

РЕАКЦИЯ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ НА ИЗМЕНЕНИЯ СУТОЧНОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ В ХОДЕ ВЕГЕТАЦИОННОГО ПЕРИОДА В ПОЛЕВОМ ЭКСПЕРИМЕНТЕ

Е. Г. ШЕРУДИЛО¹, Д. А. КРАСНОВ², Е. Ф. МАРКОВСКАЯ^{1,2}

¹Институт биологии Карельского научного центра РАН

²Петрозаводский государственный университет

Изучено действие и последствие различных низкотемпературных режимов на ростовые показатели, биологическую продуктивность и устойчивость декоративных растений в ходе вегетации в открытом грунте. Разные способы температурной обработки повышают устойчивость растений бархатцев и календулы по сравнению с контролем, стимулируют накопление биомассы у бархатцев и увеличение биомассы корневой системы у календулы. В последствии низкотемпературных обработок отмечено увеличение линейных размеров и биомассы у бархатцев и ингибирование накопления биомассы растениями календулы. В условиях открытого грунта в последствии низкотемпературных обработок устойчивость растений бархатцев повышалась в ответ на перепады суточной температуры, достигая одинакового максимума к концу вегетации во всех вариантах опыта. Растения календулы в последствии обработок низкой температурой характеризовались разовым и нестабильным повышением устойчивости в ответ на флуктуации температурного режима.

E. G. SHERUDILO, D. A. KRASNOV, E. F. MARKOVSKAYA. RESPONSE OF ORNAMENTAL PLANTS TO DAILY TEMPERATURE ALTERATIONS DURING VEGETATION PERIOD

The effects and after-effects of different low-temperature treatments on growth, biological productivity and resistance of bedding ornamental plants were studied during vegetation period outdoors. Low-temperature treatments of different schemes increased resistance of *Tagetes* and *Calendula* plants compared to untreated plants, stimulated biomass accumulation and growth of vegetative organs in *Tagetes*, and shoot growth in *Calendula* plants. After-effects of low-temperature treatments were pronounced as increase in growth and biomass accumulation in *Tagetes* and inhibition of biomass accumulation in *Calendula* plants. Pre-treated by low temperature bedded *Tagetes* plants responded to daily temperature alterations by increased resistance, which maximum was equal by the end of the vegetation period in all experimental plots. Pre-treated by low temperature bedded *Calendula* plants have been characterized by one-time unstable increase in plant resistance in response to temperature fluctuations.

Одним из ведущих факторов, ограничивающих рост, развитие и продуктивность растений в условиях Севера, является температура. Установлено, что определяющее значение для жизнедеятельности организмов имеют не абсолютная величина температуры воздуха или ее среднесуточное значение, а периодические изменения температуры, включающие величину суточного градиента день/ночь, вертикального градиента (воздух/почва) и кратковременное отклонение от оптимума в течение суток (Радченко, 1966; Заар и др., 1989; Марковская, Сы-

соева, 2004; Марковская и др., 2005). Анализ суточных климатических данных (Марковская и др., 2006) показывает, что для условий Карелии характерны частые снижения температуры до 10-12°C на несколько часов в ранневесенний и осенний периоды вегетации, что свидетельствует о важности их роли при адаптации растений к условиям Севера. В современном растениеводстве ежесуточные кратковременные понижения температуры широко используются в условиях защищенного грунта в качестве экологически чистой технологии (DROP) выращивания

растений с заданным габитусом (Мое, Heins, 2000; Сыроева и др., 2001). В камеральных опытах на ряде объектов было установлено, что кратковременные снижения температуры в суточном цикле до субоптимальных значений повышают холодоустойчивость растений (Марковская и др., 2000; Sysoyeva et al., 2005), длительное время сохраняют ее в последствии (Markovskaya et al., 2003; Sysoyeva et al., 2005), а также способствуют увеличению их биологической продуктивности (Марковская и др., 2000). С учетом широкой распространенности в природе ежесуточных кратковременных снижений температуры несомненный интерес представляет исследование реакции растений на разные типы температурных воздействий в полевых экспериментах.

Целью настоящей работы было изучить действие и последствие различных низкотемпературных режимов на ростовые показатели, биологическую продуктивность и устойчивость декоративных растений в ходе вегетации в открытом грунте.

Материалы и методы

Работа выполнена на растениях бархатцев (*Tagetes* L.) и календулы (*Calendula* L.), широко используемых для озеленения городских территорий. Рассаду выращивали в теплицах муниципального комбината благоустройства г. Петрозаводска (61° 5'с.ш., 34° 3' в.д.) при естественной длине дня (посев — в феврале 2006 г.). В конце мая растения были пересажены в вазоны с почвенно-песчаным субстратом, помещены в камеры искусственного климата и адаптированы в течение недели к постоянным условиям: температуре воздуха 22°C, фотопериоду 16/8 ч, освещенности 135 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Далее подготовленные растения в течение 6 сут. находились в различных экспериментальных условиях. Вариант «контроль»: растения выращивали при постоянной оптимальной суточной температуре 23°C. Вариант ПНТ (постоянная низкая температура): растения выращивали при постоянной низкой суточной температуре 12°C. Вариант ДРОП (кратковременное воздействие низкой температуры): растения ежесуточно в конце ночного периода подвергали снижению температуры на 2 ч с 24 до 12°C путем перестановки растений между камерами.

Для изучения последствия температурных обработок по их завершении декоративные растения были высажены в открытый грунт, где они росли до конца августа.

Холодоустойчивость растений контролировали сразу после завершения низкотемпературных обработок и в ходе вегетации в открытом

грунте. Холодоустойчивость листьев оценивали по определению электропроводности водных экстрактов из тканей листа (Dexter et al., 1932).

Сухую массу, линейные размеры растений, количество бутонов и цветков определяли перед высадкой в открытый грунт и по окончании эксперимента.

Полученные экспериментальные данные статистически обработаны с использованием пакета программ Excel. В таблицах и на графиках приведены средние значения показателей, в качестве разброса экспериментальных данных указаны ошибки среднего значения.

Результаты и обсуждение

Анализ биометрических показателей, проведенный сразу после завершения низкотемпературных обработок, показал отсутствие различий по высоте растений бархатцев между контролем и вариантами низкотемпературных обработок (табл. 1). Длина корня оказалась максимальной у бархатцев варианта ДРОП и не имела достоверных различий в вариантах ПНТ и контроле. По числу репродуктивных органов все исследуемые варианты оказались идентичными. У календулы наибольшая высота растений, а также длина корневой системы отмечены в варианте ПНТ, ДРОП и контроль практически не различались (табл. 1). Наличие репродуктивных органов отмечено только в варианте ДРОП.

В момент высадки в открытый грунт растения бархатцев в контроле и варианте ПНТ не различались по биомассе надземной части, в то время как биомасса надземной части растений в варианте ДРОП превосходила контроль и вариант ПНТ более чем в 2 раза (табл. 1). Наименьшая масса корневой системы выявлена у бархатцев варианта ПНТ, наибольшая — в варианте ДРОП, причем сухая масса корней в этом случае превышала сухую массу корневой системы растений вариантов ПНТ и контроля также более чем в 2 раза. Соответственно по общей биомассе растения вариант ДРОП превосходил вариант ПНТ почти в 3 раза, а контроль — в 2 раза. У растений календулы биомасса надземных органов к моменту высадки в открытый грунт была практически одинаковой во всех вариантах опыта (табл. 1). Однако было выявлено существенное накопление сухой массы корневой системы в вариантах низкотемпературных обработок, где этот показатель превышал значения контроля в 2-3 раза. К концу вегетации растения бархатцев, подвергнутые в начале опыта разным способам низкотемпературных обработок (ПНТ и ДРОП), отличались от контрольных растений (табл. 2).

Таблица 1. Действие низкотемпературных обработок на биометрические показатели и накопление биомассы декоративными растениями перед высадкой в открытый грунт (начало июня 2006 г.)

Показатель	Бархатцы			Календула		
	контроль	ПНТ	ДРОП	контроль	ПНТ	ДРОП
Высота растения, см	18,0±2,0	17,0±2,0	20,3±1,5	13,7±0,9	24,0±5,0	14,4±1,3
Длина корня, см	10,0±3,0	12,5±1,5	17,3±1,2	6,7±1,5	11,5±1,5	8,9±1,6
Кол-во цветков, шт./растение	1,5±0,5	2,0	1,0	1,0	–	–
Сухая масса:						
надземной части, мг	0,32±0,1	0,32±0,09	0,77±0,07	0,8±0,2	1,0±0,4	0,8±0,1
корневой системы, мг	0,17±0,05	0,15±0,05	0,34±0,09	0,1±0,03	0,5±0,3	0,3±0,1
цветков, мг	0,13±0,03	0,01	0,19	–	–	0,18
Общая сухая масса, мг	0,62±0,12	0,47±0,15	1,2±0,25	0,96±0,2	1,6±0,7	1,2±0,3

Таблица 2. Последействие низкотемпературных обработок на биометрические показатели и накопление биомассы декоративными растениями по окончании эксперимента (конец августа 2006 г.)

Показатель	Бархатцы			Календула		
	контроль	ПНТ	ДРОП	контроль	ПНТ	ДРОП
Высота растения, см	34,5±5,9	39,7±1,7	44,6±2,9	70,0±3,4	91,6±10,2	62,4±6,1
Длина корня, см	14,8±2,4	25±7,2	29±3,3	9,8±0,6	11,3±0,8	11,9±2,2
Общее кол-во цветков, шт./растение	33,8±3,0	38,0±1,9	37,4±3,6	7,3±0,7	11,0±1,2	9,0±1,3
Сухая масса:						
надземной части, мг	3,0±0,4	4,5±0,7	3,2±0,1	2,4±0,4	2,59±0,4	2,5±0,02
корневой системы, мг	3,6±0,8	10,3±0,3	11,9±0,5	0,6±0,1	1,0±0,4	0,6±0,01
цветков, мг	4,0±0,4	4,4±1,1	4,3	4,4±0,8	0,3±0,2	0,8±0,04
Общая сухая масса, мг	10,6±1,4	19,2±0,1	19,4±0,1	7,3±0,7	3,8±0,7	3,9±0,02

Высота растений была наибольшей в варианте ДРОП, превышая высоту контроля почти в 1,3 раза. Наибольшая длина корневой системы отмечена в вариантах ПНТ и ДРОП, причем по длине корня растения варианта ДРОП превышали контроль практически в 2 раза. По показателям репродуктивного развития бархатцев различий между вариантами не выявлено (табл. 2). Накопление общей сухой массы растений к концу вегетации у бархатцев, подвергнутых разным вариантам низкотемпературной обработки, была почти в 2 раза больше, чем в контроле (табл. 2). Однако растения разных вариантов различались по накоплению биомассы надземной и подземной частей. Так, биомасса надземной части бархатцев была практически одинаковой в контроле и варианте ДРОП, но выше — в варианте ПНТ. Биомасса корней, напротив, в вариантах

ПНТ и ДРОП значительно отличалась от контроля, превышая его почти в 2-2,5 раза (табл. 2). У растений календулы к концу вегетационного периода низкотемпературная обработка оказывала свое влияние в последствии только на высоту растений варианта ПНТ (табл. 2). Контрольные растения и растения в последствии кратковременной обработки низкой температурой (ДРОП) практически не различались по высоте. Длина корня во всех вариантах опыта была также одинаковой. Общее количество цветков за период вегетации было больше в варианте ПНТ и не различалось в контроле и в последствии ДРОП-обработки. Накопление биомассы растениями календулы к концу вегетационного сезона в вариантах ПНТ и ДРОП оказалось почти в 2 раза меньше, чем в контроле (табл. 2). При этом различий по биомассе надземной

части и корневой системы не выявлено, эти два показателя оказались одинаковыми во всех вариантах опыта. Однако биомасса цветков в контроле была почти в 4 раза больше, чем в вариантах ПНТ и ДРОП, что и сказалось на увеличении общей биомассы растения контрольного варианта (табл. 2).

Таким образом, реакция исследуемых видов декоративных растений на действие и последствие кратковременного и постоянного снижения температуры по биометрическим показателям и накоплению биомассы оказалась различной. Если у бархатцев отмечено стимулирование накопления биомассы и увеличение размеров вегетативных органов как в действии, так и в последствии низкотемпературных обработок, то у растений календулы в действии исследуемых режимов выявлено увеличение линейных размеров надземной части, а в последствии — существенное ингибирование накопления общей биомассы.

Декоративные растения сразу после обработки низкой температурой различались и по уровню устойчивости. Оба способа низкотемпературной обработки индуцировали рост холодоустойчивости растений бархатцев и календулы, в сравнении с контролем (табл. 3). При этом рост устойчивости в варианте ДРОП значительно превышал аналогичный показатель в варианте ПНТ.

Таблица 3. Холодоустойчивость декоративных растений после обработки разными низкотемпературными режимами

Вариант опыта	Выход электролитов, %	
	бархатцы	календула
Контроль	16,2±1,24	29,2±0,32
ПНТ	11,9±0,79	22,5±1,49
ДРОП	10,6±1,75	20,0±1,29

Анализ изменения суточной температуры показал, что летний период 2006 г. характеризовался нестабильностью суточного температурного режима с повторяющимися кратковременными снижениями или повышениями температуры воздуха на протяжении всей вегетации (табл. 4, 5). Высаженные в открытый грунт растения всех вариантов опыта реагировали в ходе вегетации на изменение суточной температуры неодинаково.

В течение двух недель после высадки растений в открытый грунт температура воздуха колебалась в пределах оптимального диапазона от 14° 17 июня до 26°С 26 июня. Устойчивость растений бархатцев и календулы в контроле практически не менялась, а в вариантах ПНТ и ДРОП, напротив, снизилась, о чем свидетельст-

вует возросший показатель выхода электролитов (табл. 4 и 5). Первые кратковременные ночные падения температуры до значений +9-10°С были зафиксированы в начале июля, что сразу отразилось на реакции растений бархатцев, устойчивость которых существенно повысилась во всех вариантах (табл. 4). Однако у календулы величина выхода электролитов практически не изменилась в варианте ДРОП и лишь незначительно уменьшилась (свидетельствуя о повышении устойчивости) в контроле и в последствии обработки ПНТ (табл. 5). Последующее существенное понижение температуры в ночной период, отмеченное 22 июля, привело к дальнейшему росту устойчивости бархатцев и календулы во всех вариантах опыта (табл. 4 и 5). В первой половине августа резких перепадов температуры не наблюдалось (табл. 4 и 5). Устойчивость растений бархатцев не менялась в контроле, снижалась в последствии ДРОП-обработки и продолжала возрастать в варианте ПНТ (табл. 4). У растений календулы показатель выхода электролитов возрастал во всех вариантах опыта, свидетельствуя о снижении устойчивости растений (табл. 5). К концу августа также не было зафиксировано резких перепадов суточной температуры, среднесуточная температура сохранялась на уровне 16°С, что индуцировало дальнейшее повышение устойчивости растений бархатцев во всех вариантах опыта (табл. 4). Устойчивость растений календулы в контроле и варианте ДРОП, напротив, снизилась и незначительно повысилась лишь в варианте ПНТ (табл. 5).

В целом анализ позволяет говорить о различиях в реакции исследованных видов декоративных растений в последствии низкотемпературных обработок на флуктуации температуры в сезон вегетации. Растения бархатцев реагируют на любые понижения/повышения температур изменением своей устойчивости, стабильный уровень которой сохраняется при повторяющемся характере флуктуаций температуры. Так, после высадки в открытый грунт у бархатцев контрольного варианта устойчивость возрастала как при действии суб-, так и супероптимальных температур. Растения в последствии ДРОП обработки также реагировали повышением устойчивости на все градиентные снижения или повышения температуры воздуха. Реакция растений бархатцев в последствии ПНТ обработки отличалась от вариантов контроля и ДРОП. В ответ на повышение температуры воздуха до 30°С их устойчивость снижалась, а при стабильном понижении среднесуточной температуры в конце вегетации - повышалась практически до уровня устойчивости варианта ДРОП.

Таблица 4. Последействие низкотемпературных обработок на выход электролитов из листьев растений бархатцев в ходе вегетации в открытом грунте (2006 г.)

Дата	Температура воз-духа, °C		Выход электролитов, %		
	мин./макс.	ср.	контроль	ПНТ	ДРОП
14.06.	12	12	16,2±1,24	22,5±1,49	10,6±1,75
26.06.	15,1/24,3	18,9	17,17±1,36	18,62±0,70	14,13±0,32
04.07.	8,3/25,3	19,5	11,77±0,53	9,98±0,36	11,50±0,30
10.07.	21,9/32,7	26	9,38±0,28	10,35±1,06	9,85±0,09
22.07.	9,4/17,5	13,1	7,87±0,33	8,24±1,41	7,29±0,65
16.08.	16,4/26,4	17,0	8,72±0,79	5,64±0,27	9,17±0,20
26.08.	15,6/16,1	16,0	5,54±0,31	6,52±0,42	8,21±0,71

Таблица 5. Последействие низкотемпературных обработок на выход электролитов из листьев растений календулы в ходе вегетации в открытом грунте (2006 г.)

Дата	Температура воздуха, °C		Выход электролитов, %		
	мин./макс.	ср.	контроль	ПНТ	ДРОП
14.06.	12	12	29,21±0,32	22,52±1,49	19,96±1,29
26.06.	15,1/24,3	18,8	32,01±0,45	34,16±1,33	34,76±0,91
04.07.	8,3/25,3	19,5	28,37±2,07	29,54±1,38	33,84±1,32
10.07.	21,9/32,7	26	22,67±0,39	16,08±1,00	16,08±0,99
22.07.	9,4/17,5	13,1	22,46±0,20	19,79±1,47	15,63±0,31
16.08.	16,4/26,4	17,0	26,08±1,04	23,94±0,14	31,12±1,40
26.08.	15,6/16,1	16,0	30,86±1,51	19,85±0,58	32,39±1,71

Для растений календулы также свойственна быстрая ответная реакция на изменения температуры, но при этом отсутствует стабильность в реагировании. Растения контрольного варианта в ходе вегетации сохраняли величину устойчивости на одном уровне (судя по величине выхода электролитов), несмотря на перепады температур, и лишь разово повышали ее в июле. Растения в последействии обработки ПНТ также длительное время сохраняли низкие значения устойчивости, прерываемые разовым увеличением при резком повышении температуры воздуха до 30°C. Однако к концу июля, когда температура воздуха снизилась, устойчивость растений этого варианта возросла и в дальнейшем сохранялась на повышенном уровне до конца вегетации. В последействии обработки ДРОП растения реагировали на перепады температур как растения контрольного варианта: поддерживали достаточно низкий уровень устойчивости с разовыми ее повышениями в июле.

При сравнении в ходе вегетации эффектов последействия разных способов низкотемпературной обработки (ПНТ и ДРОП) также выявлены различия в реакции исследованных декоративных видов. Растения бархатцев в последействии ПНТ-обработки оказались менее устойчивы к действию высоких, супероптимальных температур, однако стабильно повышали свою ус-

тойчивость до максимального уровня в ответ на продолжительное действие низких закалывающих температур. При этом резкие и кратковременные перепады температур лишь незначительно повышали устойчивость растений бархатцев варианта ПНТ. В этих условиях растения варианта ДРОП оказались более устойчивыми и реагировали повышением устойчивости на кратковременные действия как высоких, так и низких температур. Однако при длительном воздействии низких положительных температур величина выхода электролитов у них была ниже, чем у растений варианта ПНТ. Контрольные растения в ходе вегетации также повышали устойчивость в ответ на температурные флуктуации, но этот процесс зависел от характера действия температуры воздуха и протекал либо по пути ПНТ-обработки, либо — варианта ДРОП.

Растения календулы отличались иной реакцией на изменение температуры окружающей среды. В течение вегетации для этого вида была характерна разовая ответная реакция на действие неблагоприятной температуры, без эффекта «накопления» устойчивости. Переменные суточные температуры оказались неблагоприятным климатическим фактором, на который растения календулы реагировали понижением устойчивости.

Следует отметить, что выявленные различия в ответных реакциях растений бархатцев и календулы по показателю «устойчивость» на флуктуации температурного режима в ходе вегетации совпадают и с различиями в изменении их биомассы. Накопление вегетативной массы растениями бархатцев в 4-5 раз превышало аналогичный показатель у календулы. В последствии температурной обработки у растений бархатцев увеличивались длина и сухая масса корневой системы, а у календулы, напротив, отмечено ингибирование накопления общей сухой массы растения.

Исследование показало, что разные способы температурной обработки растений (постоянной низкой или переменной низкой закалывающей температурой) приводят в последствии к разному феноменологическому проявлению ответной реакции исследуемых декоративных видов растений. Бархатцы, выходцы из горных районов, хорошо акклимируются к переменным температурным условиям. В последствии ПНТ, а особенно ДРОП-обработок (разные режимы акклимации) бархатцы накапливали большую массу и повышали устойчивость к низкой закалывающей температуре. По-видимому, для этого вида декоративных растений низкая температура в условиях Севера является ведущим фактором роста и развития. Растения календулы, менее холодостойкие, чем бархатцы, обладают низкой способностью к акклимации в условиях флуктуации температурного режима. Они не повышали свою устойчивость в ответ на понижение температуры окружающей среды или перепад температур и практически не накапливали биомассу в ходе вегетации. По-видимому, их адаптивный потенциал на флуктуации суточной температуры значительно ниже.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 05-04-97515, 07-04-00063.

Литература

- Заар Э. И., Кенигсберг Э. В., Лозина-Лозинский Л. К., Рыбак В. Л. 1989. Переменные температуры как фактор повышения уровня энергетических процессов пойкилотермных организмов // Журн. общ. биол. Т. 50. № 2. С. 529-540.
- Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Харькина Т. Г., Шерудило Е. Г. 2000. Влияние кратковременного снижения ночной температуры на рост и холодостойкость растений огурца // Физиол. раст. Т. 47. № 4. С. 511-515.
- Марковская Е. Ф., Безденежных В. А., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. 2005. Реакция растений на быстрые изменения суточной температуры при вегетации в условиях Севера // Тр. КарНЦ РАН. Вып. 6. Петрозаводск. С. 194-205.
- Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. 2006. Растения в нестабильном суточном климате // Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика: Мат. Междунар. конф. посвящ. 60-летию КарНЦ РАН (24-27 октября 2006 г., г. Петрозаводск). Сек. «Биологические науки». Сек. «Науки о Земле». Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 142-145.
- Марковская Е. Ф., Сысоева М. И. 2004. Роль суточного температурного градиента в онтогенезе растений. М.: Наука. 119 с.
- Радченко С. И. 1966. Температурные градиенты среды и растение. М.-Л.: Наука. 390 с.
- Сысоева М. И., Марковская Е. Ф., Некрасова Т. Г. 2001. Современное состояние проблемы воздействия кратковременного снижения температуры на рост растений // Успехи соврем. биол. Т. 121. № 2. С. 172-179.
- Dexter S.T., Tottingham W.E., Graber L.F., 1932. Investigation of the hardiness of plants by measurement of electrical conductivity // Plant Physiol. V. 7. P. 63-78.
- Markovskaya E. F., Sherudilo E. G., Sysoeva M. I. 2003. Influence of long-term and short-term temperature drops on acclimation and de-acclimation in cucumber cold resistance // Acta Horticulturae. V. 618. P. 233-236.
- Moe R., Heins R. D., 2000. Thermo- and photomorphogenesis in plants // Advances in Floriculture research. Agric. Univ. of Norway. Report N 6. P. 52-64.
- Sysoyeva M. I., Sherudilo E. G., Markovskaya E. F. et al. 2005. Temperature drop as a tool for cold tolerance increment in plants // Plant Growth Regulation. V. 46. P. 189-191.