствительности в условиях масштабной ядерной аварии можно расположить следующим образом: ель > сосна > береза > ольха > осина. Определена пороговая чувствительность исследованных пород: для ели она составляет 1,5–2,5 Гр, для сосны – 5–6 Гр, для березы и ольхи – 10–15 Гр и более. Установлено, что береза и ольха сохраняли жизнедеятельность камбия даже при поглощенных дозах 120–150 Гр, в то время как сосна при этих дозах условиях полностью погибла.

Выявлены особенности динамики восстановительных процессов в поврежденных древостоях. У лиственных пород уже в первый поставарийный сезон вегетации отмечалась значительная стимуляция роста. При этом, чем интенсивнее подавление в 1986 г., тем больше оказалась стимуляция в поставарийный (1987) год. Приросты по радиусу стволов за эти два года совпадали с приростами на фоновых участках..

Облучение ели в дозах 2–3 Гр стимулировало деятельность камбия уже в первый поставарийный год, но суммарный прирост за эти два года оказался ниже, чем в контроле. В сосновых древостоях процесс релаксации радиального прироста растягивался на 2–3 года, в зависимости от степени радиационного повреждения.

На основании полученных экспериментальных данных был разработан оригинальный метод биологической дозиметрии, позволяющий ретроспективно определять поглощенные дозы в лесных биогеоценозах с достаточно высокой степенью достоверности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Козлов В.А., Козубов Г.М., Таскаев А.И. Радиационное воздействие на хвойные леса в районе аварии на Чернобыльской АЭС. Коми научный центр УрО АН СССР. 1990. 136 с.
2. Тихомиров Ф.А., Щеглов А.И. Последствия радиоактивного загрязнения лесов в зоне влияния аварии на ЧАЭС // Радиационная биология. Радиоэкология, 1997. Т.37. Вып. 4. С. 664–672
3. Ваганов Ю.А., Шиятов С.Г., Мазена В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Наука, Новосибирск. 1996. 246 с.
4. Козубов Г.М., Таскаев А.И. Радиобиологические исследования хвойных в районе Чернобыльской катастрофы. М.: ИПЦ «Дизайн. Информация. Картография», 2002. 272 с.
5. Козлов В.А., Филиппов М.М. Радиоизотопные методы контроля качества. "Наука-производству". Петрозаводск. 1985.- 42 с.
6. Козубов Г.М., Козлов В.А. Радиобиологические исследования лесов в зоне аварии на ЧАЭС // Чернобыль-96. "Итоги 10 лет работы по ликвидации последствий аварии на ЧАЭС". Зеленый Мыс, 1996. С. 233.
7. Метаболизм сосны в связи с интенсивностью роста. Ин-т леса, Петрозаводск, 1991, 162 с.
8. Козубов Г.М., Козлов В.А., Патов А.И. Способ биологической дозиметрии. Описание изобретения к патенту № 1804631. Бюлл. № 11. 1993.

PLANT COLD TOLERANCE OF AND BIOELECTROGENESIS

Krasavina M.S., Prudnikov G.A.

Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, Botanicheskaya St. 35, Moscow, E-mail: krasavina@ippras.ru

Abstract. The brief review of possible involvement of the bioelectric responses in the development of plant tolerance to low temperatures.

ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ И БИОЭЛЕКТРОГЕНЕЗ

Красавина М.С., Прудников Г.А.

Институт физиологии растений РАН, Москва, 127276, Ботаническая ул. 35. E-mail: krasavina@ippras.ru

Для средней полосы России проблема устойчивости растений к низким температурам особенно актуальна. Низкие температуры в зимнее время ограничивают произрастание неустойчивых к холоду растений и нередко приводят к гибели посевов. Воздействие низких температур нарушает многие метаболические процессы в клетках [20]. Изменение функционирования электрон-транспортных дыхательных и фотосинтетических цепей может приводить к нарушению энергетического баланса. Нарушение стабильности ДНК и РНК влияет на процессы транскрипции и трансляции. Кроме того, активируется ряд индуцированных холодом генов, которые кодируют белки переноса липидов, факторы элонгации и трансляции. Охлаждение до низких положительных температур может вызывать обезвоживание тканей через изменение активности аквапоринов в мембранах клеток корня, что приводит к торможению поглощения воды и ее транспорта по растению [19].

Для снижения ингибирующего действия низкотемпературного стресса необходимы быстрое оповещение клеток организма о наступлении стрессовых условий и адаптация к ним, т. е. требуются система восприятия, трансдукции сигнала и его преобразование в ответную реакцию. До сих пор неясно, как клетки воспринимают изменения температуры и трансформируют холодный сигнал в последующий физиологический ответ [2]. Однако, очевидно, что основная роль в восприятии холодного стресса и последующей передаче сигнала принадлежит плазматической мембране. Снижение температуры влияет на липидный матрикс мембраны, изменяя ее физико-химические свойства и проницаемость [13]. Под действием низких температур происходит увеличение содержания насыщенных жирных кислот в составе липидов мембраны. В результате этого липидный слой мембраны уплотняется.