

На правах рукописи



СПИРИДОНОВА
Евгения Анатольевна

**МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ
НА КРАТКОВРЕМЕННЫЕ СНИЖЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ
В УСЛОВИЯХ РАЗНЫХ ФОТОПЕРИОДОВ**

03.01.05 — «Физиология и биохимия растений»

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург — 2011

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук
Институт биологии Карельского научного центра РАН
(ИБ КарНЦ РАН)

Научный руководитель: доктор биологических наук, доцент
СЫСОЕВА Марина Ивановна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
КИСЛЮК Ирина Марковна

доктор биологических наук, профессор
ГОНЧАРОВА Эльза Андреевна

Ведущая организация: Учреждение Российской академии наук
Институт фундаментальных проблем биологии РАН

Защита состоится **25 мая 2011 г.** в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.211.02 при Учреждении Российской академии наук Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. Тел. (812) 346-47-06, факс (812) 346-36-43.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Учреждения Российской академии наук Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Автореферат разослан "15" апреля 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



О. С. Юдина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Растения в процессе онтогенеза произрастают в переменных условиях среды и постоянно подвергаются действию широкого круга факторов среды – абиотических и биотических, среди которых важнейшими выступают температура и фотопериод. Фотопериод является одним из наиболее эволюционно стабильных факторов (Шилов, 2001; Garner, Allard, 1920), в то время как изменение температуры гораздо более лабильно. Растения воспринимают различные температурные параметры, такие как абсолютное значение, градиент, сумму эффективных температур. Причем, отклик растений на температуру может быть отмечен как непосредственно в момент ее действия, так и в последствии на более поздних этапах развития (Ниа, 2009).

Большинство исследований сфокусировано на изучении реакции растений на действие низких положительных и отрицательных температур с экспозицией в минутах и сутках (Александров, 1975; Удовенко, Гончарова, 1982; Кислюк, 1985; Титов, 1989; Кузнецов, 1992; Войников и др., 2004; Трунова, 2007; Guu, 1990; Thomashow, 1999), и гораздо меньше внимания уделяется влиянию переменных температурных условий (Радченко, 1966; Went, 1944; Samach, Wigge, 2005), в то время как даже небольшие варьирования в суточной температуре могут оказать драматическое влияние на рост и развитие растений (Kumar, Wigge, 2010). В последнее время эта проблема становится все более актуальной в связи с глобальными изменениями климата, которые в XXI веке могут существенно изменить условия произрастания растений (Lee et al., 2008). В соответствии с одним из сценариев изменения климата на ближайшие десятилетия нестабильность суточной температуры, проявляющаяся в резких переходах от оптимальных к субоптимальным значениям, особенно в ранневесенний период на северо-западе России, будет усиливаться (Филатов и др., 2003), в связи с чем изучение влияния флуктуирующих температур становится еще более актуальным.

Разработка новых энергосберегающих экологически чистых технологий выращивания растений в условиях защищенного грунта также требует получения новых знаний о действии переменных суточных температур на растения. В литературе представлены многочисленные данные о влиянии ежесуточных кратковременных снижений температуры на морфологические показатели (высоту растений, длину междоузлий, черешков и т.д.) (Erwin et al., 1989; Мое, Heins, 2000), показана их роль в повышении холодоустойчивости растений (Марковская и др., 2000; Markovskaya et al., 2003; Sysoeva et al., 2005). Установлено, что эффективность кратковременных многосуточных низкотемпературных воздей-

ствий может зависеть от длительности фотопериода (Мое et al., 1995). Однако в литературе отсутствуют системные данные о реакциях растений различных фотопериодических групп на ежесуточные кратковременные снижения температуры в условиях разных фотопериодов, включая круглосуточное освещение.

Цель и задачи исследования. Целью работы явилось изучение морфо-физиологических реакций растений разных фотопериодических групп на кратковременные ежесуточные снижения температуры (ДРОП) в условиях разных фотопериодов.

Для достижения указанной цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Изучить морфологические реакции растений на ДРОП;
2. Изучить влияние ДРОП на биологическую продуктивность растений;
3. Исследовать влияние ДРОП на состояние фотосинтетического аппарата растений;
4. Изучить последствие влияния ДРОП на генеративное развитие и продуктивность растений;
5. Исследовать реакцию растений на ДРОП в условиях круглосуточного освещения.

Научная новизна работы. В результате исследований получены новые оригинальные данные, углубляющие представления о реакции растений разных фотопериодических групп на действие ежесуточных кратковременных снижений температуры. В частности показано, что ДРОП-обработки на ранних этапах онтогенеза у всех исследованных растений вызывают термоморфологическую реакцию (уменьшение высоты), однако этот эффект нивелируется в последствии. Установлено, что в условиях круглосуточного освещения кратковременные низкотемпературные воздействия усиливают боковое ветвление и увеличивают биологическую продуктивность растений. Впервые показано, что ежесуточные кратковременные снижения температуры на ранних этапах онтогенеза ускоряют последующее генеративное развитие растений независимо от их фотопериодической принадлежности. Выдвинуто предположение о том, что у длиннодневных растений в условиях неблагоприятного фотопериода температурный путь регуляции цветения, связанный с перепадами суточных температур, может выступать в качестве альтернативного фотопериодическому.

Практическая значимость работы. Основные результаты работы могут быть применены при разработке новых экологически чистых технологий выращивания растений в условиях защищенного грунта, осно-

ванных на применении кратковременных ежесуточных низкотемпературных обработок с учетом особенностей реакции растений разных фотопериодических групп. Полученные результаты также можно использовать в образовательном процессе при чтении общих и специальных курсов по физиологии растений.

Апробация работы. Основные материалы диссертации были представлены и обсуждались на I Всероссийской молодежной научной конференции «Молодежь и наука на Севере» (Сыктывкар, 2008); Всероссийской научной конференции с международным участием «Экологические проблемы Северных регионов и пути их решения» (Апатиты, 2008); Всероссийской конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» (Петрозаводск, 2008); XV Школе «Актуальные проблемы биологии развития» (Звенигород, 2008); NOVA PhD курсах «Crop production in a changing environment» (Helsinki, 2008); XVI Конгрессе Федерации Европейских обществ биологов растений FESPB (Tampere, 2008); Международной научной конференции «Youth seeks progress – 2009» (Kaunas, 2009); Годичном собрании общества физиологов растений и Международной научной конференции «Физико-химические механизмы адаптации растений к антропогенному загрязнению в условиях Крайнего Севера» (Апатиты, 2009); 13-й Международной Пушинской школе-конференции «Биология – наука XXI века» (Пушино, 2009).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 11 работ, в том числе 2 – в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов и списка литературы, включающего 229 наименований, в том числе 161 на иностранном языке. Работа изложена на 127 страницах, содержит 34 рисунка и 29 таблиц.

Диссертационная работа выполнялась в 2008-2010 гг. в соответствии с планом НИР ИБ КарНЦ РАН, являясь частью плановой темы (№ гос. регистрации 01.2.00 851647) и при финансовой поддержке грантов РФФИ № 07-04-00063_а и 10-04-00097_а.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе представлен обзор исследований по влиянию переменных суточных температур на морфо-физиологические показатели растений. Рассмотрены основные механизмы влияния переменных суточных температур на рост и развитие растений.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Опыты проводили на растениях хризантемы килеватой (*Chrysanthemum carinatum* Schoubs.) сорта Rainbow mixture, огурца посевного (*Cucumis sativus* L.) сорта Зозуля, бархатцев прямостоячих (*Tagetes erecta* L.) сорта Купидон и петунии гибридной (*Petunia x hybrida* Vilm.) сорта Стелярис. Выбранные виды растений имеют разную фотопериодическую реакцию (ФПР): хризантема относится к короткодневным растениям (КДР), петуния – к длиннодневным (ДДР), огурец и бархатцы – к нейтральным по отношению к фотопериоду видам растений (НДР).

На ранних этапах онтогенеза растения выращивали в камерах искусственного климата при фотопериодах (день/ночь) 8/16, 12/12, 16/8, 24/0 ч. С целью исключения влияния на развитие растений суточного интеграла света и среднесуточной температуры воздуха опыты по изучению кратковременных низкотемпературных воздействий проводили при одинаковых значениях суточного интеграла света (5,3 моль/сут) и среднесуточной температуры (20-22°C). До начала низкотемпературных воздействий растения выращивали при оптимальных температурах 20-22°C. По достижении фазы полностью раскрытых семядольных листьев у огурца, 3-4 листьев у бархатцев, 6-9 листьев у хризантемы и 9-10 листьев у петунии часть растений оставляли при этих температурных условиях (вариант контроль), а остальные в течение 6 сут либо подвергали ежесуточным снижениям температуры до 12°C в конце ночного периода на 2 или 6 ч (варианты ДРОП-2 и ДРОП-6), либо выращивали при постоянной низкой температуре 12°C (вариант ПНТ), которая для данных видов является закалывающей (субоптимальной) температурой (Дроздов и др., 1984; Adams et al., 1999; Langton, Horridge, 2006; Moccaldi, Runkle, 2007).

По окончании температурных обработок определяли число листьев на главном побеге, высоту растения, количество боковых побегов, сухую массу растения и его органов, содержание пигментов в листьях, параметры флуоресценции хлорофилла.

Для изучения последствий низкотемпературных обработок на процессы генеративного развития и цветочную продуктивность петунию и бархатцы высаживали в середине июня в открытый грунт на экспериментальные участки с культуроземом темноцветным маломощным, а хризантему выращивали в камерах искусственного климата в условиях индуктивного короткого фотопериода. В ходе фенологических наблюдений фиксировали даты начала фаз бутонизации, цветения, наступления массового цветения растений.

Сухую массу растений и органов определяли путем высушивания в термостате при 105°C до постоянного веса. Взвешивание проводили на аналитических весах GR-200 (AND, Япония) с точностью до 0,0001 г.

Содержание фотосинтетических пигментов – хлорофиллов (*a*, *b*, *a+b*) и каротиноидов проводили на семядольных листьях огурца, листьях 2-го яруса у бархатцев и 5-6-м листе у петунии и хризантемы по стандартным методикам (Бернштейн, Каминский, 1986; Мерзляк и др., 1996), экстрагируя из свежего материала 96%-ным этиловым и определяя на спектрофотометре СФ-2000 (Россия) при величине оптической плотности 665, 649, 470 нм. Для расчета использовали формулы (Lichtenthaler, Wellburn, 1983). Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) рассчитывали по (Lichtenthaler, 1987).

Функциональную активность фотосинтетического аппарата оценивали по параметрам флуоресценции хлорофилла с использованием портативного флуориметра с импульсно-модулированным освещением MINI-PAM (Walz, Германия), руководствуясь инструкцией производителя и работами (Корнеев, 2002; Lichtenthaler, Babani, 2004). Измерения проводили на листьях растений (10-15 штук), предварительно адаптированных в течение 15 минут в темноте при комнатной температуре. Определяли следующие параметры индуцированной флуоресценции хлорофилла: F_v/F_m – максимальный квантовый выход фотохимической активности ФСII; $\Phi_{\text{ФСII}}$ – реальный квантовый выход ФСII; qP – коэффициент фотохимического тушения флуоресценции; NPQ – коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции; ETR – скорость транспорта электронов в ЭТЦ.

Повторность в пределах одного варианта опыта при биометрических измерениях 10-15-кратная, при определении содержания пигментов – 10-кратная, параметров флуоресценции хлорофилла – 6-кратная. Каждый опыт повторяли 2-3 раза. Полученные данные обработаны с использованием стандартных статистических методов. На рисунках и в таблицах представлены средние значения по нескольким независимым опытам. Достоверность различий между вариантами опытов оценивали с помощью критерия Стьюдента (при $P \leq 0,05$).

ГЛАВА 3. МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ НА КРАТКОВРЕМЕННЫЕ ЕЖЕСУТОЧНЫЕ СНИЖЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА

Нашими экспериментами была подтверждена термоморфологическая реакция растений на действие кратковременных ежесуточных сни-

жений температуры, а именно уменьшение высоты у растений всех фотопериодических групп, причем степень ее проявления зависела от продолжительности низкотемпературного воздействия, длительности фотопериода и типа фотопериодической реакции растений (рис. 1А). Одной из возможных причин морфологического отклика растений может быть участие гиббереллинов в реакции растений на ежесуточные кратковременные снижения температуры (Myster et al., 1997; Grindal et al., 1998; Langton, 1998). В последствии полученный морфологический эффект не сохранялся.

Данные по влиянию ДРОП на боковое ветвление растений в доступной литературе единичны (Cockshull et al., 1995). Нами установлено, что ежесуточные кратковременные снижения температуры привели к увеличению числа боковых побегов в условиях круглосуточного освещения у ДДР и НДР, а у КДР эффект отмечен уже при нейтральном дне (рис. 1Б).

В настоящей работе впервые предпринята попытка в рамках одного исследования оценить влияние кратковременных низкотемпературных воздействий на биологическую продуктивность растений с разной ФПР в условиях разных фотопериодов. Установлено, что кратковременные низкотемпературные обработки противоречиво влияли на накопление биомассы растений: отмечено как ее снижение, так и увеличение (рис. 2А), что согласуется с литературными данными (Ueber, Hendriks, 1992; Mortensen, Мое, 1992; Марковская и др., 2000). Однако в условиях круглосуточного освещения ДРОП вызывал увеличение накопления сухой массы у растений всех фотопериодических групп, а также оказывал влияние на ее распределение по органам растений – несколько увеличивал долю биомассы листьев у петунии (рис. 2Б).

Выявленные реакции на кратковременные низкотемпературные воздействия при круглосуточном освещении схожи с реакциями растений северных широт, наблюдаемыми в природных условиях (компактная розеточная форма). Увеличение ветвления отмечено у многих видов интродуцированных растений, переселенных из различных географических районов мира в условия Заполярья (Шавров, 1961; Юрцев, 1976).

Данные по влиянию ежесуточных кратковременных снижений температуры на содержание пигментов в листьях растений единичны (Vågen et al., 2002). Нами установлено, что в условиях благоприятных для развития фотопериодов ДРОП способствовал увеличению накопления зеленых пигментов и доли хлорофиллов ССК у всех исследуемых видов растений.

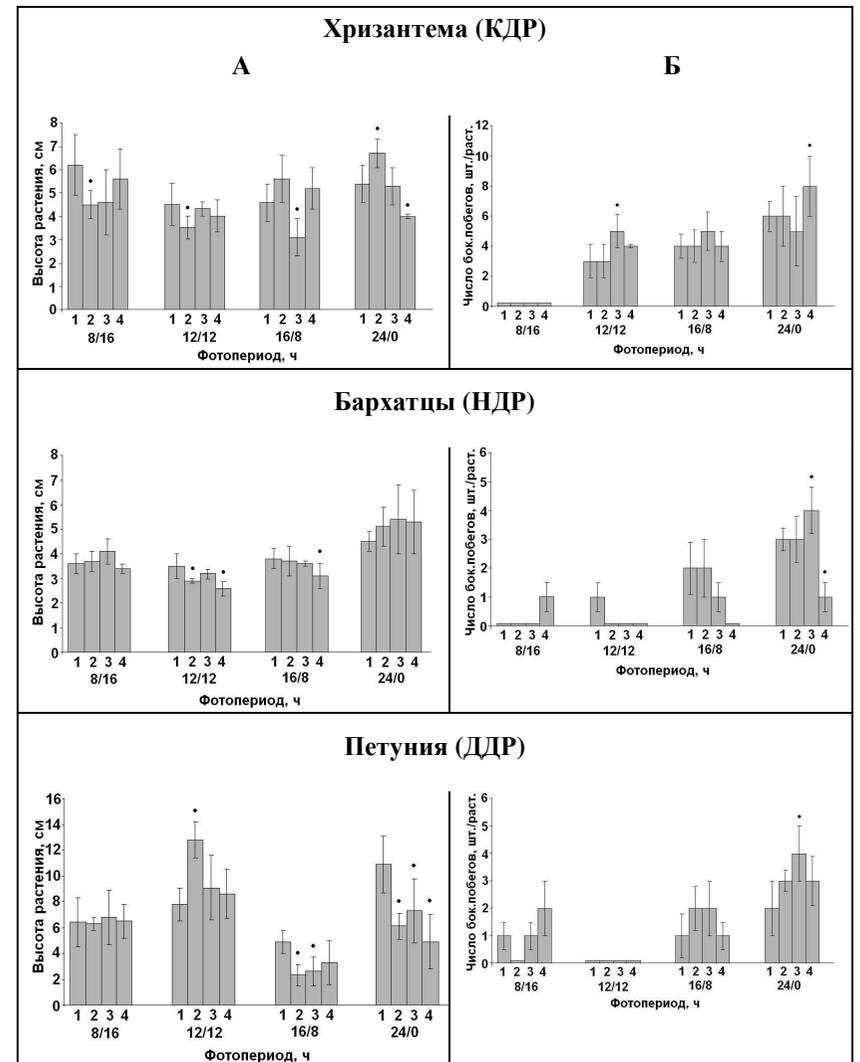


Рис. 1. Влияние кратковременных ежесуточных снижений температуры (ДРОП) и постоянной низкой температуры (ПНТ) на высоту растений (А) и число боковых побегов (Б) в условиях разных фотопериодов: 1 – контроль, 2 – ДРОП-2 ч, 3 – ДРОП-6 ч, 4 – ПНТ. Здесь и далее * – достоверные отличия от контроля ($P \leq 0,05$).

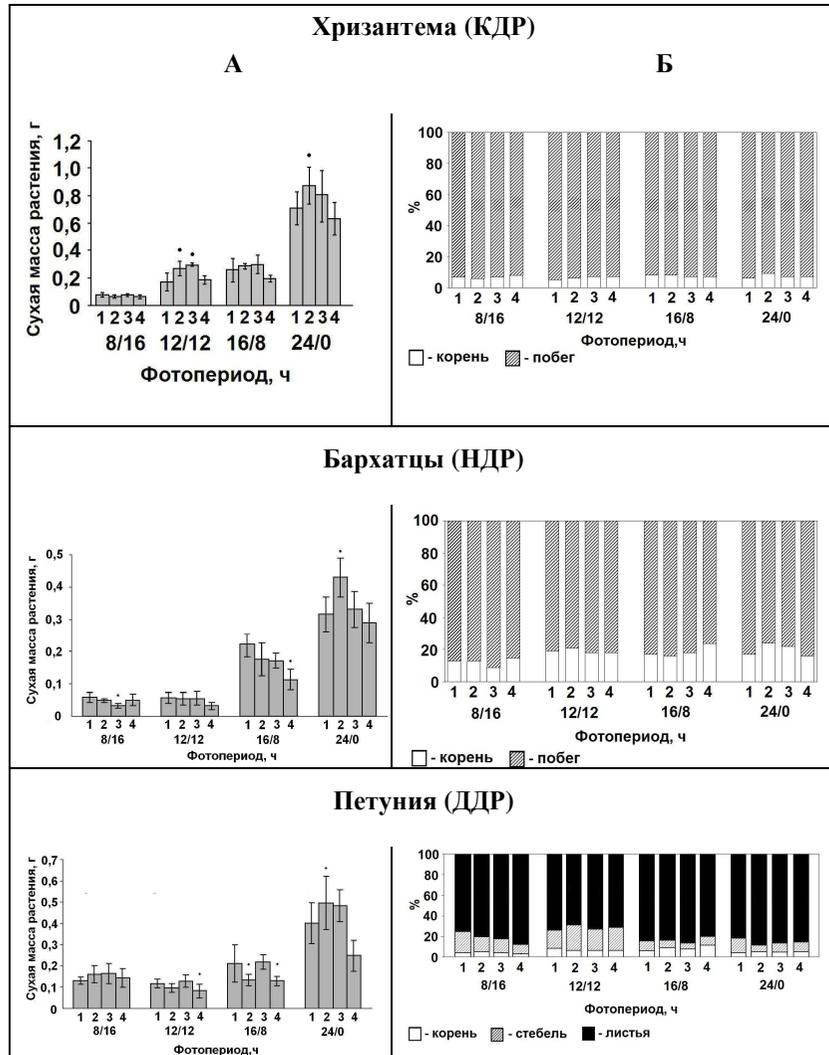


Рис. 2. Влияние кратковременных ежесуточных снижений температуры (ДРОП) и постоянной низкой температуры (ПНТ) на накопление (А) и распределение по органам (Б) сухой массы растений в условиях разных фотопериодов: 1 – контроль, 2 – ДРОП-2 ч, 3 – ДРОП-6 ч, 4 – ПНТ.

Таблица 1

Влияние кратковременных ежесуточных снижений температуры (ДРОП) и постоянной низкой температуры (ПНТ) на содержание хлорофиллов в листьях хризантемы и петунии в условиях разных фотопериодов

Фотопериод (день/ночь), ч	Вариант опыта	Хризантема (КДР)		Петуния (ДДР)	
		Хл $a+b$, мг/г сухой массы	Доля Хл в ССК, %	Хл $a+b$, мг/г сухой массы.	Доля Хл в ССК, %
8/16	Контроль	10,2±0,7	42,4	20,0±0,7	46,9
	ДРОП-2 ч	11,3±1,0	56,8*	13,0±1,8*	44,1*
	ДРОП-6 ч	13,6±2,2*	69,1*	13,4±1,1*	41,7*
	ПНТ	10,7±0,9	42,9	14,6±0,5*	44,5*
12/12	Контроль	10,7±1,8	45,6	18,3±2,5	48,2
	ДРОП-2 ч	9,3±0,7*	49,8	17,0±1,5	50,7
	ДРОП-6 ч	14,8±1,6*	86,1*	17,5±1,5	60,2*
	ПНТ	11,3±1,3	49,4	15,5±1,8*	48,2
16/8	Контроль	12,5±1,8	45,2	14,7±2,5	53,5
	ДРОП-2 ч	12,1±1,0	41,5	13,5±1,3	50,7
	ДРОП-6 ч	11,2±1,2*	47,8	14,3±0,9	49,8
	ПНТ	11,9±1,0	46,8	14,8±1,9	52,7
24/0	Контроль	13,8±1,7	45,9	15,5±0,9	49,4
	ДРОП-2 ч	12,8±2,1	46,0	16,7±2,9	51,5
	ДРОП-6 ч	10,8±1,2*	44,9	18,0±2,4*	54,0*
	ПНТ	10,9±0,7*	38,5*	13,9±1,3	48,2

Примечание: * – достоверные отличия от контроля ($P \leq 0,05$).

Проведенный многопараметрический анализ показателей флуоресценции хлорофилла листьев с использованием метода главных компонент показал, что у всех изученных растений ведущими параметрами являются F_v/F_m , $\Phi_{ФСП}$, qP , ETR . Установлено, что ДРОП-обработки уменьшали величину максимального квантового выхода ФСII (F_v/F_m) у КДР хризантемы (рис. 3), но увеличивали ее у ДДР петунии (рис. 3).

Выявленная разнонаправленная реакция растений, по нашему мнению, может быть обусловлена тем, что КДР накапливают полисахариды, которые тратятся в ночной период, а ДДР – моносахара, расходуемые непрерывно в течение суток (Цыбулько, 1978). Можно предположить, что кратковременные снижения температуры в ночной период у КДР привели к нарушению оттока запасных веществ, что снизило фотосинтетическую активность и вызвало усиление нагрузки на фотосинтетиче-

ский аппарат. В то же время у более лабильного по распределению ассимилятов ДДР этого не наблюдалось.

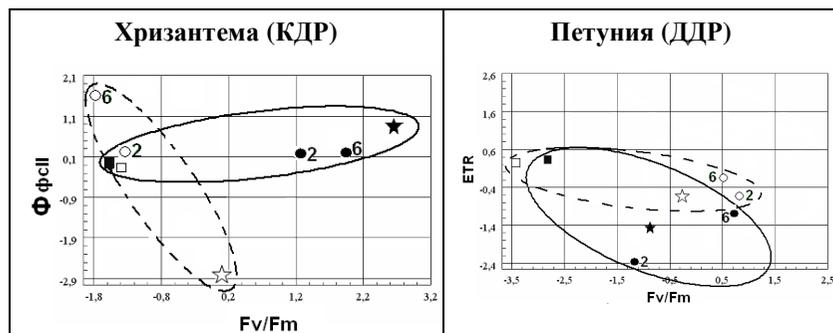


Рис. 3. Результаты метода главных компонент по влиянию кратковременных (ДРОП) и постоянных (ПНТ) низкотемпературных воздействий на показатели флуоресценции хлорофилла у растений в условиях разных фотопериодов: пунктирная линия – фотопериод 8/16 ч; сплошная линия – 16/8 ч; звездочки – контроль, кружки – ДРОП-2 ч, ДРОП-6 ч, квадратики – ПНТ.

ГЛАВА 4. ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ КРАТКОВРЕМЕННЫХ ЕЖЕСУТОЧНЫХ СНИЖЕНИЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ В ГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД ОНТОГЕНЕЗА

Выращивание на ранних этапах онтогенеза ДДР петунии и НДР бархатцев в условиях неблагоприятного для них короткого фотопериода привело в последствии к значительному замедлению развития: цветение наступило только через 2-3 месяца после высадки в открытый грунт, и растения не достигли массового цветения. Выращивание КДР хризантемы при коротком фотопериоде также в последствии привело к замедлению развития – растения образовали бутоны (табл. 2), но не перешли к цветению (табл. 3), что может быть связано с недостаточным для перехода к цветению пулом фотоассимилятов (Ploeg et al., 2007). При этом ежесуточные кратковременные низкотемпературные обработки способствовали значительному ускорению развития растений всех фотопериодических групп (табл. 2, 3).

Таблица 2

Последствие кратковременных снижений температуры на начало фазы бутонизации

Вариант	Хризантема (КДР)				Бархатцы (НДР)				Петуния (ДДР)			
	Фотопериод											
	8 ч	12 ч	16 ч	24 ч	8 ч	12 ч	16 ч	24 ч	8 ч	12 ч	16 ч	24 ч
Время от посадки, сут												
Контроль	112	100	68	72	64	52	54	62	89	65	65	53
ДРОП-2 ч	79	111	-	124	62	50	59	62	82	59	65	55
ДРОП-6 ч	-	83	-	88	62	54	55	62	89	59	57	55

Примечание: - – бутонизация не наступила.

Таблица 3

Последствие кратковременных снижений температуры на начало фазы цветения

Вариант	Хризантема (КДР)				Бархатцы (НДР)				Петуния (ДДР)			
	Фотопериод											
	8 ч	12 ч	16 ч	24 ч	8 ч	12 ч	16 ч	24 ч	8 ч	12 ч	16 ч	24 ч
Время от посадки, сут												
Контроль	-	136	99	94	98	74	80	76	99	74	68	58
ДРОП-2 ч	-	140	-	-	94	70	84	81	92	65	72	56
ДРОП-6 ч	-	107	-	130	94	74	80	85	99	65	65	63

Примечание: - – цветение не наступило.

Однако, если у КДР и НДР ускорение развития (наступление фазы бутонизации и/или цветения) отмечалось только в последствии условий короткого и нейтрального фотопериодов, то у ДДР это наблюдалось в последствии длинного фотопериода и круглосуточного освещения, что согласуется с литературными данными (Чайлахян, Жданова, 1948), согласно которым охлаждение ДДР, находящихся в условиях короткого дня, во вторую половину темного периода стимулировало переход к генеративному развитию. Причем, нами показано, что для ускорения цветения у КДР и НДР было достаточно 2-часовых низкотемпературных периодических воздействий, а для ДДР требовалось уже более длительное – 6-часовое воздействие. В последствии круглосуточного освещения влияние кратковременных снижений температуры на наступление бутонизации и начало цветения не выявлено.

Таким образом, установлено, что ДРОП-воздействие может приводить к ускорению развития растений, однако его эффект зависит от биологических особенностей вида и фотопериода. Условия короткого фото-

периода существенно замедлили развитие растений по сравнению с другими фотопериодами. Однако при этом кратковременные ежесуточные низкотемпературные обработки способствовали значительному ускорению начала фаз бутонизации и цветения исследуемых видов. Впервые нами показано, что с увеличением фотопериода влияние ДРОП на цветение и бутонизацию уменьшалось и отсутствовало при круглосуточном освещении. Причем для достижения данного эффекта у ДДР с увеличением фотопериода требовалось более длительное низкотемпературное воздействие. Эти результаты не только свидетельствуют о тесной связи так называемых температурного и фотопериодического путей регуляции цветения (Аксенова и др., 2006), но и дают основание для предположения об участии в этих процессах переменных суточных температур.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Свет и температура являются наиболее важными факторами, регулируемыми одни и те же процессы роста и развития на протяжении всего жизненного цикла растений. Поэтому неудивительно, что существует комплексное взаимодействие между этими двумя сигнальными путями в оптимизации развития растений в природе. Световые и температурные сигналы дают возможность растениям проводить мониторинг окружающих условий среды и «предугадывать» их изменения. В связи с этим, изучение взаимодействия света и температуры особенно важно при переменных условиях среды.

Полученные в результате комплексного исследования экспериментальные данные позволили выявить общие закономерности в реакции растений разных фотопериодических групп на совместное воздействие фотопериода и кратковременных снижений температуры как на ранних этапах онтогенеза, так и в последствии. Подтверждено, что ДРОП-обработки вызывают термоморфологический эффект (уменьшение высоты растений) на ранних этапах у всех исследуемых видов растений, однако в последствии этот эффект нивелируется. Действительно, в литературе указывается, что для поддержания морфологического эффекта большинству растений требуются ДРОП-обработки в течение всего периода выращивания (Myster, Moe, 1995).

Одним из морфологических откликов на ДРОП является выявленное в настоящей работе усиление бокового ветвления у растений всех фотопериодических групп, которое особо ярко проявляется при круглосуточном освещении. Именно с усилением бокового ветвления, на наш взгляд, может быть связано увеличение накопления сухой массы у растений, подвергнутых действию ДРОП при непрерывном освещении. Из-

вестно, что усиление бокового ветвления в сочетании с компактной розеточной формой свойственно многим северным растениям и отмечалось у многих видов интродуцированных растений, переселенных из различных географических районов мира в условия Заполярья (Шавров, 1961; Юрцев, 1976). Вероятно, реакция растений на периодические кратковременные снижения температур в условиях круглосуточного освещения может быть одной из адаптивных реакций, свойственных растениям Севера.

Особого внимания заслуживают впервые полученные в настоящей работе данные по последствию кратковременных низкотемпературных воздействий на последующее генеративное развитие растений. Установлено, что ДРОП-воздействие приводит к ускорению развития растений, однако его эффект зависит от биологических особенностей вида и фотопериода. Так, у КДР и НДР ускорение развития отмечалось в последствии короткого и нейтрального фотопериодов, у ДДР это явление наблюдалось в последствии длинного фотопериода. Впервые нами показано, что с увеличением светового периода влияние ДРОП на цветение и бутонизацию растений снижалось и отсутствовало при круглосуточном освещении. Причем для достижения данного эффекта у ДДР с увеличением фотопериода требовалось более длительное низкотемпературное воздействие. Сходная закономерность ранее отмечалась в литературе по термоморфологическому эффекту (Moe et al., 1995) и впервые показана нами для развития. Таким образом, температурный ДРОП, используемый на ранних этапах онтогенеза в условиях благоприятных фотопериодов, ускоряет генеративное развитие растений всех фотопериодических групп. Кроме того, он способствует ускорению генеративного развития длиннодневных растений, выращенных на ранних этапах в условиях неблагоприятного для них короткого фотопериода.

Полученные результаты не только свидетельствуют о тесной связи температурного и фотопериодического путей регуляции цветения (Аксенова и др., 2006), но и дают основание для предположения об участии в этих процессах переменных суточных температур. В нашем эксперименте растения подвергались действию кратковременных снижений температуры, что не позволяет соотнести механизм таких воздействий с известным «температурным путем» регуляции цветения, связанным с инициацией развития постоянными низкотемпературными обработками (феномен яровизации). Его генетический механизм достаточно хорошо изучен: активация генов яровизации *VRN* (*VERNALIZATION* – гены яровизации) вызывает блокировку гена репрессии цветения *FLC* (*FLOWERING LOCUS C*), что, в свою очередь, ингибирует ген *FT*

(*FLOWERING LOCUS T*), ускоряя тем самым наступление цветения (Аксенова и др., 2006; Lee et al., 2007). Однако исследования последних лет показали, что существует и другой путь, связанный с геном *SVP* (*SHORT VEGETATIVE PHASE*), активность которого связана с изменениями температуры, напрямую (без участия *FLC*) контролирующим экспрессию гена *FT* (Lee et al., 2007). Именно этот механизм, по мнению Ли с соавт. (Lee et al., 2007), используется растением для контроля начала цветения при флуктуирующих температурах независимо от фотопериода. Данный ген активно экспрессируется в листьях и апикальной меристеме побегов растений на ранних этапах онтогенеза (Tanabe et al., 2004) и изначально был выделен и охарактеризован для растений арабидопсиса (Levy, Dean, 1998), а в последствии – для гороха, клубники (Mouhu et al., 2009), лимона, эвкалипта (Li et al., 2010), ячменя (Trevaskis et al., 2007), китайской капусты (Lee et al., 2007), павловника (Prakash, Kumar, 2002) и петунии (Immink et al., 1999).

Таким образом, по-видимому, переход к цветению может параллельно контролироваться и фотопериодом, и температурой. Причем в случае неблагоприятного для перехода к цветению фотопериода у ДДР в качестве альтернативного фотопериодическому может выступать температурный путь регуляции, связанный с экспрессией гена *SVP*, вызываемой перепадами суточной температуры.

В целом, результаты наших экспериментов дополняют современные представления об онтогенетических реакциях растений на условия внешней среды, среди которых функциональная роль принадлежит действию переменных суточных температур.

ВЫВОДЫ

1. Морфологическая реакция на ДРОП (уменьшение линейных размеров) отмечена у растений всех фотопериодических групп. Степень ее проявления зависит от продолжительности низкотемпературного воздействия, длительности фотопериода и типа фотопериодической реакции растений. В последствии этот эффект не сохраняется.

2. Кратковременные ежесуточные снижения температуры (ДРОП) усиливают боковое ветвление у растений всех фотопериодических групп.

3. В условиях благоприятного для развития фотопериода на ранних этапах онтогенеза ДРОП способствует увеличению накопления зеленых пигментов и доли хлорофиллов в ССК у растений с разной фотопериодической реакцией.

4. Кратковременные ежесуточные снижения температуры на ранних этапах онтогенеза ускоряют последующее генеративное развитие растений независимо от типа фотопериодической реакции. Причем впервые показано, что для достижения данного эффекта у длиннодневных растений с увеличением фотопериода необходимо более длительное низкотемпературное воздействие.

5. С увеличением светового периода влияние кратковременных ежесуточных снижений температуры на цветение и бутонизацию растений уменьшается и отсутствует при круглосуточном освещении.

6. Впервые установлено, что круглосуточное освещение усиливает реакцию растений на ДРОП: увеличивается боковое ветвление, накопление сухой массы, изменяется ее распределение по органам.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. Syssoeva M.I., **Spiridonova E.A.**, Sherudilo E.G., Shibaeva T.G. Effect of temperature drop on growth, cold resistance and chlorophyll fluorescence of young cucumber plants under different photoperiods // *Physiologia Plantarum*. 2008. V. 133, N 3. P09-158.

2. **Спиридонова Е.А.**, Сысоева М.И., Шеруди́ло Е.Г. Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры и фотопериода на развитие декоративных растений // *Ученые записки ПетрГУ*. 2010. № 4 (109). С. 18-21.

В прочих периодических изданиях:

3. **Спиридонова Е.А.** Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры при нейтральном и круглосуточном освещении на рост растений огурца // Материалы докл. I Всерос. молодежной научн. конф. «Молодежь и наука на Севере (Сыктывкар, 14-18 апреля 2008 г.). Т. 3. Сыктывкар, 2008. С. 278-280.

4. **Спиридонова Е.А.**, Шеруди́ло Е.Г., Шибаева Т.Г., Сысоева М.И. Экологически чистые технологии выращивания тепличных растений огурца на Севере // Материалы Всерос. научн. конф. с международным участием «Экологические проблемы Северных регионов и пути их решения» (14-16 октября 2008 г.). Ч. 2 Апатиты, 2008. С. 102-103.

5. **Спиридонова Е.А.**, Шеруди́ло Е.Г., Шибаева Т.Г., Сысоева М.И. Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры на

формирование габитуса растений огурца в условиях разных фотопериодов // Материалы Всерос. конф. «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» (Петрозаводск, 22-27 сентября 2008 г.). Ч. 6. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2008. С. 125-127.

6. **Спиридонова Е.А.**, Шерудило Е.Г., Шibaева Т.Г., Сыsoева М.И. Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры на рост, устойчивость и состояние фотосинтетического аппарата растений огурца в условиях разных фотопериодов // Тез. докл. Годичного собрания ОФР России и Междун. научн. конф. «Физико-химические основы структурно-функциональной организации растений». Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2008. С. 385-386.

7. **Спиридонова Е.А.**, Сыsoева М.И., Шерудило Е.Г., Шibaева Т.Г. Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры и фотопериода на развитие декоративных растений // Тез. докл. XV Школы «Актуальные проблемы биологии развития» (19-24 октября 2008 г.). Звенигород, 2008. С. 104-106.

8. **Spiridonova E.**, Sysoeva M., Sherudilo E., Shibaeva T. Effect of temperature drop on growth and development of ornamental plants under different photoperiods // Paper collection of scientific conference «Youth seeks progress – 2009» (Kaunas, 2-5.04.2009). Akademija, 2009. P. 52-53.

9. **Спиридонова Е.А.**, Сыsoева М.И., Шерудило Е.Г., Шibaева Т.Г. Реакции растений огурца на кратковременные и длительные снижения температуры в условиях разных фотопериодов // *Труды КарНЦ РАН. Сер. Экспериментальная биология.* № 3. 2009. С. 86-92

10. **Спиридонова Е.А.**, Сыsoева М.И., Шерудило Е.Г., Шibaева Т.Г. Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры на рост декоративных растений в условиях круглосуточного освещения // Тез. докл. Междун. научн. конф. «Физико-химические механизмы адаптации растений к антропогенному загрязнению в условиях Крайнего Севера» (Апатиты, 7-11.06 2009 г.). Апатиты: ООО «КазМ», 2009. С. 312-313.

11. **Спиридонова Е.А.** Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры на рост растений огурца в условиях разных фотопериодов // Тез. докл. 13-й Междун. Пуцинской школы-конференции «Биология – наука XXI века» (28 сентября-2 октября 2009 г., Пушино). Пушино, 2009. С. 246.