

ЛИТЕРАТУРА

1. Габукова В.В. Фосфорный обмен у сосны на Севере. Петрозаводск, 1989. 195 с.
2. Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Большой практикум по фотосинтезу / Под ре. Проф. И.П.Ермакова. М.: Издательский центр «Академия», 2003. 256 с.
3. Гавриков Д.Е., Баранов С.Г. Методика развития стабильности развития на примере берёзы (*Betula pendula*) // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН, 2006. № 2 948. С.13–17.
4. Гирс Г.И. К методике определения общего и белкового азота в растительных тканях // Исследование обмена веществ в древесных растениях. Новосибирск: Наука, 1985. С.40–45.
5. Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 6. С. 404–421.
6. Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Захаров В.М. Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения // Экология. 1996. № 6. С. 441–444.
7. Сазонова Т.А., Теребова Е.Н., Галибина Н.А., Таланова Т.Ю. Оценка функционального состояния *Pinus sylvestris* L. в условиях слабого загрязнения // Биологические аспекты мониторинга лесных экосистем Северо-Запада России. Петрозаводск, 2001. С.157–175.
8. Теребова Е.Н., Галибина Н.А., Сазонова Т.А., Таланова Т.Ю. Индивидуальная изменчивость метаболических показателей сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 2003. № 1. С.73–77.
9. Теребова Е.Н., Сазонова Т.А., Галибина Н.А. Состояние хвои *Pinus sylvestris* L. в условиях промышленного загрязнения (Костомукшского ГОК, респ. Карелия) // Растительные ресурсы. 2008. Т. 44. № 2. С. 56–68.
10. Palmer A.R. Fluctuating asymmetry analyses revisited / A.R. Palmer, C. Strobeck // In Developmental Instability (DI): Causes and Consequences / Ed. M. Polak. – Oxford: Oxford University Press, 2003. P. 279–319.
11. Palmer A.R. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns / A.R. Palmer, C. Strobeck // Ann. rev. ecol. syst. 1986. Vol. 17. P. 391–421.

EFFECT OF LOW TEMPERATURE ON GROWTH AND PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF WINTER AND SPRING WHEAT PLANTS

Titov A. F., Venzhik Yu. V., Talanova V.V., Nazarkina E.A.

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science, E-mail: titov@krc.karelia.ru

Abstract. The dynamics of some parameters of leaf growth and photosynthetic apparatus activity of winter and spring wheat plants at temperature of 4°C were studied. At first day of cooling we demonstrated the leaf growth retardation and decrease of chlorophyll content and electron transport as well as increase in nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence in winter wheat plants. Then cold resistance of leaf cells of winter wheat increased, the rate of electron transport stabilized, chlorophyll content and nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence increased, and plant growth was resumed. The spring wheat characterized the lower tolerance level, changes in photosynthetic apparatus and leaf growth at temperature of 4°C.

ВЛИЯНИЕ ПОНИЖЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РОСТ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ РАСТЕНИЙ ОЗИМОЙ И ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

Титов А.Ф., Венжик Ю.В., Таланова В.В., Назаркина Е.А.

Учреждение Российской академии наук Институт биологии Карельского научного центра РАН, 185910, Петрозаводск, Пушкинская ул., 11, E-mail: titov@krc.karelia.ru

В условиях Севера дефицит тепла, обусловленный низкими температурами воздуха и почвы, во многих случаях выступает главным фактором, лимитирующим продуктивность культурных растений [8]. Поэтому способность поддерживать активный рост, фотосинтез и другие процессы, участвующие в формировании продуктивности, является важной характеристикой культивируемых видов и сортов. Учитывая это, нами проведено изучение влияния пониженной температуры на рост листьев и ряд показателей активности фотосинтетического аппарата проростков озимой и яровой пшеницы, различающихся по холодоустойчивости.

Опыты проводили на проростках озимой и яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), соответственно, сортов Московская 39 и Ленинградская 97, которые выращивали в рулонах фильтровальной бумаги на питательном растворе Кнопа в камере искусственного климата при температуре воздуха 22°C, его относительной влажности 60–70 %, освещенности 10 клк, фотопериоде 14 ч. Затем недельные проростки в течение 7 сут. подвергали воздействию температуры 4°C, сохраняя прочие условия неизменными.

В качестве показателя, характеризующего скорость роста ассимилирующей поверхности, использовали площадь листовой пластинки, которую определяли по [1]. Холодоустойчивость проростков оценивали по температуре (JT_{50}), вызывающей гибель 50 % палисадных клеток паренхимы листовых высечек после их 5-минутного промораживания в микрохолодильнике [2]. Жизнеспособность клеток определяли с помощью светового микроскопа Микмед-2 (ЛОМО, Россия). Измерение флуоресценции хлорофилла проводили с помощью флуориметра MINI-PAM (Walz, Германия). Листья предварительно адаптировали в течение 15 мин. к темноте. Определяли следующие параметры индуцированной флуоресценции хлорофилла: F_v/F_m – максимальный квантовый выход фотохимической активности фотосистемы II (ФСII); qN – коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции; ETR – скорость транспорта электронов в электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) [11]. Содержание хлорофиллов определяли с помощью спектрофотометра СФ-2000 (Спектр, Россия) в спиртовой вытяжке [3]. Повторность при оценке устойчивости и других физиологических показателей составила в пределах одного варианта 3–6, а при анализе ростовых показателей – 30–60. В статье приводятся данные, являющиеся средними по двум независимым опытам.

Проведенные исследования показали, что в начальный период действия (1 сут.) температуры 4°C происходит полное прекращение роста листьев и у озимой, и у яровой пшеницы (табл. 1). Однако через 2 сут. у озимой пшеницы наблюдалось восстановление роста, и к концу эксперимента (на 7-е сут.) площадь листа у нее превышала исходный уровень на 34 %. У яровой пшеницы ингибирование роста было более сильным, в результате чего он частично возобновлялся только через 4 сут. действия холода, и к концу опыта площадь листа увеличивалась лишь на 13 %.

Таблица 1. Влияние температуры 4°C на рост и устойчивость к промораживанию листьев проростков озимой и яровой пшеницы

Показатель	Пшеница	Исходный уровень показателя (при 22°C)	Значение показателя по отношению к исходному уровню, %				
			экспозиция при 4°C, сут				
			1	2	3	4	7
Площадь листа, мм ²	озимая	220±8	100	108*	114*	111*	134*
	яровая	256±10	100	104	104	108*	113*
Устойчивость клеток к промораживанию (JT_{50}), °C	озимая	-5,6±0,1	141*	152*	150*	161*	155*
	яровая	-5,5±0,1	112*	118*	121*	125*	125*

* отличия от исходного уровня (22°C) достоверны при $P < 0,05$

Одновременно с этим у озимой пшеницы уже через 1 сут. от начала действия холода значительно возрастала устойчивость клеток листьев к промораживанию, на 2–3 сут. она достигала своего максимального значения и в дальнейшем сохранялась на достигнутом уровне (табл. 1). У яровой пшеницы холодоустойчивость повышалась заметно медленнее, достигала максимума только через 4–7 сут. закалывания, а ее прирост по сравнению с исходным уровнем был существенно меньшим, чем у озимой пшеницы.

Наряду с ростом устойчивости в листьях пшеницы под влиянием холода происходил целый комплекс изменений в фотосинтетическом аппарате (табл. 2). В частности, у озимой пшеницы через 3–7 сут. воздействия температуры 4°C повышалось содержание хлорофиллов в листьях. В отличие от этого, у яровой пшеницы содержание хлорофиллов в листьях в течение всего периода действия низкой температуры было снижено.

Одновременно с этим уже через 1–2 сут. воздействия холода у озимой пшеницы отмечено увеличение коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, а через 4–7 сут. он повышался более, чем на 30 %. У яровой пшеницы достоверных изменений этого показателя

в течение первых 4-х сут. действия температуры 4°C не выявлено и только через 7 сут. зафиксировано его повышение, хотя и меньшее, чем у озимой пшеницы.

Таблица 2. Влияние температуры 4°C на фотосинтетический аппарат проростков озимой и яровой пшеницы

Показатель	Пшеница	Исходный уровень показателя (при 22°C)	Значение показателя по отношению к исходному уровню, %				
			экспозиция при 4°C, сут				
			1	2	3	4	7
Содержание хлорофиллов (<i>a+b</i>), мг/г сырой массы	озимая	1,22±0,02	98	103	106*	114*	112*
	яровая	1,38±0,04	93*	89*	91*	95	78*
Коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, qN	озимая	0,56±0,01	111*	118*	125*	125*	134*
	яровая	0,52±0,01	102	100	102	100	123*
Скорость транспорта электронов в ЭТЦ, <i>ETR</i>	озимая	103,8±2,0	96	85*	84*	83*	83*
	яровая	94,1±1,9	111*	109*	98	94	88*
Максимальный квантовый выход фотохимической активности фотосистемы II, Fv/Fm	озимая	0,75±0,01	92*	93*	84*	83*	87*
	яровая	0,71±0,01	93	96	101	101	104

* отличия от исходного уровня (22°C) достоверны при P<0,05

Под влиянием холода у озимой и яровой пшеницы происходило небольшое снижение скорости транспорта электронов в ЭТЦ хлоропластов, наиболее заметное через 4–7 сут. Пониженная температура также вызывала у озимой пшеницы некоторое уменьшение максимального квантового выхода фотохимической активности фотосистемы II, в то время как у яровой пшеницы этот показатель достоверно не изменялся.

Таким образом, полное прекращение роста листа наблюдалось у проростков озимой пшеницы только в течение первых суток закалывания. В дальнейшем зафиксирован медленный рост листа, и в результате к концу опыта (через 7 сут.) проростки превышали по площади листа исходный уровень примерно на треть. Эти данные подтверждают точку зрения, согласно которой поддержание активной работы фотосинтетического аппарата у озимых злаков в период действия пониженных температур осуществляется на фоне торможения ростовых процессов [5, 11]. Подобное торможение роста является защитно-приспособительной реакцией, поскольку способствует преобладанию донорной функции (фотосинтез) над акцепторной (рост) [6]. Это, в свою очередь, приводит к сдвигу метаболизма в сторону усиления синтеза высокомолекулярных соединений (углеводов, липидов) и благоприятствует повышению холодоустойчивости [4, 9]. Очевидно, изменения в активности фотосинтетического аппарата, произошедшие под влиянием пониженной температуры, способствовали возобновлению роста при более продолжительном ее действии.

Результаты исследований также показали, что под влиянием пониженной температуры у проростков пшеницы происходят значительные изменения в фотосинтетическом аппарате, по крайней мере, часть из которых носит адаптивный характер. Так, стабилизация пигментных комплексов и увеличение содержания хлорофиллов поддерживают работу фотосистемы II в условиях действия низкой температуры [13]. Повышение нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, связанное с рассеиванием избыточной энергии света в виде теплового излучения [10], выступает своеобразным механизмом защиты фотосистемы II [7]. Отмеченное снижение других показателей деятельности фотосинтетического аппарата (скорость электронного транспорта и максимальная эффективность фотосистемы II) в целом не было значительным, и даже спустя 7 сут. от начала действия холода они сохранялись на уровне, превышающем 80 % от исходных значений. Эти данные подтверждают, что для растений, выращиваемых в условиях пониженных температур, способность поддерживать относительно высокую интенсивность фотосинтеза очень важна [11], так как позволяет им накапливать пластические вещества, необходимые как для холодовой адаптации, так и для поддержания ростовых процессов [4, 9].

В целом можно заключить, что под влиянием пониженной температуры у проростков озимой пшеницы происходит не только ингибирование роста и увеличение устойчивости, но и целый комплекс изменений в фотосинтетическом аппарате. В частности, наблюдается увеличение нефотохи-

мического тушения флуоресценции хлорофилла, происходит стабилизация скорости электронного транспорта, увеличение содержания хлорофилла и возобновление роста листовой пластинки. Очевидно, эти изменения и новая функциональная организация фотосинтетического аппарата позволяют растениям озимой пшеницы успешно переносить неблагоприятный период времени и даже возобновлять и поддерживать рост. В отличие от этого, адаптивные возможности у яровой пшеницы оказались более ограниченными, что, в частности, выразалось в более медленном и меньшим по величине приросте холодоустойчивости, а также в отсутствии значительных изменений в активности фотосинтетического аппарата, что приводило к заметному торможению роста в условиях действия пониженной температуры.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 10-04-00650а).

ЛИТЕРАТУРА

1. Аникиев В.В., Кутузов Ф.Ф. Новый способ определения площади листовой пластинки у злаков // Физиология растений. 1961. Т. 44. Вып. 8. С. 375–377.
2. Балагурова Н.И., Дроздов С.Н., Хилков Н.И. Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию. Петрозаводск: Изд-во КФАН СССР. 1982. 6 с.
3. Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Большой практикум по фотосинтезу. М.: Академия, 2003. 241 с.
4. Климов С.В. Холодовое закаливание растений – результат поддержания повышенного отношения фотосинтез/дыхание при низких температурах // Известия РАН. Серия биологическая. 2003. № 1. С. 57–62.
5. Климов С.В., Астахова В.Н., Давыденко С.В., Трунова Т.И. Влияние холода на функцию и структуру фотосинтетического аппарата озимой пшеницы и ржи // Физиология растений. 1992. Т. 324. № 6. С. 1339–1344.
6. Климов С.В., Астахова В.Н., Трунова Т.И. Связь холодоустойчивости растений с фотосинтезом // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 6. С. 879–886.
7. Мокронос А. Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Академия, 2006. 446 с.
8. Табаленкова Г.Н., Головки Т.К. Продукционный процесс культурных растений в условиях холодного климата. СПб.: Наука, 2010. 231 с.
9. Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. 64-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 2007. 54 с.
10. Demmig-Adams B., Adams W. W. Photoprotection in an ecological context: the re-markable complexity of thermal energy dissipation // New Phytol. 2006. Vol. 172. P. 11–21.
11. Hurry V. M., Strand A., Tobiasson M., Gardeström P., Öquist G. Cold hardening of spring and winter wheat and rape results in differential effects on growth, carbon metabolism and carbohydrate content // Plant Physiol. 1995. Vol. 109. P. 697–706.
12. Maxwell K., Johnson G. N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide // J. Exp. Bot. 2000. Vol. 51. P. 659–668.
13. Oliveria J. G., Alves P. L., Magalhães A. C. The effect of chilling on the photosynthetic activity in coffee (*Coffea arabica* L.) seedlings. The protective action of chloroplastid pigments // Brazil. J. Plant Physiol. 2002. Vol. 14. P. 95–104.
14. Yamasaki T., Yamakawa T., Yamane Yo., Koike H., Satoh K., Katoh S. Temperature acclimation of photosynthesis and related changes in photosystem II electron transport in winter wheat // Plant Physiol. 2002. Vol. 128. P. 1087–1097.

EPIGENETIC ADAPTATION: ONTOGENETIC AND TRANSGENERATIONAL ASPECTS

Vaiserman A.M.

Institute of Gerontology, Academy of Medical Sciences of Ukraine, 04114 Kiev, Vyshgorodskaya St., 67;
E-mail: vaiserman@geront.kiev.ua

Abstract. In a large number of studies, it has been demonstrated that organism is most sensitive to various environmental influences during early development. These influences lead to permanent changes in the structure and function of certain organs and systems. It is assumed that the basic molecular mechanism of such «ontogenetic programming» are epigenetic modifications (changes in genetic expression that are not accompanied by changes in DNA structure). The environmental stress can induce specific and predictable epigenetic changes that eventually result in an adaptive response to the stimulus. Early-life