

*На правах рукописи*



**СЫСОЕВА**  
**Марина Ивановна**

**ФЕНОМЕНОЛОГИЯ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ  
РАСТЕНИЙ НА СУТОЧНЫЕ ПЕРЕМЕННЫЕ ТЕМПЕРАТУРЫ**

03.00.12 — физиология и биохимия растений

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Санкт-Петербург — 2003

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### Научный консультант:

доктор биологических наук, профессор  
Марковская Евгения Федоровна

### Официальные оппоненты:

академик РАСХН, доктор сельскохозяйственных наук  
Ермаков Евгений Иванович

доктор биологических наук, профессор  
Быков Олег Дмитриевич

доктор биологических наук  
Кошкин Владимир Александрович

### Ведущая организация:

Институт фундаментальных проблем биологии РАН, г. Пущино

Защита состоится 25 апреля 2003 г. в 10 часов на заседании Диссертационного совета Д 006.041.01 при Государственном научном центре РФ — Всероссийском научно-исследовательском институте растениеводства им. Н.И. Вавилова по адресу:

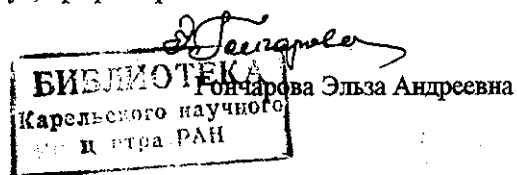
ул. Б. Морская, 44, Санкт-Петербург, 190000  
Факс: (812) 311-87-62; 318-47-70

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ГНЦ РФ — Всероссийского НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова

Автореферат разослан \_\_\_\_ марта 2003 г.

153043K

Ученый секретарь Диссертационного совета  
доктор биологических наук, профессор



**Актуальность темы.** Проблема роли факторов среды в онтогенезе растений постоянно привлекает исследователей (В.Я. Александров, Н.Ф. Батыгин, П.А. Генкель, А. Демолон, С.Н. Дроздов, А.Ф. Клепшин, А.И. Коровин, В.К. Курец, Н.А. Максимов, Е.Ф. Марковская, Б.С. Мошков, В.И. Разумов, В.В. Скрипчинский, А.Ф. Титов, И.И. Туманов, Г.В. Удовенко, М.Х. Чайлахян, В.С. Шевелуха, Ф. Вент, Дж. Левитт, А. Писек, В. Лархер и др.). Важнейшим из факторов выступает температура, которая регулирует интенсивность энергетических и биохимических процессов, влияет на скорость развития, накопление биомассы и другие физиологические функции растительного организма, определяет географическую зональность в распределении растительности, является условием, обеспечивающим продвижение или ограничение распространения вида при интродукции, и служит основным параметром среды, к которому адаптируются растения.

Хорошо известно, что на всех широтах растения произрастают в переменных температурных условиях, и суточная смена температур в природе может достигать очень больших величин (Мищенко, 1962; Лархер, 1978). Велико значение суточных температурных градиентов и при выращивании растений в условиях защищенного грунта. Понятие переменной суточной температуры многопараметрично и включает как наблюдаемую в природе смену дневных и ночных температур (суточный термопериод), характеризующуюся их абсолютными значениями, длительностью действия, среднесуточным значением температуры и величиной суточного температурного градиента, так и кратковременные ежесуточные снижения температуры, основными параметрами которых служат интенсивность снижения, продолжительность низкотемпературных воздействий и время снижения в суточном цикле. Несмотря на то, что изучение проблемы суточного термопериодизма у растений, проводимое в этих двух направлениях, имеет более чем полувековую историю (Тетюрев, 1939; Arthur, Harwill, 1941; Went, 1944; Валленсик, 1961; Dale, 1964; Радченко, 1966; Мищенко, 1962, 1984; Friend, Nelson, 1976; Дроздов и др., 1984; Мошков, 1987; Титов, 1989; Курец, 1990; Мое, Heins, 2000; и др.), не только механизмы этого явления, но и его феноменология исследованы еще далеко не полно. Вопрос о путях поддержания строгой упорядоченности процессов и целостности развивающегося организма в постоянно меняющихся условиях среды остается до настоящего времени открытым (Детлаф, 1981). Не выясненным пока является влияние суточных температурных градиентов на скорость развития растений, выявляе-

ние их роли в физиологической разнокачественности растений разных фотопериодических групп на ранних этапах онтогенеза.

Проблема изучения реакций растений на действие суточных переменных температур имеет общеприкладное значение. В то время как исследователи в области биологии животных организмов пришли к однозначному выводу об эволюционной и экологической значимости температурных градиентов и фундаментальной роли переменных температур (Медников, 1977; Детлаф, 1981; Заар и др., 1989), то для растений это экспериментальное направление только формируется. Однако с учетом прикрепленного образа жизни растений, можно предположить, что роль адаптивных реакций в ответ на суточный перепад температур для них должна быть еще более значимой.

**Цель и задачи исследования.** Целью настоящей работы явилось изучение основных закономерностей реакций растений на действие переменной суточной температуры как многопараметрического фактора их роста и развития. При этом предполагалось решить следующие задачи:

- изучить по ряду показателей роста и развития термопериодичность интактного растительного организма в онтогенезе;
- исследовать взаимовлияние суточных температурных градиентов и фотопериода на рост и развитие растений разных фотопериодических групп;
- изучить влияние кратковременных ежесуточных снижений температуры на морфогенетические показатели, биологическую продуктивность и устойчивость растений;
- разработать методические подходы для анализа данных по термопериодическим реакциям растений в онтогенезе;
- разработать способы управления ростом и развитием растений с использованием суточного температурного градиента.

**Научная новизна.** В результате исследований существенно расширена феноменологическая база данных по влиянию переменной суточной температуры на процессы роста и развития растений в онтогенезе, проанализировано свойство термопериодичности различных показателей роста и развития и показана его универсальность.

Впервые в широком диапазоне температур проведено системное изучение влияния суточных температурных градиентов на скорость развития растений на ранних этапах онтогенеза. Установлено, что суточные температурные градиенты, включающие закалывающие значения температур, ускоряют развитие растений всех фотопериодических групп в области среднесуточных температур ниже значений их оптимума. Экспериментально показано, что в условиях суточных температурных гра-

диентов величина суммы эффективных температур, необходимых для прохождения возрастного состояния онтогенеза, уменьшается, что может рассматриваться как один из возможных путей их адаптации к условиям Севера. Впервые построена фото-термальная модель развития растений, в которой использованы суточные интегральные величины световой и термальной энергии. По модели рассчитан диапазон оптимальных суточных температурных градиентов и длительности фотопериода, обеспечивающих максимум скорости развития растений разных фотопериодических групп.

Установлено, что с увеличением длительности фотопериода в широком диапазоне температурных условий сухая масса длиннодневных растений возрастает, тогда, как сухая масса короткодневных растений значительно не меняется. Выявлена разнокачественность реакций длиннодневных и короткодневных растений на действие суточных температурных градиентов: длиннодневные растения накапливают максимум сухой массы при постоянной суточной температуре, а короткодневные — в градиентных температурных условиях.

Показано, что в реакцию растений на действие кратковременных ежесуточных снижений температуры, наряду с термоморфогенетическим эффектом, включается изменение холодоустойчивости, связанное с закалыванием. Выявлены условия кратковременных ежесуточных снижений температуры, при которых растение огурца характеризуется значениями высокой холодоустойчивости и высокой биологической продуктивности одновременно. Экспериментально показано, что холодоустойчивость растений, формируемая при действии кратковременных ежесуточных снижений температуры, существенно превышает ее уровень при непрерывном низкотемпературном воздействии и более длительное время сохраняется в последствии.

**Практическая значимость.** Разработан количественный метод оптимизации суточных температур для управления качеством растений в условиях защищенного грунта, позволяющий определять температурные режимы выращивания с целью получения растений высокого качества к установленным срокам. Предложен способ оптимизации параметров кратковременных ежесуточных снижений температуры для современной технологии «Temperature Drop» выращивания растений в условиях защищенного грунта, который приводит к получению растений с высокой устойчивостью и продуктивностью. Установленные закономерности в реакциях растений на суточный температурный градиент могут быть использованы при ведении интродукционных работ в условиях Севера.

### Основные положения, выносимые на защиту.

1. Суточные температурные градиенты ускоряют развитие растений в области среднесуточных температур ниже значений их оптимума.
2. Суточные переменные температуры оптимизируют биологическую продуктивность и ускоряют развитие короткодневных растений в неблагоприятных фотопериодических условиях.
3. Ежесуточные кратковременные снижения температуры могут приводить к одновременному увеличению биологической продуктивности и повышению устойчивости растений.

**Апробация работы.** Результаты работы докладывались на Всесоюзном семинаре «Математические и вычислительные методы в биологии» (Пушино, 1985); Всесоюзной школе «Математическое моделирование в биогеоэкологии» (Петрозаводск, 1985); Всесоюзном совещании по фотосинтезу и продуктивности растений (Чернигов, 1987); III Всесоюзной конференции по физиологии растительной клетки (Петрозаводск, 1988); 8-й конференции молодых ученых-биологов «Экологические вопросы рационального природопользования» (Рига, 1989); республиканских конференциях молодых ученых (Петрозаводск, 1989, 1990); Всесоюзной конференции молодых ученых «Проблемы окружающей среды Севера» (Мурманск, 1990); II Всесоюзном съезде ВОФР (Минск, 1992); международной научной конференции «Управление продукционным процессом растений в регулируемых условиях» (Санкт-Петербург, 1996); юбилейной научной конференции, посвященной 50-летию КарНЦ РАН (Петрозаводск, 1996); международной научной конференции «Карелия и Норвегия: основные направления и перспективы совместных научных исследований» (Петрозаводск, 1998); II (X) съезде РБО «Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI в.в.» (Санкт-Петербург, 1998); международной конференции «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии» (Петрозаводск, 1999); IV съезде Общества физиологов растений России (Москва, 1999); юбилейной научной конференции КарНЦ РАН, посвященной 275-летию РАН (Петрозаводск, 1999); рабочем семинаре сельскохозяйственного университета Норвегии (Ås, Норвегия, 1999); рабочем семинаре Датского института сельскохозяйственных наук (Årsløv, Дания, 2000); рабочем семинаре Датского королевского ветеринарного и сельскохозяйственного университета (Copenhagen, Дания, 2000); Всероссийской школе «Математические методы в экологии» (Петрозаводск, 2001); международной научной конференции «Биологические и технические аспекты выращивания растений в условиях защищенного грунта» (Asker, Норвегия, 2002); международном Конгрессе

«Растениеводство: искусство и наука для жизни людей» (Торонто, Канада, 2002), научной конференции, посвященной 10-летию РФФИ (Петрозаводск, 2002).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликованы 62 работы, включая 32 научные статьи.

**Структура и объем работы:** Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов и списка литературы, включающего 488 наименований (из них 277 на иностранных языках). Работа изложена на 266 страницах, содержит 35 рисунков и 46 таблиц.

Диссертационная работа выполнялась в соответствии с планом научно-исследовательских работ Института биологии Карельского НЦ РАН, включающем государственные задания и программы (№ гос. регистрации 01.86.0084488, 01.91.0022161, 01.94.0002678, 01.99.0008968) и при поддержке грантов РФФИ-Карелия № 98-04-03516 и № 02-04-97519.

### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили с растениями различных фотопериодических групп: короткодневными (КДР) — соя (с. Виза), длиннодневными (ДДР) — ячменя (с. Дина) и пшеницы (с. Мироновская-808) и нейтральными к длине дня (НДР) — огурца (гибриды Алма-Атинский 1, Грибовчанка, НИИОХ-412, Московский тепличный, Турнир).

Растения выращивали в камерах искусственного климата методом песчаной проливной культуры при поливе модифицированным раствором Кнопа. Для исследования действия температурного фактора был применен метод многофакторного планируемого эксперимента (Налимов, 1971; Адлер и др., 1976; Курец, Попов, 1991). Экспериментальный диапазон температур определялся температурными картами видов (Дроздов и др., 1984).

Экспериментальная часть работы выполнена в двух направлениях.

Первое направление исследований связано с изучением влияния суточных термопериодов на рост и развитие растений разных фотопериодических групп. Оно представлено несколькими блоками экспериментов.

В первом экспериментальном блоке исследовано влияние термо- и фотопериодов на рост и развитие растений разных фотопериодических групп на ранних этапах онтогенеза. Растения выращивали при фотопериодах 8, 12, 16 ч и круглосуточном освещении (освещенность 100 Вт/м<sup>2</sup>). Термопериод совпадал с фотопериодом, а при круглосуточном освещении составлял 12 ч. Изучали влияние суточных температур-

ных градиентов (от  $-20$  до  $+20^{\circ}$ ) в диапазоне температур  $15-35^{\circ}\text{C}$  на накопление сухой массы растениями и их органами, ряд морфогенетических показателей, характеризующих линейные размеры и на скорость развития растений. Последнюю оценивали как реципроку продолжительности возрастного состояния. В данном блоке эксперименты выполнены для одного возрастного состояния прегенеративного периода онтогенеза растений — от проростков до формирования 1-го н.л. у огурца и сои и до формирования 3-го листа у ячменя и пшеницы (рис. 1).

Во втором экспериментальном блоке исследован весь прегенеративный период онтогенеза огурца, который включает 5 возрастных состояний: гетеротрофный и мезотрофный проростки (семядоли), ювенильное (1 наст. лист), иммаатурное (3-4 наст. лист.) и виргинильное (7-9 наст. лист.) (Марковская, 1992). Растения выращивали при фотопериоде 12 ч, освещенности  $40, 100, 250 \text{ Вт/м}^2$ . Изучали влияние суточных термопериодов с градиентами температур от  $-20$  до  $+20^{\circ}$  в диапазоне  $15-35^{\circ}\text{C}$  на различные показатели вегетативного и генеративного развития и скорость развития растений огурца в онтогенезе (рис. 2).

Кроме того, в рамках этого направления исследований проведены опыты по влиянию суточного термопериода на формирование листовой поверхности огурца и по изучению гетерогенности растительного материала.

Второе направление исследований связано с изучением реакций растений на действительные ежесуточные кратковременных снижений температуры. Эксперименты выполнены на огурце (гибрид Алма-Атинский 1) при фотопериоде 12 ч, освещенности  $100 \text{ Вт/м}^2$ . Температуру снижали до  $12^{\circ}\text{C}$ , которая является закалывающей для огурца (Дроздов и др., 1984). Снижение проводили в течение 6 суток в разные периоды ночи (в начале, середине и конце) на 1, 2, 3, 4, 6 ч или на всю ночь (рис. 3). Во всех экспериментальных точках выдерживалась одинаковая среднесуточная температура около  $20^{\circ}\text{C}$ . По окончании 6-х суток часть растений анализировали, а другие выставляли на 16 суток в оптимальные для роста и развития условия ( $20^{\circ}\text{C}$ ), а затем брали в анализ, который включал определение сухой массы, длины черешка 1-го настоящего листа и холодоустойчивости растений по методу ЛТ<sub>50</sub>.

Все эксперименты выполнены в 2-3-кратной повторности. Биологическая повторность биометрических характеристик 10-20 кратная, определения устойчивости — 6-кратная.

Для обработки экспериментальных данных использованы математические методы многомерного статистического анализа: регрессионный, кластерный, дисперсионный, дискриминантный и метод главных компонент.

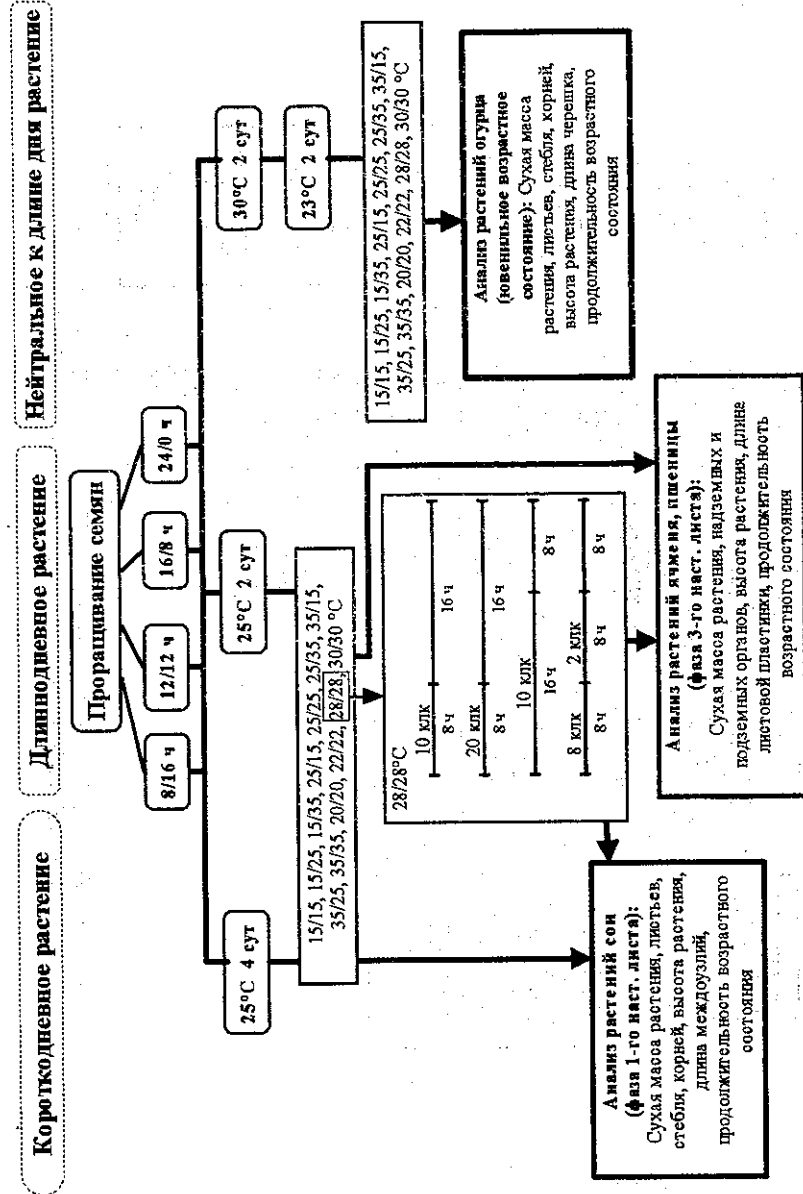


Рис. 1. Схема постановки экспериментов по изучению влияния термо- и фотопериодов на рост и развитие растений разных фотопериодических групп

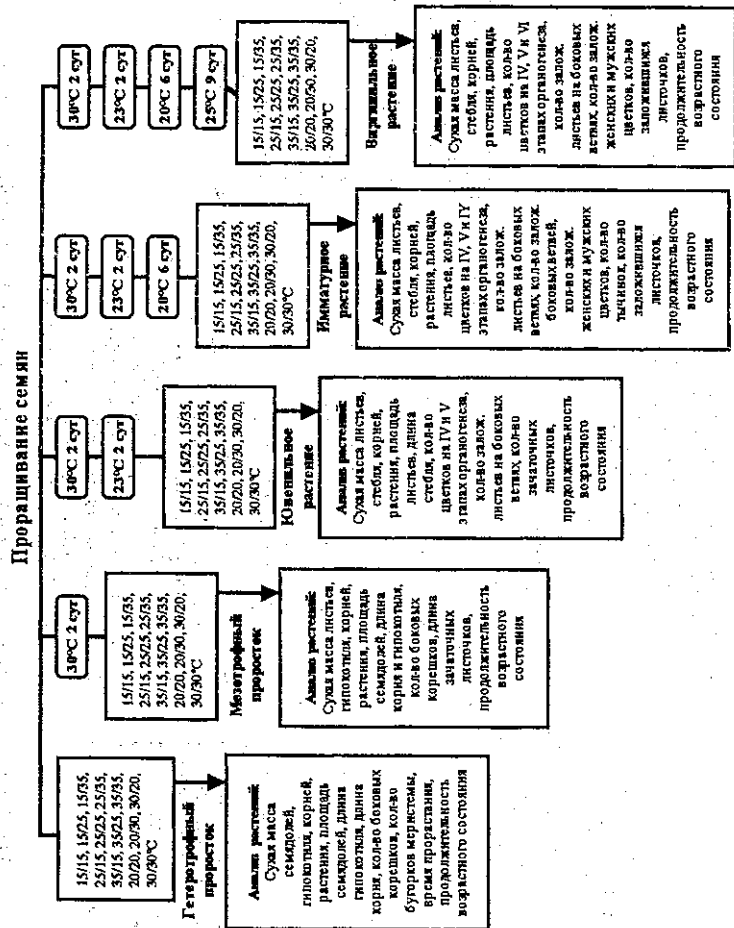


Рис. 2. Схема постановки экспериментов по изучению влияния суточных термомодов на рост и развитие растений огурца в прегенеративный период онтогенеза

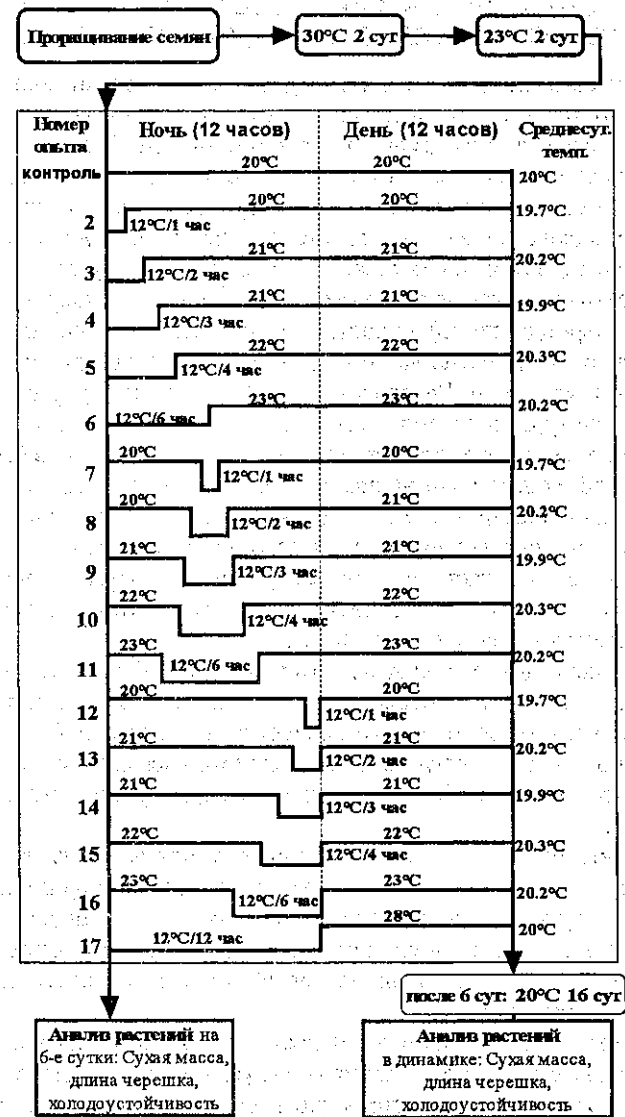


Рис. 3. Схема постановки экспериментов по изучению влияния ежесуточных кратковременных снижений температуры на рост, морфогенез и устойчивость растений огурца

## ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПРОБЛЕМЫ СУТОЧНОГО ТЕРМОПЕРИОДИЗМА У РАСТЕНИЙ

Рост и развитие растительного организма включают множество одновременно осуществляемых физиологических процессов. Каждый из них имеет свою температурную зависимость, одной из составляющих которой является реакция на суточные переменные температуры.

Закономерности изменения температурной зависимости различных физиологических процессов в онтогенезе растений изучались в литературе (Батыгин, 1986; Марковская, 1992; и др.). Между тем, онтогенетические реакции растений на переменные суточные температуры (суточная термопериодичность) специально не исследовались. В настоящей главе экспериментальные данные проанализированы в рамках классических представлений Ф. Вента (Went, 1944) о суточном термопериодизме как о температурных различиях между световым и темновым периодами суток. Для оценки суточной термопериодичности процессов был использован способ, основанный на анализе положения области температурного оптимума в пространстве температур дня и ночи (Марковская, Сысоева, 1992), согласно которому процесс (показатель) считается термопериодичным, если область его температурного оптимума не пересекается линией нулевого суточного температурного градиента, в противном случае он является нетермопериодичным.

Наши исследования показали (рис. 4), что области температурных оптимумов всех включенных в анализ показателей роста и развития огурца на этапе гетеротрофного проростка, для которых были получены достоверно значимые регрессионные модели, расположены вдоль линии нулевого градиента в области высоких температур и все они нетермопериодичны.

С подключением автотрофного типа питания на этапе мезотрофного проростка выделяются как нетермопериодичные (например, скорость накопления сухой массы растения), так и термопериодичные показатели — отмечается определенная температурная дифференциация: положительный температурный градиент способствует росту листьев, а отрицательный — росту корней.

Для ювенильных растений области оптимума смещены в сторону более низких температур. Оптимальные условия для развития вегетативных органов включают постоянную в суточном цикле температуру, а образованию вновь появляющихся в этом возрастном состоянии репродуктивных органов (Марковская и др., 1985) способствует температурный градиент.

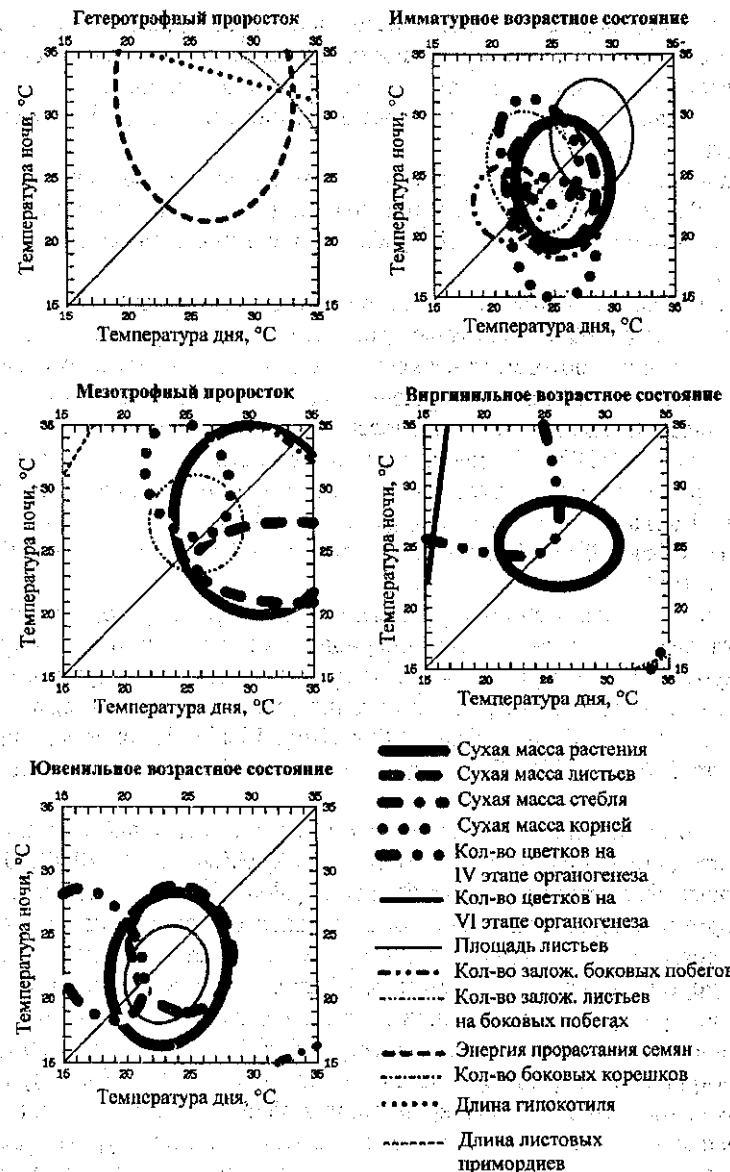


Рис. 4. Области оптимальных суточных термопериодов показателей роста и развития растений огурца в прегенеративный период онтогенеза

В иммаурном возрастном состоянии, характерной особенностью которого является сформированность системы вегетативных органов (Работнов, 1950), оптимальной для формирования системы надземных органов является постоянная суточная температура, а для корней — температурный градиент.

Виргинильные растения огурца накапливают наибольшую сухую массу в условиях постоянной температуры, а для развития их репродуктивных органов и роста корней необходима суточная переменная температура.

Проявление свойства термопериодичности зависит от уровня других факторов среды, на фоне которых действует температурный градиент, а так же связано с онтогенетическим состоянием растительного организма. На наш взгляд, свойство термопериодичности может оцениваться по отдельным физиологическим процессам по аналогии с представлениями Б.С. Мошкова (1987) об оценке актиноритмичности, либо термопериодичность целого растительного организма может быть оценена по интегральной области оптимума, представляющей собой пересечение оптимальных областей для большинства показателей роста и развития (Марковская, 1992).

В то же время, особо подчеркнем, что несмотря на условное деление показателей на термо- и нетермопериодичные, области температурных оптимумов и тех и других включают градиентные температурные режимы, что наглядно подтверждает активно дискутируемый в литературе (Мошков, 1987; Friend, Helson, 1976; Krug, Liebig, 1980; и др.) вывод Ф. Вента (Went, 1944) об универсальности свойства термопериодичности.

Имеются различные гипотезы о механизмах суточной термопериодичности (Went, 1944; McCree, Amthor, 1982; Grindal et al., 2000). Одной из первых были представления Ф. Вента (Went, 1944) о том, что суточная термопериодичность может быть связана с различиями во временных параметрах физиологических процессов: часть из них протекает днем, другая — ночью, причем каждый имеет свои значения оптимальных температур. В противоречии к ней находятся представления, что в суточном цикле возможен компенсаторный эффект и ростовые процессы ориентированы на среднесуточную температуру (McCree, Amthor, 1982). Для экспериментальной проверки гипотез об ориентации различных физиологических процессов на время суток или на температурные условия в суточном цикле мы использовали метод кластерного анализа, ранее не применявшийся при исследовании суточного термопериодизма. Ввиду значительной сложности анализа и интерпретации полученных данных,

проанализированы были только температурные режимы, соответствующие оптимальным среднесуточным температурам для различных возрастных состояний растений огурца (Марковская и др., 1988), и для них построены деревья кластеризации или дендрограммы.

Анализ показал, что показатели роста и развития по-разному относятся к температуре в суточном цикле. В качестве примера рассмотрим результаты, полученные для виргинильных растений огурца (рис. 5). При константном режиме (25/25°C) с дневной температурой связаны показатели развития репродуктивных органов, с ночной — вегетативных. В условиях градиентных температур на показатели вегетативного развития оказывает влияние более низкая температура (15 или 20°C), а формирование репродуктивных органов независимо от градиента; в основном, связано с температурой дня.

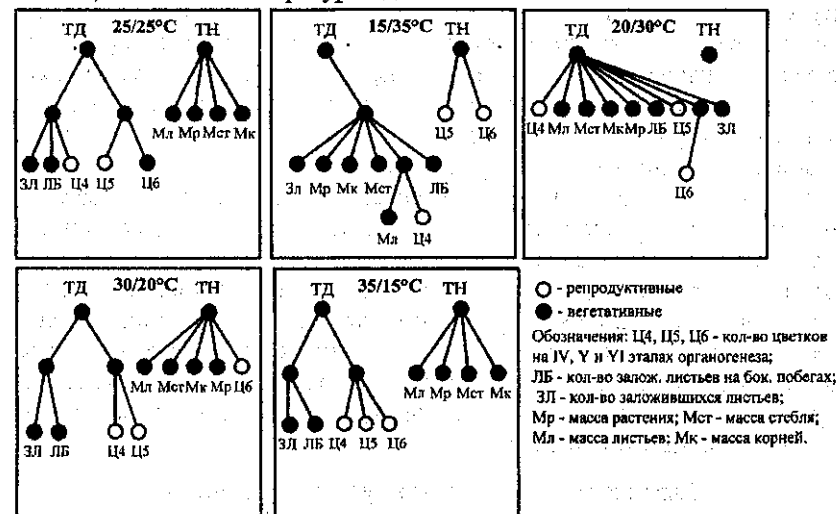


Рис. 5. Дендрограмма взаимосвязи показателей роста и развития растений огурца в виргинильном возрастном состоянии с температурами дня (ТД) и ночи (ТН)

Проведенный анализ позволил установить, что в прегенеративный период онтогенеза огурца показатели вегетативного роста и репродуктивного развития по-разному относятся к абсолютным значениям температуры и времени ее действия в суточном цикле. Для вегетативных показателей в большей степени существует ориентация на величину температуры в суточном цикле, а показатели репродуктивного развития в основном связаны со временем суток.



## ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПРОБЛЕМЫ СУТОЧНОГО ТЕРМОПЕРИОДИЗМА У РАСТЕНИЙ

Совместное влияние фотопериода и температуры на рост растений на этапах вегетативного развития изучено недостаточно (Porter, Delecolle, 1988). Физиологическую разнокачественность растений разных фотопериодических групп показали в своих исследованиях В.С. Цыбулько (1978) и Г.А. Одуманова-Дунаева (1982). Однако в их экспериментах не учитывалось действие температурного фактора. Имеются многочисленные работы по изучению взаимовлияния постоянной температуры и фотопериода, а также классические исследования взаимовлияния фотопериода и дневных/ночных температур на показатели продуктивности и  $\text{CO}_2$  газообмена (Мошков, 1987; Курец, 1990). В литературе последних лет уделяется большое значение исследованию участия фотопериода и градиента суточных температур в термоморфогенетических реакциях растений (Мое, Heins, 2000). Однако проблема роли суточных температурных градиентов в онтогенетических реакциях растений разных фотопериодических групп в условиях различных фотопериодов не исследована даже на феноменологическом уровне.

При анализе данных в этом экспериментальном блоке мы рассмотрели полученные результаты с точки зрения действия среднесуточной температуры и суточных температурных градиентов. Отход от традиционного представления данных в пространстве дневных и ночных температур, связан как с новым ракурсом рассмотрения действия на растение переменных суточных температур, так и с включением в эксперименты фотопериодов различной длительности, что накладывает определенную сложность в представлении и интерпретации результатов в пространстве дневных и ночных температур.

### Влияние суточных температурных градиентов на скорость развития растений

Проведенные нами опыты с включением как константных, так и переменных суточных температур показали, что при одинаковом значении среднесуточной температуры градиентные температурные режимы в области среднесуточных температур ниже оптимальных ( $18-20^\circ\text{C}$ ) ускоряли развитие растений всех фотопериодических групп по сравнению с постоянными суточными температурами (рис. 6). В остальном исследованном диапазоне среднесуточных температур как положительные, так и отрицательные градиенты не изменяли или несколько замедляли скорость развития по сравнению с постоянными температурами.

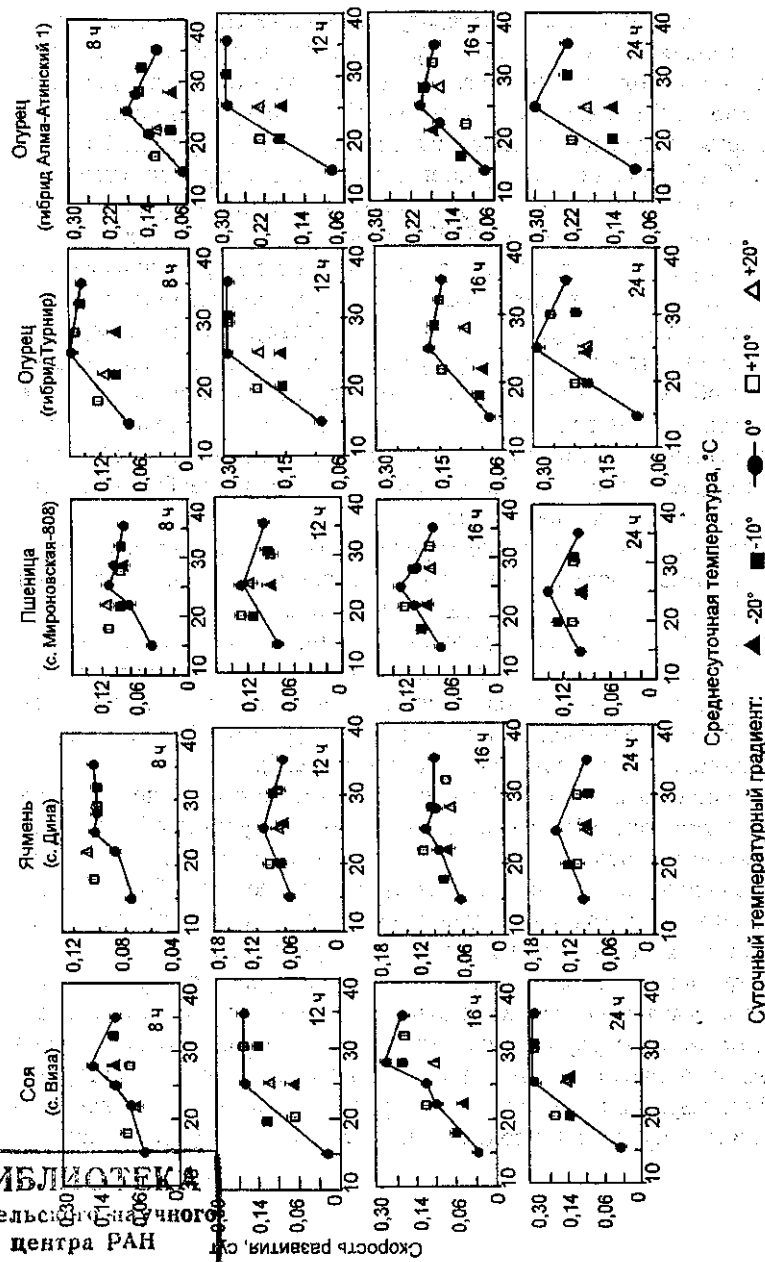


Рис. 6. Влияние постоянных и переменных суточных температур на скорость развития растений разных фотопериодических групп

БИБЛИОТЕКА  
Карельского государственного  
центра РАН

Поскольку при нашей постановке экспериментов действие постоянной и переменных суточных температур сравнивается при одинаковом значении среднесуточной температуры, более быстрое прохождение этапа онтогенеза может свидетельствовать о том, что в этих условиях развитие растений происходит при меньшей сумме эффективных температур. Например, при одном и том же значении среднесуточной температуры  $22^{\circ}\text{C}$  (фотопериод 8 ч) растения пшеницы завершали исследуемую фазу онтогенеза в условиях нулевого температурного градиента при сумме эффективных температур  $204^{\circ}\text{C}$ , а при выращивании их в градиентных температурных условиях скорость развития увеличивалась и сумма эффективных температур была на четверть меньшей ( $153^{\circ}\text{C}$ ). Эти данные дают основание предполагать, что существующие в природе перепады суточных температур могут ускорять развитие растений в климатических областях со значениями среднесуточных температур ниже оптимальных, что имеет важное адаптивное значение, в частности для успешной вегетации в условиях Севера. Так же они свидетельствуют о том, что при расчете суммы эффективных температур необходимо учитывать характер их суточного действия.

Нами установлено, что температурная зависимость скорости развития растений имеет нелинейный, близкий к параболическому, характер (рис. 6) и описывается квадратичным уравнением.

Анализ построенных по регрессионным моделям температурных областей оптимума скорости развития показал, что у короткодневных растений сои они практически совпадают и смещены в сторону нулевого градиента. Наиболее широкая область температурного оптимума отмечается при благоприятном коротком фотопериоде (рис. 7).

У длиннодневных растений пшеницы и ячменя с увеличением длительности фотопериода отмечается сдвиг температурных областей оптимума скорости развития: при коротком 8-часовом фотопериоде требуются условия положительных температурных градиентов и более низких среднесуточных температур, а с удлинением фотопериода области оптимума сдвигаются в сторону нулевого температурного градиента (рис. 7).

У нейтральных к длине дня растений огурца (гибрид Турнир) оптимальные для быстрого развития условия расположены в области нулевого градиента температур, как у короткодневных растений сои, а у огурца гибрид Алма-Атинский 1 отмечается некоторый сдвиг температурных областей оптимума от положительных градиентов к нулевым, аналогичный полученному у длиннодневных растений пшеницы и ячменя (рис. 7).

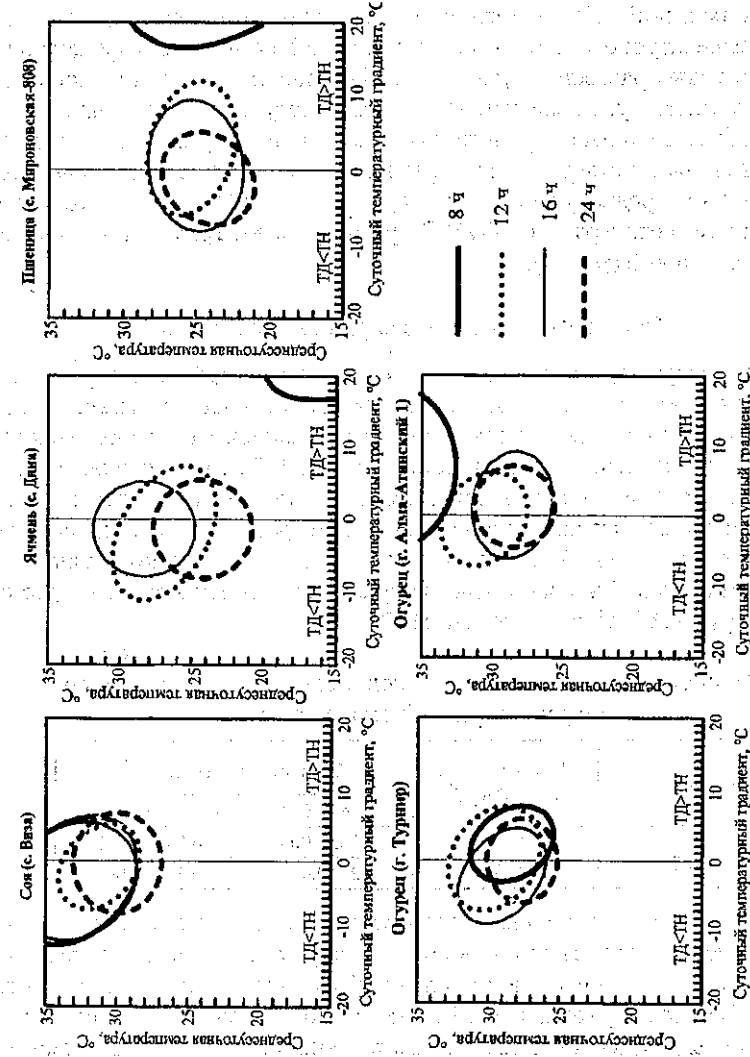


Рис. 7. Области оптимальных суточных температурных градиентов и среднесуточных температур скорости развития растений разных фотопериодических групп

Таким образом, мы имеем дело с тремя типами реакций: переменные суточные температуры могут ускорять, не изменять или задерживать развитие растений. Кроме того, отметим важный факт расширения границы температурного оптимума, полученный нами при выращивании длиннодневных растений в условиях неблагоприятного для них короткого фотопериода: суточные переменные температуры не только привели к сдвигу областей температурного оптимума скорости развития в сторону положительных температурных градиентов, но и расширили диапазон оптимальных среднесуточных температур с 25-28°C при постоянных суточных температурах до 18-28°C при включении градиентных температурных условий (рис. 6).

#### Фото-термальная модель развития растений

В литературе давно обсуждается вопрос о ведущей роли в развитии растений суточного интеграла света, в частности, была выдвинута гипотеза о том, что световая энергия является решающим фактором ускорения роста и развития растений (Коняев и др., 1974). Проведенные нами пилотные эксперименты показали, что при одинаковом интеграле света короткодневные растения сои действительно, развивались с одинаковой скоростью (табл. 1). Аналогичные данные в определенном диапазоне интеграла световой энергии были получены для короткодневных растений кукурузы (Warrington, Norton, 1977).

Таблица 1.

Скорость развития пшеницы и сои при одинаковом световом интеграле на ранних этапах онтогенеза

Фотопериод, ч	Интеграл света ккал·м <sup>-2</sup> ·сут <sup>-1</sup>	Скорость развития, сут <sup>-1</sup>	
		Соя (КДР)	Пшеница (ДДР)
8	1430	0.26±0.005	0.095±0.003
16	1430	0.27±0.005	0.110±0.003

В тоже время по нашим экспериментальным данным гипотеза Коняева не подтвердилась для длиннодневных растений пшеницы (табл. 1), а также по литературным данным для нейтральных к длине дня растений огурца (Warrington, Norton, 1977). Таким образом, по одному лишь световому интегралу можно получить достаточно противоречивые выводы.

В современной литературе предлагается рассматривать соотношение световой и термальной энергии (Liu, Heins, 1997). Приняв это во внимание, мы построили фото-термальную модель развития, основанную на световом и термальном суточных интегралах:

$$\begin{aligned} \text{ИС} &= \Phi \cdot E, \\ \text{ИТ} &= \Phi \cdot \text{ТД} + (24 - \Phi) \cdot \text{ТН}, \\ \Delta &= \text{ТД} - \text{ТН}, \\ \text{СР} &= f(\text{ИС}, \text{ИТ}), \end{aligned}$$

где СР — скорость развития растения, ИС — суточный интеграл света, ИТ — суточный интеграл температур  $\Phi$  — длительность фотопериода, E — интенсивность света, ТД — температура дня, ТН — температура ночи,  $\Delta$  — суточный температурный градиент,  $\Phi$  — длительность фотопериода.

По модели построены 97%-области оптимума термальной и световой энергии скорости развития растений разных фотопериодических групп (рис. 8) и рассчитаны точки оптимума суточного светового (ИС<sub>опт</sub>) и термального (ИТ<sub>опт</sub>) интегралов, обеспечивающие максимум скорости развития растений разных фотопериодических групп (табл. 2).

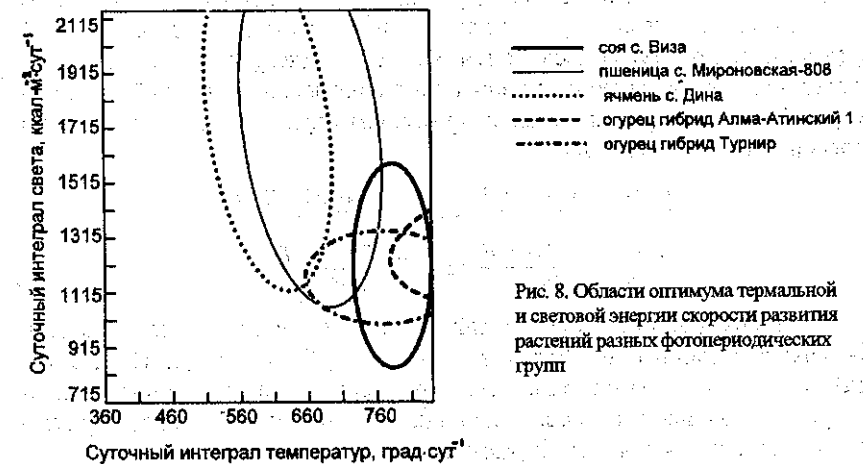


Рис. 8. Области оптимума термальной и световой энергии скорости развития растений разных фотопериодических групп

Модель позволяет рассчитать длительность фотопериода, значение среднесуточной температуры и диапазон суточных температурных градиентов, соответствующие оптимуму световой и термальной энергии.

Оптимальная среднесуточная температура и оптимальная длительность фотопериода рассчитываются по формулам (табл. 2):

$$\begin{aligned} \text{ТС}_{\text{опт}} &= \frac{\text{ИТ}_{\text{опт}}}{24} \\ \Phi_{\text{опт}} &= \frac{\text{ИС}_{\text{опт}}}{E} \end{aligned}$$

Таблица 2.

Модельные значения оптимума светового ( $IS_{opt}$ ) и температурного ( $IT_{opt}$ ) интегралов, среднесуточной температуры ( $TS_{opt}$ ) и фотопериода ( $\Phi_{opt}$ ) для растений разных фотопериодических групп

Вид	$IS_{opt}$ ккал·м <sup>2</sup> ·сут <sup>-1</sup>	$IT_{opt}$ град·сут <sup>-1</sup>	$TS_{opt}$ °С	$\Phi_{opt}$ ч
Соя (с. Виза)	1148	790	32,9	12,8
Пшеница (с. Мироновская-808)	1725	650	27,1	19,3
Ячмень (с. Дина)	1735	620	25,0	19,4
Огурец (гибрид Алма-Атинский 1)	1168	830	35,0	12,5
Огурец (гибрид Турнир)	1118	770	32,0	13,0

Диапазон суточных температурных градиентов максимума скорости развития определяется, исходя из условия, что дневные и ночные температуры не должны выходить за пределы фоновой зоны, поэтому в качестве ограничений выбраны температуры, соответствующие концу зоны холодового закаливания ( $T_{хз}$ ) и началу зоны теплового закаливания ( $T_{тз}$ ) (Дроздов и др., 1984). Если оптимальная среднесуточная температура выходит за пределы фоновой зоны, то оптимальный суточный температурный градиент равен нулю, в противном случае он определяется по построенной нами модели:

$$\frac{(IT_{opt} - 24 \cdot T_{H_{тз}}) \cdot E}{IS_{opt}} < \Delta < \frac{(IS_{opt} - 24 \cdot T_{H_{хз}}) \cdot E}{IS_{opt}}$$

$$\frac{(24 \cdot T_{D_{хз}} - IT_{opt}) \cdot E}{24 \cdot E - IS_{opt}} < \Delta < \frac{(24 \cdot T_{D_{тз}} - IT_{opt}) \cdot E}{24 \cdot E - IS_{opt}}$$

Используя данные табл. 2, а также значения границ зон холодового и теплового закаливания (Дроздов и др., 1984; Титов и др., 1982, 1984, 1987), по модели рассчитаны диапазоны оптимальных суточных температурных градиентов, обеспечивающие максимальную скорость развития исследованных растений (табл. 3).

Таблица 3.

Рассчитанные по фото-термальной модели развития диапазоны оптимальных суточных температурных градиентов

Вид	Суточный температурный градиент ( $\Delta$ ), °С
Соя (с. Виза)	$\Delta = 0$
Пшеница (с. Мироновская-808)	$-5.4 < \Delta < 6.3$
Ячмень (с. Дина)	$-2.0 < \Delta < 2.0$
Огурец (гибрид Алма-Атинский 1)	$\Delta = 0$
Огурец (гибрид Турнир)	$\Delta = 0$

Таким образом, как показали модельные расчеты, максимум скорости развития растений сои и огурца отмечается при постоянной температуре, а для пшеницы и ячменя возможно варьирование температуры в суточном цикле.

Влияние суточных температурных градиентов на биологическую продуктивность растений

Как показали эксперименты (табл. 4), в исследованном диапазоне температур короткодневные растения сои независимо от длительности фотопериода накапливают одинаковое количество сухой массы, в то время как сухая масса длиннодневных растений ячменя и пшеницы по мере удлинения фотопериода от 8 до 16 ч в широком диапазоне переменных суточных температур увеличивается почти в 2 раза. Дальнейшее увеличение длительности фотопериода до круглосуточного освещения не приводит к большему увеличению сухой массы у длиннодневных растений, что согласуется с данными литературы (Максимов, 1955; Клепшин, 1959; Гуляев и др., 1982).

Таблица 4.

Диапазон накопления сухой массы (мг) растений различных фотопериодических групп при варьировании температуры от 15 до 35°С в условиях разных фотопериодов

Вид	Фотопериод			
	8 ч	12 ч	16 ч	24 ч
Соя (с. Виза)	153-190	144-188	156-203	156-212
Пшеница (с. Мироновская-808)	26-46	34-59	43-68	42-60
Ячмень (с. Дина)	27-64	34-78	54-97	44-87
Огурец (гибрид Турнир)	32-80	41-65	73-125	52-70
Огурец (гибрид Алма-Атинский 1)	27-62	33-70	74-123	57-80

Из работ В.С. Цыбулько (1978, 1997) и К. Солхауга (Solhaug, 1991) известно о существовании физиологических различий по типу метаболизма и времени оттока ассимилятов в суточном цикле между короткодневными и длиннодневными растениями. Полученные в настоящем феноменологическом исследовании результаты позволяют высказать гипотезу о том, что процессы накопления органического вещества у короткодневных растений происходят в течение 8 ч, у длиннодневных — в течение 16 ч и предположить возможную связь этого факта с работой биологических часов и определенным лимитом их осциллятора (Бюннинг, 1961; Kondo, 1999).

Сравнительный анализ действия постоянных и градиентных суточных температур на накопление сухой массы показал, что на ранних этапах онтогенеза длиннодневные растения пшеницы и ячменя имеют наибольшую биомассу при выращивании в условиях нулевого температурного градиента независимо от длительности фотопериода, а для накопления максимума сухой массы короткодневных растений сои при неблагоприятном длинном фотопериоде требуются градиентные температурные режимы (рис. 9).

Это может свидетельствовать о регуляторной функции суточного градиента температур у короткодневных видов, что согласуется с выдвигаемыми В.В. Скрипчинским (1975) представлениями относительно путей миграций короткодневных растений. По-видимому, суточный температурный градиент способствовал не только, как предполагает В.В. Скрипчинский, формированию у короткодневных растений длиннодневной реакции по цветению, но и способствовал стимулированию накопления их сухой биомассы. Конечно, эта проблема нуждается в самостоятельной разработке и в настоящей работе выдвигается лишь в качестве гипотезы.

#### РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ НА КРАТКОВРЕМЕННЫЕ ЕЖЕСУТОЧНЫЕ СНИЖЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ

Воздействию кратковременных снижений температуры в суточном цикле, являющихся частным случаем проявления феномена суточного термопериодизма, подвергаются как растения, произрастающие в естественной природной среде, так и в условиях защищенного грунта, где понижения температуры создаются искусственно.

В настоящее время большое внимание уделяется изучению термоморфогенетического эффекта, связанного с влиянием на морфогенез растений ежесуточно повторяемых кратковременных снижений температуры, осуществляемых, как правило, до субоптимальных значений (Mortensen, Мое, 1992; Мое, Heins, 2000). Однако наряду с воздействием на морфогенетические показатели, определяющие габитус растения, кратковременные снижения температуры в суточном цикле оказывают влияние и на другие характеристики их роста, в частности, на биологическую продуктивность. Этой важной проблеме в современной литературе уделено незаслуженно мало внимания, имеются лишь единичные, достаточно противоречивые данные (Ueber, Hendriks, 1992; Bakken, Мое, 1995).

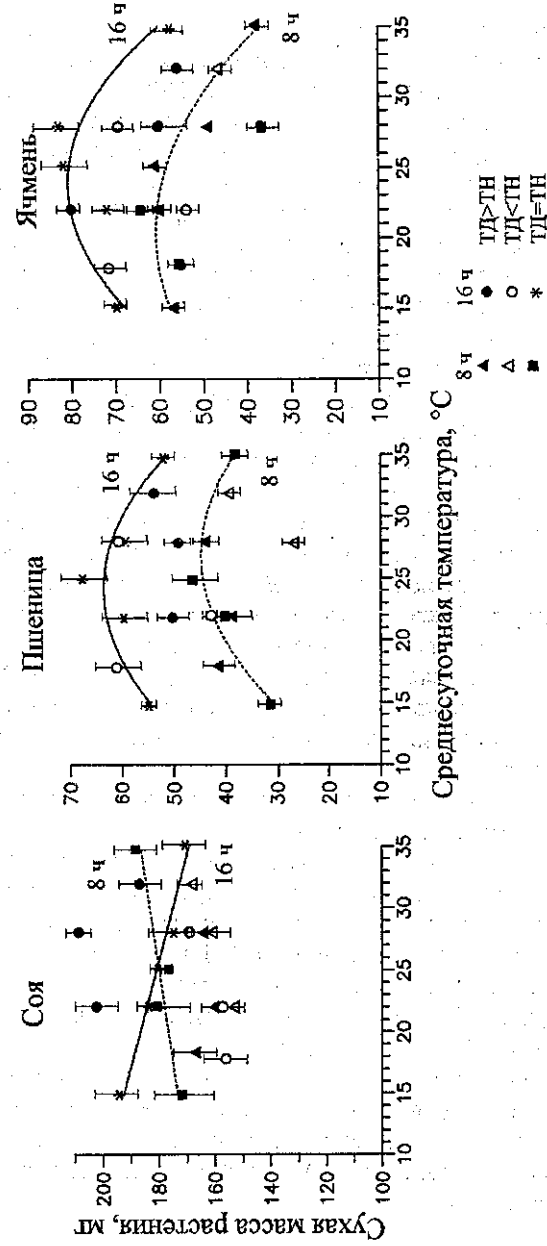


Рис. 9. Влияние суточных температурных градиентов на накопление сухой массы у короткодневных растений сои и длиннодневных растений ячменя и пшеницы

Как известно, воздействие температурой из области закалывающих (субоптимальных) значений приводит к изменению устойчивости растений (Александров, 1975; Дроздов и др., 1977, 1984; Кислюк, 1985; Levitt, 1975; и др.). Положительное влияние чередования закалывающих и фоновых температур в практике искусственного повышения холодоустойчивости теплолюбивых культур было показано ранее в ряде исследований (Шутов, Беляев, 1955; Дроздов и др., 1984). Последствие кратковременных отклонений температуры до ее закалывающих значений приводило к усилению фотосинтеза растений относительно исходного, до закалочного уровня (Курец, 1990). Максимальная стимуляция отмечалась в последствии ночных температур продолжительностью не менее 3 ч от начала фотопериода (Дроздов, Курец, 1999). Однако в доступной литературе нам не удалось найти одновременно полученных данных, в которых бы отмечались функциональные связи между кратковременными ежесуточными снижениями температуры и показателями биологической продуктивности, устойчивости и морфогенеза растений.

С учетом этого обстоятельства нами проведено специальное системное исследование влияния кратковременных ежесуточных снижений температуры на накопление сухой массы, морфогенетические показатели и холодоустойчивость растений огурца. Кратковременные снижения температуры не влияли на скорость развития растений, что неоднократно ранее отмечалось в литературе (Ueber, Hendriks, 1992; Grindal, Мое, 1995). Во всех вариантах опыта после 6-ти суток низкотемпературных обработок растения огурца достигли завершения ювенильного возрастного состояния.

Эксперименты показали, что реакция растений огурца на кратковременные ежесуточные снижения ночной температуры определяется исследуемым показателем и зависит от дозы действующего фактора (рис. 10). Во всех вариантах опыта получен одинаковый морфогенетический эффект — уменьшение линейных размеров растения (рис. 10), что согласуется с данными литературы (Grimstad, 1993; Мое, Heins, 2000).

Направленность изменения биомассы имеет выраженный фазовый характер (рис. 10). Так, ее ингибирование при малых дозах температурного фактора (2-3 ч) сменяется при увеличении длительности воздействия до 4-6 ч либо возвратом на уровень, соответствующий контролю (начало и середина ночи), либо стимуляцией этого процесса (конец ночи). Увеличение длительности действия низкой температуры до 12 ч (на весь ночной период суток) приводит к значительному снижению накопления сухой массы.

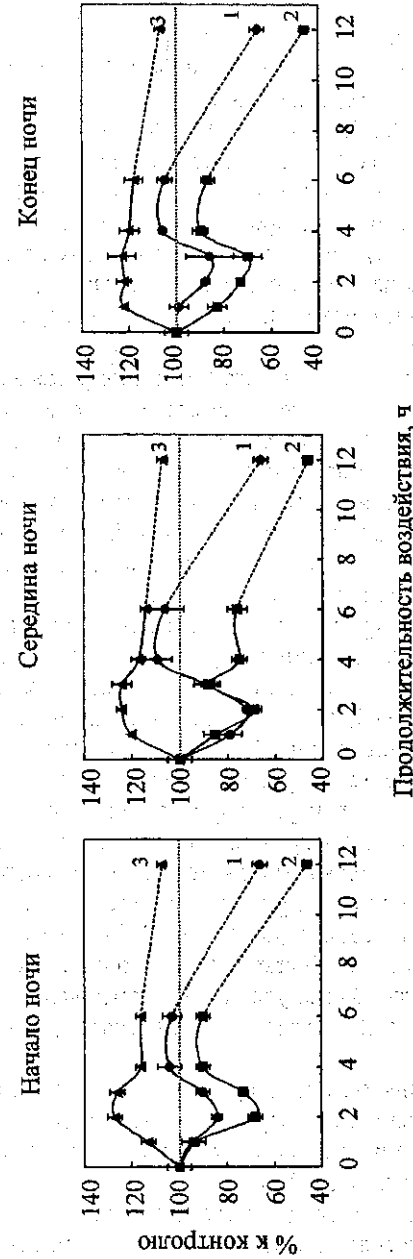


Рис. 10. Влияние продолжительности снижения температуры (с 20 до 12°C) в разные периоды ночи на сухую массу (1), длину черешка (2) и прирост холодоустойчивости растений огурца (3).

Контроль, принятый за 100%, соответствует для сухой массы 15.1 мг, длины черешка 15.1 мм, прироста устойчивости -11.6°C.

Такой характер реакции относится к трехфазному, или «парадоксальному» типу ответа организма на увеличение дозы фактора (Александров, 1985). Подобного рода феномены ранее были изучены на клеточном уровне (Веселовский и др., 1993; Прохоцкая и др., 2000), но впервые выявлены для целого растительного организма. Наблюдаемая нами фазность ответа позволяет объяснить противоречивость литературных данных: в зависимости от продолжительности кратковременного снижения температуры в суточном цикле можно получить как стимуляцию, так и ингибирование процесса, что, в частности, и отмечается в литературе по накоплению биомассы (Moe et al., 1992; Ueber, Hendriks, 1992; Vakken, Moe, 1995).

Сопоставление данных по морфогенетическому показателю и биомассе с изменением устойчивости показало их сложную взаимосвязь. Оказалось, что уменьшение линейных размеров и снижение накопления сухой массы растений сопровождается резким увеличением их холодоустойчивости. Последующее возрастание биомассы совпадает с некоторым снижением уровня устойчивости, и в третьей фазе биомасса, линейные размеры и значения устойчивости одновременно понижаются. Однако даже при 12-часовом низкотемпературном воздействии холодоустойчивость остается на уровне, превышающем контроль. Из литературы хорошо известно, что увеличение устойчивости растений требует больших энергетических и метаболических затрат (Семихатова, 1974; Трунова, 1979; Петров, 1984; Хохлова, 1984; Levitt, 1972; Larcher, 1995). По-видимому, для растений огурца 2-3-часовые ежесуточные снижения температуры до закалывающего уровня являются достаточно сильным воздействием, что приводит к перераспределению энергии и метаболитов в связи с необходимостью формирования достаточно высокого уровня устойчивости, что и может вызывать снижение накопления биомассы. Эти физиологические процессы приводят к переходу растения в новое состояние. При увеличении дозы фактора до 4-6 ч достигнутый уровень устойчивости сохраняется и обеспечивает накопление биомассы даже выше контроля. При дальнейшем увеличении длительности низкотемпературного воздействия до 12 ч отмечается снижение устойчивости и накопления биомассы.

Нами экспериментально показано, что прирост холодоустойчивости растений огурца под влиянием ежесуточных кратковременных снижений температуры почти в два раза превышает его значения при непрерывном в суточном цикле действии низкой температуры (рис. 11).

Исследования эффекта последействия позволили установить, что после непрерывных (24-часовых) ежесуточных низкотемпературных воз-

действий прирост устойчивости уменьшается уже в первые сутки (рис. 11), и к концу четвертых суток выходит на уровень, соответствующий контролю, что согласуется с данными литературы (Drozdov et al., 1984). В последствии ежесуточных кратковременных снижений температуры устойчивость длительное время сохраняется на высоком уровне и только на 8-е сутки в последствии 6-часового снижения начинает снижаться, но ее уровень и на 15-е сутки в последствии 2-часового снижения продолжает оставаться выше контроля.

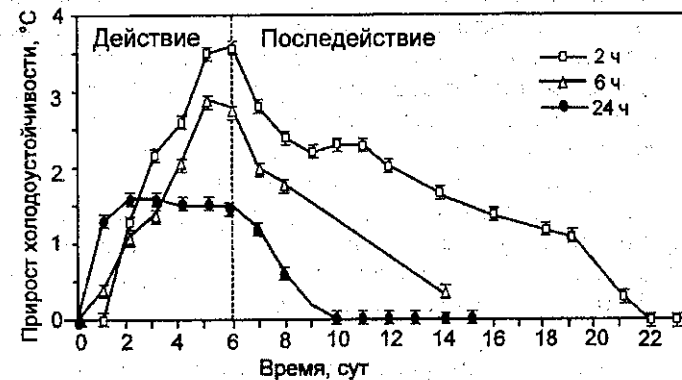


Рис. 11. Динамика прироста холодоустойчивости растений огурца при кратковременном и непрерывном ежесуточных снижениях температуры

Полученный нами экспериментально факт более высоких и длительно сохраняемых в последствии значений холодоустойчивости при кратковременных ежесуточных снижениях температуры по сравнению с непрерывным действием низкой температуры заслуживает отдельного внимания. Данный феномен косвенно отмечался в литературе ранее (Альтергот, 1981), но пока не получил достаточного объяснения. Мы предполагаем, что он может быть связан либо с синтезом различных стресс-белков, либо с изменениями в соотношении процессов участвующих в формировании устойчивости в этих двух экспериментальных ситуациях. Так, из работ по устойчивости известно, что в ответную реакцию растения на действие низкой температуры включены процессы деструктивных нарушений и репарации (Александров, 1963), соотношение между которыми и формирует ответную реакцию организма. По-видимому, в варианте с кратковременным снижением температуры в суточном цикле возрастает значение репараторной составляющей процесса адаптации, что и приводит к различным количественным результатам. Кроме того, известно, что рост устойчивости в ответ на стрессовое

воздействие обусловлен биосинтезом стрессовых белков и накоплением стрессовых мРНК, сохраняющихся в тканях и клетках растений после возвращения температуры к оптимальным значениям. (Key et al., 1981; Baszczynski et al., 1982; Cooper, Ho, 1983; Титов и др., 1992), что также может служить одним из возможных объяснений повышенного уровня холодоустойчивости, как в действии, так и в последствии. В целом, эта проблема требует проведения специальных исследований.

Полученные результаты, выявившие фазность в ответе растительного организма, дают нам основание предполагать, что в термоморфогенетический ответ растительного организма на действие кратковременных ежесуточных снижений температуры включен эффект закалки. Использование переменных суточных температурных условий позволило показать, что растение в закаленном состоянии может продолжать и даже ускорять ростовые процессы. Однако это состояние достигается лишь в определенных условиях окружающей среды. Выявление этих условий может обеспечить большую перспективу использования современного приема кратковременного снижения температуры в суточном цикле в условиях защищенного грунта и, кроме того, понять пути адаптации растений к неблагоприятным условиям среды.

#### Моделирование влияния кратковременных ежесуточных снижений температуры на рост и устойчивость растений

В связи с существованием у растений состояния повышенной продуктивности и устойчивости в результате ежесуточно повторяемых кратковременных снижений температуры встает вопрос об определении соответствующих этому состоянию параметров снижения температуры (длительности и времени снижения в суточном цикле). С этой целью по полученным экспериментальным данным были рассчитаны значения коэффициентов регрессионных моделей зависимости прироста холодоустойчивости (в интервале снижения температуры от 0 до 6 ч) и накопления сухой массы (в интервале снижения температуры от 3 до 12 ч) от продолжительности низкотемпературного воздействия и времени его применения в ночной период суток:

$$ХУ = 12,18 + 1,1 \cdot \Pi + 0,31 \cdot В - 0,148 \cdot \Pi^2 - 0,017 \cdot В^2 - 0,045 \cdot \Pi \cdot В, R^2 = 0,65, S.E. = 0,51$$

$$СМ = 35,10 + 9,76 \cdot \Pi + 0,578 \cdot В - 0,77 \cdot \Pi^2 - 0,105 \cdot В^2 + 0,06145 \cdot \Pi \cdot В, R^2 = 0,70, S.E. = 4,59,$$

где ХУ — холодоустойчивость, °С; СМ — сухая масса растения, мг;  $\Pi$  — продолжительность снижения температуры в суточном цикле, ч; В — время снижения в ночной период суток (от начала ночи), ч.

Анализ рассчитанных по моделям областей оптимума показал (рис. 12), что холодоустойчивость растений огурца достигает своего максимума при снижении температуры на 3 ч в середине ночи (через 5 ч после начала темного периода суток), а максимум накопления сухой массы, по расчетным данным, наблюдается при снижении температуры на 7 ч в конце ночи (через 5 ч после начала темного периода суток).

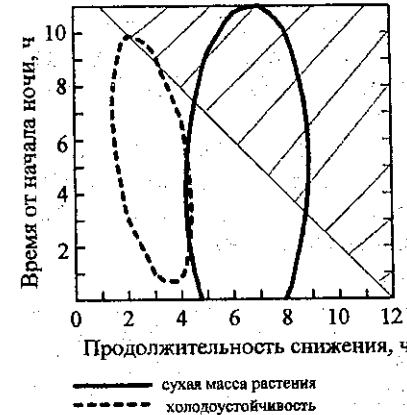


Рис. 12. Области оптимальных значений параметров кратковременных ежесуточных снижений температуры накопления сухой массы и холодоустойчивости растений огурца. Заштрихованная область не существует физически.

Область оптимальных значений параметров кратковременного снижения температуры для накопления сухой массы включает снижение температуры на 5-8 ч, а для холодоустойчивости на 2-4 ч в любой период ночи. Пересечение этих областей дает значения оптимальной продолжительности низкотемпературного воздействия (4,5 ч) и оптимального времени снижения в ночной период суток (через 2-5 ч после начала ночи) для перехода растений огурца в состояние высокой продуктивности и повышенной устойчивости.

#### ПРАКТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПРОБЛЕМЫ СУТОЧНОГО ТЕРМОПЕРИОДИЗМА У РАСТЕНИЙ

Изучение влияния суточного термопериода наряду с другими факторами среды на рост и развитие растений служит основой для разработки новых современных технологий выращивания растений в условиях защищенного грунта (Ермаков, 1987; Мое, Heins, 2000). Проблема суточного термопериодизма у растений является многофакторной, многопараметрической и требует для решения современных методов многомерного анализа, эффективно, но редко используемых в физиологии растений (Дятлова и др., 1990; Быков и др., 1993; Pehu et al., 1987). Представ-



ленные в настоящей работе новые подходы, могут быть применены как при анализе экспериментальных данных по влиянию суточного термопериода на рост и развитие растений, так и с целью управления климатом в условиях защищенного грунта.

### Метод оптимизации качества растений

Управление температурой в суточном цикле при выращивании растений является одним из современных экологически чистых подходов, широко используемых в современном растениеводстве (Erwin et al., 1991; Ihlebek et al., 1995; Myster, Moe, 1995).

Оценка хозяйственного качества растений, проводимая, как правило, по различным показателям, число которых может быть достаточно велико, представляет собой сложную многомерную задачу. С учетом этого обстоятельства нами предлагается новый количественный способ оценки качества растений по набору показателей.

Для каждого показателя по регрессионным уравнениям рассчитывают и графически строят области температурных оптимумов, пересечение которых включает температурные условия дня и ночи, обеспечивающие наилучшее качество растений. Метод был применен для анализа собственных и литературных (Grimstad, Frimanslund, 1993; Si, Heins, 1996) экспериментальных данных.

В наших опытах растениями высокого качества считаются те, которые накапливают наибольшую биомассу за наиболее короткое время. По моделям получено, что максимум накопления сухой массы (в пределах 95% от максимума) (рис. 13, обл. 1) ювенильными растениями огурца накапливается за 8 сут (обл. 4) при дневных температурах 16-19°C и ночных 17-21°C (обл. 5).

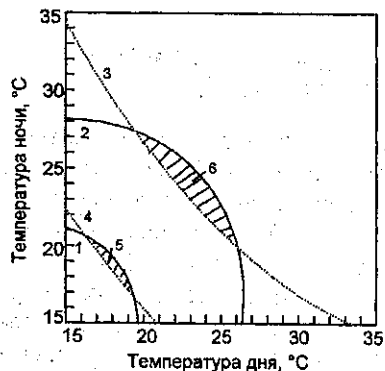


Рис. 13. Области оптимальных дневных и ночных температур накопления сухой массы и продолжительности ювенильного возрастного состояния растений огурца  
1 — сухая масса растения (в пределах 95% от максимума);  
2 — сухая масса растения (в пределах 80% от максимума);  
3 — продолжительность развития = 6 сут;  
4 — продолжительность развития = 8 сут;  
5 — пересечение областей 1 и 4;  
6 — пересечение областей 2 и 3.

Альтернативой может служить получение растений с несколько меньшей сухой массой (в пределах 80% от максимума) (обл. 2), но за более короткое время (6 сут) (обл. 3) при выращивании в условиях дневных температур 20-26°C и ночных 21-28°C (обл. 6). Задачу оптимизации можно усложнить, задавая экономические параметры получения продукции.

Предложенный новый методический подход к количественной оценке влияния суточных термопериодов на качество растений позволяет определять температурные режимы выращивания с целью получения растений заданного качества к установленному сроку.

### Метод оценки влияния суточных термопериодов на рост и развитие растений

Наряду с проблемой управления с помощью температурного фактора качеством растений перед исследователями встает вопрос об анализе получаемых экспериментальных данных по влиянию суточных термопериодов на рост и развитие растений. Нами предложен новый метод, основанный на анализе положения температурных изоплант — изолиний физической величины, отображающих ее как функцию двух переменных, — в пространстве дневных и ночных температур, который позволяет оценить и сравнить влияние дневной, ночной, среднесуточной температур и градиента на рост растений. Степень влияния каждого параметра суточного термопериода оценивается по числу изолиний, которые пересекают прямые, соответствующие дневной, ночной, среднесуточной температурам или температурному градиенту (рис. 14).

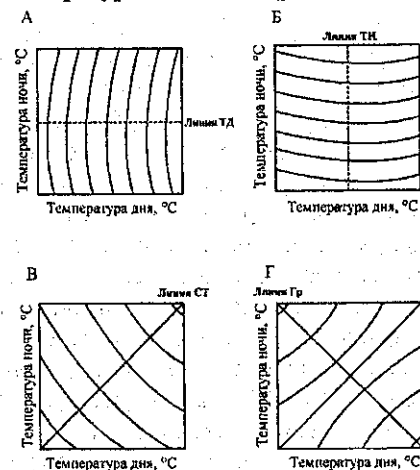


Рис. 14. Схема расположения изоплант, построенных по регрессионному уравнению, в пространстве дневных и ночных температур:  
ТД — температура дня,  
ТН — температура ночи,  
Гр — градиент температур,  
СТ — среднесуточная температура

Например, если большее количество изолиний пересекают линия дневной температуры (ДТ-линия) (рис. 14А), или линия ночной температуры (НТ-линия) (рис. 14Б), то исследуемый параметр роста в большей степени зависит в первом случае от дневной, во втором — от ночной температуры. Аналогично оценивается влияние среднесуточной температуры (рис. 14В) и температурного градиента (рис. 14Д).

Метод апробирован на собственных экспериментальных данных для растений огурца и литературных данных для огурца (Grimstad, Frimanslund, 1993), лилии (Erwin et al., 1989), петунии (Kaczperski et al., 1991) и перца (Si, Heins, 1996).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В природных условиях, когда перепады температур в суточном цикле достигают десятки градусов, и температура выходит за пределы оптимальной, растения выживают и оставляют потомство. Проблема адаптации растений к условиям суточного термопериода на протяжении многих лет интенсивно изучается, но, несмотря на значительные усилия со стороны исследователей, она все еще далека от окончательного решения.

Полученные в настоящей работе экспериментальные материалы и развиваемая концепция о существовании у растений системы ответных онтогенетических реакций на действие переменной суточной температуры, способствующих не только выживанию, но и успешному прохождению онтогенеза, расширяют и углубляют современные представления о роли суточных температурных градиентов в адаптации и эволюции растений.

Несмотря на существование суточной природной ритмики температуры и выдвинутую Ф. Вентом гипотезу об универсальности свойства термопериодичности в мире растений (Went, 1944), этот феномен длительное время широко оспаривался в литературе (Dale, 1964; Валленсик, 1961; и др.). Проведенные нами исследования экспериментально показали, что суточная термопериодичность — универсальное свойство растительных организмов, что экспериментально подтверждается включением в области оптимума различных процессов градиентных суточных температур, но характер его выраженности зависит от различных факторов, может изменяться в онтогенезе и на его проявление оказывают влияние другие факторы среды. Большие методические и методологические затруднения вызывает оценка термопериодичности целого растения. Мы склоняемся к представлениям Б.С. Мошкова (1987), развиваемым им по оценке актиноритмизма, что для сравнительного исследования целесообразно использовать отдельные тестирующие показатели, либо прово-

дить оценку суточной термопериодичности целого растительного организма по анализу положения интегральной для различных процессов роста и развития области оптимума в пространстве суточных температур (Марковская, 1992).

Другим важнейшим аспектом нашей работы явилось изучение влияния суточных термопериодов на скорость развития растений. Использование в наших экспериментах градиентных температур значительно расширило диапазон исследуемых условий и приблизило его к естественным. Исследование реакции растения в широком диапазоне температурных условий, а так же, частично, данные, полученные на животных (Медников, 1977; Детлаф, 1987), показали, что, по-видимому, общий характер температурной кривой развития следует считать все-таки параболическим, а не экспоненциальным.

Вопрос о стимуляции развития растений градиентными температурами единично поднимался в литературе. Однако отмечался неоднозначный эффект, данные были противоречивыми (Мальшев, 1952; Yin et al., 1996). В настоящей работе при использовании системного подхода на растениях разных фотопериодических групп удалось показать, что градиентные суточные режимы ускоряют развитие только при среднесуточных температурах ниже оптимума и их стимулирующее действие отсутствует в области среднесуточных температур выше оптимальных. По-видимому, этот феномен может быть связан именно с градиентом температур: со стимуляцией синтетических процессов в последствии температур ниже или выше оптимума (Курец, 1990) или ускорением процессов прохождения онтогенеза, возможно, старением (Батыгин, 1986). Полученный результат даже на феноменологическом уровне его констатации может помочь в понимании поведения отдельных видов, произрастающих на Севере, а так же при разработке режимов выращивания в условиях защищенного грунта. Ранее он многократно отмечался для животных (Галковская, Суценя, 1978; Заар и др., 1989) и подтверждается единичными литературными данными для растений (Мальшев, 1952).

Исследование феномена суточного термопериодизма у растений неразрывно связано с проблемой фотопериодизма. В изучении биологической природы фотопериодизма исторически сложилось два направления: метаболическое и фоторегуляторное (Цыбулько, 1978), которые в настоящее время интегрируются (Одуманова-Дунаева, 1987). Наши данные поддерживают представление о значимой физиологической разнокачественности растений разных фотопериодических групп и существенном вкладе трофической компоненты в реакции растений на фотопериод. В частности, температура оказывает различное действие на накопление

сухой массы у растений разных фотопериодических групп. Так, градиентные температурные режимы способствуют увеличению накопления биомассы у короткодневных растений в неблагоприятных фотопериодических условиях длинного дня. Этот результат представляет интерес с точки зрения эволюции феномена фотопериодизма. У типично короткодневного растения сои, по-видимому, существует положительная реакция на градиентные температурные условия, в которые включены температуры из зон холодного и теплового закалывания. Нами экспериментально показано, что длиннодневные растения пшеницы увеличивают накопление сухой массы с удлинением фотопериода во всем исследованном диапазоне температур, в то время как у сои отмечен факт постоянства биомассы в условиях разных фотопериодов, что может свидетельствовать о строгом временном контроле продолжительности фотопериода у короткодневных растений. Полученные данные показывают разное участие температурного фактора в ростовых реакциях растений различных фотопериодических групп.

Одной из составляющих суточного термопериода и частным случаем феномена термопериодизма у растений является их реакция на действие кратковременных ежесуточных снижений температуры. Значительные усилия со стороны исследователей длительное время были направлены на изучение влияния кратковременных низкотемпературных воздействий, чаще всего заморозков, на отдельные физиологические процессы растений — составляющие  $\text{CO}_2$ -газообмена, холодоустойчивость, ростовые процессы (Александров, 1975; Дроздов и др., 1977, 1984; Кислюк, 1985; Курец, 1990; Levitt, 1975) и низких положительных температур на морфогенетические реакции растений (Мое, Heins, 2000). В настоящей работе предпринята попытка комплексного исследования реакции растений — биологической продуктивности, устойчивости и морфогенетических показателей — на действие кратковременных ежесуточных низкотемпературных воздействий. Наряду с хорошо известным феноменом снижения продуктивности и повышения устойчивости, который неоднократно отмечался в литературе (Туманов, 1979; Трунова и др., 1988; Родченко, 1988), мы получили результат единично встречаемый результат: высокая устойчивость в сочетании с высокой продуктивностью (Удовенко, Гончарова, 1982; Жученко, 1988). Оказалось, что определенные сочетания температуры и времени (доза-фактор) могут привести растение, как систему, в это состояние. В.Я. Александров уделял достаточно большое внимание так называемым «трехфазным кривым», а московские биофизики (Веселовский и др., 1993) сделали обзор по этому типу зависимостей пришли к заключению о различных устойчивых со-

стояниях, в которых может находиться организм в зависимости от внешних факторов. Фиксируемое нами состояние они интерпретируют как новое состояние активного функционирования в измененных условиях, и как мы считаем, полученные в наших экспериментах данные согласуются с представлениями этих исследователей.

Особого внимания заслуживает факт, что достигаемый уровень устойчивости после ежесуточно повторяемых кратковременных снижений температуры значительно превышает ее уровень по сравнению с непрерывным действием низкой температуры, и этот эффект сохраняется в последствии более длительное время. По-видимому, это одна из адаптивных реакций, поскольку быстро формирующийся и поддерживающийся высокий уровень устойчивости позволяет растению нормально функционировать при кратковременно повторяющихся неблагоприятных воздействиях. Так, кратковременные ежесуточно повторяемые падения температуры достаточно часто встречаются в весенний и осенний периоды в различных климатических зонах и в течение всей вегетации в районах Крайнего Севера. Тот факт, что это — адаптивная реакция растения, позволило использовать ее и в современных технологиях выращивания растений в условиях защищенного грунта. Как писал А.С. Мончадский (1949), способность организмов отвечать изменениями течения жизненных процессов на меняющиеся термические воздействия имеет величайшее биологическое значение, а суточный температурный градиент является важнейшим фактором формирования физиологического гомеостаза. Повышение холодоустойчивости растений в результате действия кратковременного снижения температуры в суточном цикле, экспериментально доказанное в наших экспериментах, можно рассматривать как элемент гомеостаза, который способствует выживанию растений в условиях, например, раннеутренних снижений температуры. При константных температурах физиологический гомеостаз теряет всяческий смысл и в природных условиях естественному отбору, вызываемому колебаниями температуры, как считает Б.П. Ушаков (1982), противостоит заметное повышение устойчивости, которое и снижает интенсивность выпадения особей.

Таким образом, переменные суточные температуры могут вызывать у растений различные формы адаптивных реакций, такие как 1) стимуляцию физиологических процессов, выражающуюся в наших экспериментах в ускорении суточными температурными градиентами развития растений, в увеличении накопления сухой массы у короткодневных растений в условиях неблагоприятного для них длинного фотопериода, 2) стабилизацию или торможение физиологических реакций,

показанную нами по стабильности продолжительности возрастных состояний в области высоких среднесуточных температур и снижению накопления сухой массы у длиннодневных растений, 3) расширение границ температурного оптимума, отмеченное нами по скорости развития у длиннодневных растений в условиях короткого фотопериода, 4) переход растения в качественно иное состояние — повышенной биологической продуктивности и высокой устойчивости, как это было экспериментально показано в опытах по кратковременным ежесуточным снижениям температуры.

В работах по влиянию переменных суточных температур на развитие животных были сформулированы основные представления о закономерных реакциях, которые вошли в понятие «правило фундаментальной роли переменных температур» (Заар и др., 1989). Согласно ему, воздействия переменных суточных температур на эктотермные организмы сводится к адаптивным стимулирующим, стабилизирующим или тормозящим физиологическим реакциям, генетически обусловленным особенностями вида и зависящими от суточных температурных градиентов. Полученные нами данные свидетельствуют о том, что эти реакции имеют место и у растительных организмов, что позволяет говорить об общебиологических закономерностях, лежащих в основе реакций растений как представителей пойкилотермных организмов на действие переменных суточных температур и их фундаментальной роли в биологии.

Проведенное исследование позволило не только получить результаты, свидетельствующие о фундаментальной роли переменных суточных температур в онтогенетических реакциях растений, но и открывает новые перспективные направления исследований, в частности, связанные с изучением механизмов физиологических адаптаций, обеспечивающих миграцию покрытосеменных растений в высокие широты; пониманием функционирования биологических часов у растений разных фотопериодических групп, произрастающих в разных климатических зонах; выявлением роли устойчивости в адаптации растений разных фотопериодических групп к климатическим условиям с экстремальными значениями температурного фактора.

Именно изучение «поведения растения в нестабильной среде станет центральной проблемой экологической физиологии растений XXI века» (Мокроносов, 2000).

## ВЫВОДЫ

1. Исследование реакций целого растительного организма на действие суточных температурных градиентов показало существование системы ответных онтогенетических реакций, которые способствуют не только выживанию, но и успешному прохождению онтогенеза. Их сходство с реакциями других пойкилотермных организмов свидетельствует о фундаментальной роли переменных суточных температур в адаптации и эволюции растений.

2. Свойство суточной термопериодичности присуще всем растениям, степень его выраженности зависит от тестируемых физиологических показателей, биологических особенностей вида и может варьировать в онтогенезе.

3. В области среднесуточных температур ниже оптимальных развитие растений разных фотопериодических групп ускоряется градиентными температурными режимами, включающими закалывающие значения температур. Это ускорение развития позволяет растениям проходить онтогенез в менее благоприятных условиях при меньшей сумме температур.

4. Сухая масса длиннодневных растений с увеличением длительности фотопериода возрастает, а короткодневных значимо не меняется. Максимальные значения биомассы отмечаются у длиннодневных растений при постоянной суточной температуре на всех фотопериодах, а у короткодневных — при градиентных температурах на длинном фотопериоде. Это поддерживает гипотезу о роли суточного температурного градиента при продвижении и адаптации короткодневных растений в высоких широтах.

5. В реакцию растения на действие кратковременных ежесуточных снижений температуры, наряду с термоморфогенетическим эффектом, включается изменение холодоустойчивости, связанное с закалыванием.

6. Существуют оптимальные параметры кратковременных ежесуточных снижений температуры (длительность снижения и его время в суточном цикле), использование которых приводит одновременно к формированию растений с высокими уровнями холодоустойчивости и биологической продуктивности.

7. Установлено, что холодоустойчивость растений при использовании ежесуточных кратковременных снижений температуры существенно превышает ее уровень, достигаемый при непрерывном низкотемпературном воздействии, и более длительное время сохраняется в последствии (при возврате температур к фоновым значениям).

8. Предложены новые методические подходы к анализу экспериментальных данных по действию переменной суточной температуры на рост и развитие растений, основанные на использовании современных методов многомерного статистического анализа (кластерного, факторного, метода главных компонент, регрессионного).

9. Разработанный количественный метод оптимизации температурных условий и способ оптимизации параметров кратковременного ежесуточного снижения температуры могут быть использованы для управления качеством растений в условиях защищенного грунта.

#### Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

1. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Кучко Л.А. Оценка влияния гетерогенности исходного материала на результаты многофакторного эксперимента при изучении газообмена интактных растений // Терморезистентность и продуктивность с-х растений. Петрозаводск, 1984. С. 135-138.

2. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Харин В.Н., Курец В.К. Исследование гетерогенности растительного материала при помощи метода главных компонент (на примере огурца) // *Сельскохозяйственная биология*. 1985. № 7. С. 51-55.

3. Марковская Е.Ф., Курец В.К., Зайцева Н.В., Обшатко Л.А., Сысоева М.И. Онтогенетические аспекты становления связей растение-среда // Препринт докл. на засед. Уч. совета Ин-та биологии КФ АН СССР. Петрозаводск, 1985. 45 с.

4. Харин В.Н., Марковская Е.Ф., Сысоева М.И. Использование многомерного статистического анализа для описания динамических процессов // Тез. докл. Всес. семинара «Матем. и вычисл. методы в биологии». Пушино, 1985. С. 116.

5. Попов Э.Г., Сысоева М.И. Применение нелинейной регрессии для построения многопараметрических моделей системы «растение-среда» // Там же. С. 117.

6. Марковская Е.Ф., Курец В.К., Зайцева Н.В., Сысоева М.И., Обшатко Л.А. Онтогенетические аспекты становления связей растение-среда // Препринт докл. на засед. Уч. совета Ин-та биологии КФ АН. Петрозаводск, 1985. 45 с.

7. Сысоева М.И., Трофимова С.А., Марковская Е.Ф. Математический метод определения площади и сухого веса листьев растений огурца // Тез. докл. 7-й конференции молодых ученых биологов «Изучение, рац. использование и охрана природн. ресурсов». Рига, 1987. С. 103.

8. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Трофимова С.А., Курец В.К. Математические методы определения некоторых биометрических показателей у растений // Препринт докл. на засед. Уч. совета Ин-та биологии КФ АН СССР. Петрозаводск, 1988. 34 с.

9. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И. Определение площади и сухой массы листьев интактных растений // Влияние факторов среды и ФАВ на продуктивность и устойчивость растений. Петрозаводск, 1988. С. 129-134.

10. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Сутулова В.И., Василевская Н.В. Ведущие процессы на ранних этапах онтогенеза огурца // Физиологич. основы управления ростом и продукт. растений в регулир. условиях. АФИ, 1988. С. 124-129.

11. Сысоева М.И. Зависимость продолжительности этапов онтогенеза от температуры // Тез. докл. III Всес. конф. по физиол. растит. клетки. Петрозаводск, 1988. С. 122.

12. Марковская Е.Ф., Безденежных В.А., Сысоева М.И., Василевская Н.В. Оптимизация процессов роста и развития растений огурца в онтогенезе (методические подходы) // Препринт докл. на засед. Уч. совета Ин-та биологии КФ АН СССР. Петрозаводск, 1989. 23 с.

13. Сысоева М.И., Марковская Е.Ф. Взаимовлияние интенсивности света и температуры на рост и развитие огурца на ранних этапах онтогенеза // Тез. докл. 8-й конф. мол. ученых-биологов «Экологич. вопросы рацион. природопользования». Рига, 1989. С. 148-149.

14. Сысоева М.И. Влияние факторов внешней среды на продолжительность ранних этапов онтогенеза огурца // Тез. докл. респ. конф. мол. ученых, спец. и студ. «Актуал. проблемы биологии и рац. использование природ. ресурсов Карелии». Петрозаводск, 1989. С. 84-85.

15. Сысоева М.И. Изменение характера температурной зависимости процесса накопления сухой массы растениями огурца на ранних этапах онтогенеза // Эколого-физиологические аспекты устойчивости, роста и развития растений. Петрозаводск, 1990. С. 88-92.

16. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Безденежных В.А. Зависимость продолжительности ранних этапов онтогенеза огурца от температуры // Там же. С. 83-88.

17. Василевская Н.В., Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Сутулова В.И., Безденежных В.А. Оптимизация процессов роста и развития огурца в имматурном возрастном состоянии // Там же. С. 69-77.

18. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Василевская Н.В. Исследование характера зависимости процессов роста и развития огурца в онтогенезе от факторов среды // Тез. докл. межвуз. конф. Петрозаводск, 1990. С. 24-25.

19. Сысоева М.И., Марковская Е.Ф. Моделирование и оптимизация условий выращивания растений защищенного грунта // Тез. докл. Всесоюз. конф. мол. ученых и спец. «Проблемы окружающей среды Севера». Мурманск, 1990. С. 33.

20. Сысоева М.И., Марковская Е.Ф. Влияние суточной температуры на скорость накопления биомассы органами растений огурца в прегенеративный период // Тез. докл. республ. конф. мол. ученых, спец. и студентов. Петрозаводск, 1990. С. 98.

21. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И. Накопление массы сухого вещества в органах огурца в зависимости от суточной температуры // *Физиология и биохимия культ. раст.* 1991. Т. 23, № 3. С. 274-281.

22. Марковская Е.Ф., Василевская Н.В., Сысоева М.И. Изменение температурной зависимости дифференциации апикальной меристемы в онтогенезе индетерминантного вида // *Онтогенез*. 1991. Т. 22, № 6. С. 634-639.

23. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И. Термопериодизм у культурных растений // *Журнал общей биологии*. 1992. Т. 53, № 1. С. 108-117.

24. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Василевская Н.В., Сутулова В.И. Регуляция генеративного развития огурца // Тез. докл. II Всес. Съезда ВОФР. Москва, 1992. С. 131.

25. Сысоева М.И., Марковская Е.Ф. Динамическая модель роста и развития огурца // Влияние внешних факторов на устойчивость, рост и развитие растений. Петрозаводск, 1992. С. 137-146.

26. Сысоева М.И. Математические модели роста и развития растений // Биол. исслед. растит. и живот. систем. Петрозаводск, 1992. С. 32-38.

27. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Харькина Т.Г. Интегративные механизмы, обеспечивающие целостность растительного организма // Тез. докл. молод. конф. ботаников стран СНГ «Актуальные проблемы ботаники». Апатиты, 1993. С. 89-90.

28. Сысоева М.И., Безденежных В.А. Подходы к управлению продуктивностью растений в условиях защищенного грунта // Контроль состояния и регуляция функций биосистем на разных уровнях организации. Петрозаводск, 1993. С. 80-86.

29. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И. Исследование влияния суточного термопериода на показатели роста и развития растений огурца в онтогенезе // Адаптация, рост и развитие растений. Петрозаводск, 1994. С. 88-97.

30. Сысоева М.И. Влияние температуры на рост и развитие различных сортов огурца в рассадный период // Контроль состояния и регуляция функций биосистем. Петрозаводск, 1995. С. 21-30.

31. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Харькина Т.Г. Участие дыхания корней в поддержании функциональных взаимосвязей в системе надземных и подземных органов у огурца // Тез. докл. Межд. совещ. «Дыхание растений: физиол. и эколог. аспекты». Сыктывкар, 1995. С. 90-92.

32. Markovskaya E.F., Sysoyeva M.I., Bezdenezhnykh V. A. Thermoperiodicity of crop plants and strategies for climate control // *Journal of Agricultural Science*. 1996. V. 127. P. 425-431.

33. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И. Температурные стратегии управления ростом растений в условиях защищенного грунта // Тез. докл. Всерос. конф. с междунар. участ. «Управление продукц. процессом раст. в регулируемых условиях». С-Петербург, 1996. С. 42-44.

34. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Василевская Н.В., Харькина Т.Г. Становление растительного организма как целостной системы в онтогенезе (на примере *Cucumis sativus* L.) // Тез. докл. Юбилейной конф., 50-летие КарНЦ РАН. Петрозаводск, 1996. С. 58-60.

35. Sysoyeva M.I., Markovskaya E.F., Kharkina T.G. Optimal temperature drop for the growth and development of young cucumber plants // *Plant Growth Regulation*. 1997. V. 23. P. 135-139.

36. Сысоева М.И., Марковская Е.Ф. Применение кластерного анализа для исследования влияния суточного термопериода на показатели роста и развития растений // Тез. докл. IV Междунар. конф. «Математика, компьютер, образование». М., 1997. С. 151.

37. Sysoyeva M.I., Markovskaya E.F., Grimstad S.O. Optimization of the cucumber plants quality // *Proceeding of the Scient. Conference «Karelia and Norway: the main trends and prospects of scient. cooperation»*. Petrozavodsk, 1998. P. 17-19.

38. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И. Исследование жизнедеятельности целого растения на основе анализа показателей морфогенеза и продуктивности // Тез. докл. II(X)съезда РБО «Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI в.в.». Санкт-Петербург, 1998. Т. I. С. 201.

39. Sysoyeva M.I., Markovskaya E.F., Kharkina T.G., Sherudilo E.G. Temperature drop, dry matter accumulation and cold resistance of young cucumber plants // *Plant Growth Regulation*. 1999. V. 28. P. 89-94.

40. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Харькина Т.Г., Шерудило Е.Г. Адаптация растений к ежесуточным кратковременным снижениям температуры в ночной период // Тез. докл. Междунар. конф. «Биол. основы изучения, освоения и охраны живот. и растит. мира, почвен. покрова Вост. Фенноскандии». Петрозаводск, 1999. С. 40.

41. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Харькина Т.Г., Шерудило Е.Г. Термоморфогенетические реакции растений огурца // Тез. докл. IV съезда Общества физиол. раст. России. Москва, 1999. С. 629-630.

42. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Харькина Т.Г. Онтогенетические особенности растений с индетерминантным типом роста побега // Тез. докл. юбилейной науч. конф. КарНЦ РАН, посвящ. 275-летию РАН. Петрозаводск, 1999. С. 15-17.

43. Sysoyeva M.I., Kharkina T.G. A method for quantifying the effect of temperature treatments on plant quality // *Journal of Agricultural Science*. 2000. V. 134. P. 221-226.

44. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Харькина Т.Г., Шерудило Е.Г. Влияние кратковременного снижения ночной температуры на рост и холодостойкость растений огурца // *Физиология растений*. 2000. Т. 47, № 4. С. 511-515.

45. Сысоева М.И., Марковская Е.Ф. Термопериодизм у растений: история изучения и современное состояние // *Успехи современной биологии*. 2000. Т. 120, № 4. С. 361-370.

46. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Некрасова Т.Г. Факторы среды и распределение сухой массы по органам огурца // *Производственный процесс с/х культур*. Орел ГАУ, 2001. С. 92-96.

47. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Харькина Т.Г. Суточный фототермопериодизм растений различных фотопериодических групп // Тез. докл. междунар. конф. «Актуальные вопросы эколог. физиол. раст. в XXI веке». Сыктывкар, 2001. С. 276-277.

48. Сысоева М.И., Харькина Т.Г. Количественный метод оценки влияния температуры на хозяйственное и декоративное качество растений // Там же. С. 336-337.

49. Сысоева М.И., Е.Ф. Марковская, А.Е. Веселов, А.В. Сониная, Е.В. Дементьева. Адекватность выбора математических методов, соответствующих сложности биологических систем и постановке задач исследования // Тез. докл. Всерос. научн. школы «Математические методы в экологии». Петрозаводск, 2001. С. 334-336.

50. Сысоева М.И., Марковская Е.Ф., Харькина Т.Г. Управление качеством растений без ретардантов — перспективное направление растениеводства // Тез. докл. научной сессии Северо-Западного науч. центра Россельхозакадемии. Пушкин, 2001. С. 55-56.

51. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Шерудило Е.Г., Харьковина Т.Г. Влияние последствий ежесуточных кратковременных снижений температуры на биологическую продуктивность и устойчивость растений // Тез. докл. Междунар. науч. конф. «Биологич. ресурсы и устойчивое развитие». Пушкино, 2001. С. 150-151.

52. Сысоева М.И., Марковская Е.Ф., Шерудило Е.Г. Температурная регуляция роста, устойчивости и морфогенеза растений // Тез. докл. II Междунар. научн. конф. «Регуляция роста, развития и продуктивности растений». Минск, 2001. С. 197-198.

53. Sherudilo E.G., Markovskaya E.F., Sysoyeva M.I. Effects of constant and short-term diurnal low temperature drop on plant resistance // Plant under environmental stress: Intern. Symp. Moscow, 2001. P. 264-265.

54. Сысоева М.И., Марковская Е.Ф., Харьковина Т.Г. Реакция растений разных фотопериодических групп на температуру и фотопериод // Тез. докл. Междунар. конфер. и выездной сессии ООБ РАН «Проблемы сохранения биоразнообразия в наземных и морских экосистемах Севера», Апатиты, 2001. С. 95.

55. Сысоева М.И., Марковская Е.Ф. Температурная регуляция скорости развития растений огурца в онтогенезе // Вестник Башкирского университета. Спец. выпуск материалов годичного собрания ВОФР. 2001. № 2 (1). С. 164-165.

56. Сысоева М.И., Марковская Е.Ф., Некрасова Т.Г. Современное состояние проблемы воздействия кратковременного снижения температуры на рост растений // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121, № 2. С. 172-179.

57. Сысоева М.И., Марковская Е.Ф., Харьковина Т.Г. Современные подходы к выращиванию растений в условиях защищенного грунта (обзор) // Сельскохозяйственная биология. 2001. № 3. С. 96-98.

58. Sysoyeva M.I., Kharkina T.G., Markovskaya E.F. A new approach to the analysis of the effects of day and night temperatures on plant growth and morphogenesis // Biotronics. 2001. V. 30. P. 93-102.

59. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Харьковина Т.Г. Скорость развития проростков растений разных фотопериодических групп (сои, пшеницы и огурца в условиях различных термо- фотопериодов // Физиология и биохимия культурных растений. 2002. Т. 34, № 4. С. 311-316.

60. Markovskaya E.F., Sherudilo E.G., Sysoyeva M.I. Influence of long-term and short-term temperature drops on plant resistance // Proceed. XXVI Intern. Horticultural Congress «Horticulture: art and science for life» (Toronto, Canada, 11-17 August 2002). Toronto, 2002. P. 150.

61. Sysoyeva M.I., Markovskaya E.F., Kharkina T.G. Temperature control of the rate of development in short-day and long-day plants during vegetative stage of ontogenesis // Proceed. XXVI Intern. Horticultural Congress «Horticulture: art and science for life» (Toronto, Canada, 11-17 August 2002). Toronto, 2002. P. 483.

62. Марковская Е.Ф., Шерудило Е.Г., Сысоева М.И. Действие и последствие ежесуточного кратковременного снижения температуры на холодоустойчивость растений // Тез. докл. науч. конф., посвящ. 10-летию РФФИ (1-3 октября 2002 г.). Петрозаводск, 2002. С. 35.

Изд. лиц. № 00041 от 30.08.99. Подписано в печать 25.12.02. Формат 60×84<sup>1/16</sup>.  
Бумага офсетная UNION PRINT S. Гарнитура «Times». Печать офсетная.  
Уч.-изд. л. 2,8. Усл. печ. л. 2,6. Тираж 100 экз. Изд. № 10. Заказ № 322

Карельский научный центр РАН  
Редакционно-издательский отдел  
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50