

На правах рукописи



**ШИБАЕВА  
ТАТЬЯНА ГЕННАДИЕВНА**

**РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ НА КРАТКОВРЕМЕННЫЕ ЕЖЕСУТОЧНЫЕ  
ПОНИЖЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ: ФЕНОМЕНОЛОГИЯ И  
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ**

03.01.05 – «Физиология и биохимия растений»

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2019

Работа выполнена в Институте биологии – обособленном подразделении Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук»

**Научный консультант** доктор биологических наук,  
член-корреспондент РАН,  
ТИТОВ Александр Федорович

**Официальные оппоненты:** ИВАНОВ Виктор Борисович,  
доктор биологических наук, профессор,  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева  
Российской академии наук, ведущий научный сотрудник

КОСОБРЮХОВ Анатолий Александрович,  
доктор биологических наук,  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт фундаментальных проблем биологии Российской  
академии наук, руководитель группы

ТАРАКАНОВ Иван Германович,  
доктор биологических наук, профессор,  
Федеральное государственное бюджетное образовательное  
учреждение высшего образования «Российский государственный аграрный университет – МСХА  
им. К.А. Тимирязева», заведующий кафедрой

**Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской  
академии наук

Защита состоится 6 июня 2019 г. в 14.00 на заседании диссертационного совета Д 002.211.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2.

Тел. (812)372-54-42, факс (812)372-54-43, dissovet.d00221102@binran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук.

Автореферат разослан «    » марта 2019 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета

доктор биологических наук



Лянгузова Ирина Владимировна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** Температура является одним из ведущих факторов внешней среды, который оказывает многостороннее влияние на все живые организмы (Одум, 1986). Растения, как прикрепленные к субстрату организмы и лишенные возможности активно перемещаться в пространстве, испытывают наиболее выраженную зависимость от температурных условий (Лархер, 1978). Поэтому роль температуры в жизни растений изучается уже многие десятилетия, и за это время опубликовано огромное количество работ, посвященных различным аспектам реакции растительного организма на действие данного фактора, среди которых преобладают публикации о влиянии на растения низких положительных и отрицательных температур. В центре внимания многих работ находятся вопросы холодовой адаптации (низкотемпературного закаливания) и/или холодового повреждения растений (Lyons, 1973; Туманов, 1979; Удовенко, 1979; Levitt, 1980; Коровин, 1986; Markhart, 1986; Guy, 1990; Кузнецов, 1992; Thomashow, 1999; Колесниченко, Войников, 2003; Войников и др., 2004; Титов и др., 2006; Трунова, 2007; Колупаев, 2010; Theocharis et al., 2012 и др.). Но и в том, и в другом случае, как правило, изучаются эффекты достаточно продолжительного действия низкой температуры. В отличие от этого, краткосрочным воздействиям пониженных температур на растения, особенно субповреждающих, очень долго не уделялось должного внимания (Марковская, Сысоева, 2004; Марковская и др., 2013). Между тем, рост растений во многих регионах мира, особенно расположенных в условиях высоких широт, даже в период активной вегетации происходит на фоне постоянных флуктуаций температуры в суточном цикле, причем очень часто с выходом за пределы оптимума (Радченко, 1966). Более того, при относительно высоких значениях среднесуточной температуры здесь довольно часто наблюдаются резкие понижения температуры в ночное время или в предутренние часы (Мищенко, 1984). В этих случаях воздействие низких температур на растения оказывается непродолжительным и ежесуточно сменяется периодом действия оптимальных температур, поэтому их влияние впоследствии не всегда очевидно и в силу этого долго не привлекало должного внимания исследователей.

Вместе с тем известно, что кратковременные ежесуточно повторяющиеся воздействия низких субповреждающих температур способны оказывать на растения четко выраженный морфогенетический эффект, который, прежде всего, проявляется в торможении линейного роста растений. Эти наблюдения и соответствующие исследования привели к разработке агротехнического приема, который называется «*temperature drop*» (в Европе) и «*temperature dip*» или «*cool morning pulse*» (в США) (Myster, Moe, 1995; Moe, Heins, 2000). Ежесуточные кратковременные понижения температуры (ДРОП, от англ. *drop* – падение, понижение) применяются для получения компактной рассады овощных культур и клумбовых растений и при выращивании цветочных растений в тепличных условиях. С этой целью обычно температуру снижают на 5–15°C на 2-3 ч в конце ночи. Во многих случаях благодаря этому удается полностью или частично избежать применения химических регуляторов роста (ретардантов) (Runkle, 2009). Однако, несмотря на широкое применение, данный агротехнический прием изучался главным образом в плане подбора параметров ДРОП (прежде всего, выбора наиболее подходящей температуры и продолжительности ее действия), позволяющих добиваться наилучших результатов (Myster, Moe, 1995; Hendriks, Ueber, 1995; Moe et al., 1995). Детально феноменология этого явления, а тем более механизмы реакции растений на ДРОП-воздействия почти не изучались и накопленные к настоящему времени данные не дают общей картины событий, лежащих в основе реакции растений на ДРОП-воздействия. Между тем, исследование данного вопроса имеет не только очевидную практическую значимость, но и не менее важно в теоретическом отношении, поскольку в естественных условиях растения в течение вегетационного сезона гораздо чаще испытывают на себе воздействие изменяющейся в суточном цикле температуры, чем ее постоянное действие.

**Цель и задачи исследования.** Цель работы состояла в изучении феноменологии и физиологических механизмов реакции растений на кратковременные ежесуточные понижения температуры (ДРОП-воздействия).

Для достижения намеченной цели были поставлены следующие задачи:

1. Провести сравнительное изучение реакции растений на низкотемпературные воздействия разного типа: длительное постоянное и ДРОП-воздействия.
2. Изучить особенности реакции растений на ДРОП-воздействия в зависимости от их параметров: интенсивности, продолжительности, времени в суточном цикле, скорости снижения температуры.
3. Изучить влияние внутренних (возраст листа) и внешних (интенсивность освещения, продолжительность фотопериода, недостаток воды) факторов на реакцию растений на ДРОП-воздействия.
4. Изучить особенности реакции на ДРОП-воздействия у представителей разных по отношению к температуре и свету групп растений: теплолюбивых и холодостойких, светолюбивых и теневыносливых, короткодневных, длиннодневных и фотопериодически нейтральных.
5. Исследовать физиологические механизмы ответных реакций растений, определяющие особенности роста, развития, газообмена, продуктивности и холодоустойчивости у растений, подвергающихся ДРОП-воздействиям.

**Научная новизна.** Показано, что реакции растений на кратковременные ежесуточные понижения температуры до субоптимальных значений (ДРОП-воздействия) принципиально отличаются от реакций растений на длительное действие пониженных температур, и эти различия не определяются обычной зависимостью «доза-эффект», а носят качественный характер. Установлена зависимость реакции растений (по показателям роста, развития, газообмена, продуктивности и холодоустойчивости) на ДРОП-воздействия в зависимости от их параметров: интенсивности, продолжительности, скорости снижения температуры, времени применения в суточном цикле. Показано, что ответная реакция растений на ДРОП-воздействия в большей степени зависит от абсолютного значения, до которого снижается температура, чем от величины градиента температур. Впервые показано, что морфогенетический эффект ДРОП-воздействий проявляется, по крайней мере, у ряда видов, независимо от времени в суточном цикле, когда растения подвергаются ДРОП-воздействиям, а более значимую роль играет наличие или отсутствие света во время ДРОП-воздействий. Установлено существование различий в реакции на ДРОП-воздействия у молодых и зрелых листьев, первые из которых обладают более выраженной способностью к адапционным перестройкам фотосинтетического аппарата. Впервые выявлено модифицирующее влияние освещенности растений и обеспеченности водой на их реакцию на ДРОП-воздействия. Впервые определены факторы, усиливающие («периодическая засуха») и ослабляющие или нивелирующие (длинный фотопериод, высокая плотность посадки растений, затенение, низкая освещенность, низкая относительная влажность воздуха) морфогенетический эффект ДРОП-воздействий. Установлено, что реакция растений на ДРОП-воздействия не зависит от их принадлежности к той или иной фотопериодической группе. Впервые показано, что реакции на ДРОП-воздействия (выявляемые по изменению скорости роста и развития, газообмена, продуктивности и холодоустойчивости) присущи как теплолюбивым, так и холодостойким видам растений. Впервые установлена возможность предотвращения с помощью ДРОП-воздействий фотоповреждений листьев, возникающих при круглосуточном освещении у чувствительных к нему видов растений. Впервые показано, что ДРОП-воздействия вызывают усиление темнового дыхания растений за счет цитохромного пути дыхания, не приводя к переключению дыхания на альтернативный путь. Впервые показано, что растения, подвергающиеся ДРОП-воздействиям, способны поддерживать на определенном уровне соотношение фотосинтез/дыхание (позволяющем им обеспечивать свои пластические и энергетические потребности) в диапазоне температур, который значительно шире, чем в случае, когда растения подвергаются постоянному действию пониженных температур.

**Практическая значимость работы.** Установленные особенности реакции растений на ДРОП-воздействия в зависимости от их параметров (интенсивности, продолжительности, скорости снижения температуры, времени в суточном цикле), возраста листа, действия внешних факторов (интенсивности освещения, продолжительности фотопериода, водообеспеченности), а также механизмы влияния ДРОП-воздействий на габитус растений, фотосинтетическую активность и холодоустойчивость обеспечивают возможность совершенствования на основе этих знаний способов и технологий управления ростом растений в условиях контролируемого климата без применения ретардантов (или максимально сокращая их применение).

Результаты сравнительной оценки эффективности ДРОП-воздействий и «периодической засухи» (создаваемой искусственно), а также их совместного применения в качестве агроприемов управления ростом растений позволяют осуществлять обоснованный выбор тех или иных способов управления ростом растений, альтернативных применению ретардантов.

Предложен и запатентован способ предупреждения с помощью ДРОП-воздействий развития световых повреждений (хлороза) листьев у растений томата в условиях круглосуточного освещения. Данный способ позволяет получать рассаду томата с высокими показателями скорости развития и продуктивности, а также снизить общие затраты на ее получение (патент РФ «Способ выращивания рассады томата в защищенном грунте», 2013, рег. № 2494605).

Основные результаты и выводы работы могут быть использованы при чтении курсов лекций и спецкурсов по физиологии и экологии растений, растениеводству и цветоводству.

#### **Основные положения, выносимые на защиту.**

1. Реакция растений на действие одних и тех же низких положительных температур существенно различается в зависимости от типа (характера) низкотемпературного воздействия – длительное продолжительное или кратковременные ежесуточно повторяющиеся (ДРОП-воздействия), причем эти различия не определяются обычной зависимостью «доза-эффект», а в первую очередь зависят от характера низкотемпературного воздействия (непродолжительное или длительное, однократное или повторяющееся).

2. Реакция растений на ДРОП-воздействия зависит от их параметров – интенсивности (абсолютного значения температуры), продолжительности, скорости снижения температуры, времени в суточном цикле. В большей степени реакция растений зависит от абсолютного значения, до которого снижается температура, чем от величины градиента температур. При одинаковой «суммарной дозе» ДРОП-воздействий более короткие, но интенсивные воздействия оказывают больший эффект, чем более продолжительные, но умеренные.

3. Реакция растений на ДРОП-воздействия может быть модифицирована световым фактором (световые условия выращивания растений, наличие/отсутствие света непосредственно во время ДРОП-воздействий, продолжительность фотопериода) и водообеспеченностью растений. Компактность растений, обусловленная ДРОП-воздействиями, увеличивается при их сочетании с «периодической засухой» (создаваемой искусственно) в условиях высокой относительной влажности воздуха. В то же время эффективность ДРОП-воздействий снижается или полностью нивелируется в условиях, способствующих быстрому росту растений (длинный фотопериод, низкое соотношение красного и дальнего красного (К/ДК) света) или тормозящих их рост (низкая освещенность, низкая относительная влажность воздуха, высокое соотношение К/ДК).

4. Адаптация растений к ДРОП-воздействиям включает в себя широкий комплекс физиолого-биохимических изменений (удельный вес которых зависит от параметров ДРОП-воздействий, видовых особенностей растений и сопутствующих условий внешней среды), благодаря которым растения способными не только переносить действие пониженной температуры, но и поддерживать при этом нормальную жизнедеятельность, рост и развитие.

5. Специфика ДРОП-воздействий обусловлена тем, что непродолжительные периоды, когда охлаждение запускает в растениях программу адаптационных изменений (сопряженную с торможением роста и развития), чередуются в суточном цикле с гораздо более продолжительными периодами действия оптимальной температуры, при которой возобновляются рост и развитие, ликвидируются структурно-функциональные нарушения и/или повреждения, вызванные охлаждением, пополняются запасы ассимилятов и энергии. Благодаря подобному чередованию

у растений, подвергающихся ДРОП-воздействиям, рост и нормальное развитие сочетаются с приобретением повышенной холодоустойчивости.

**Личный вклад автора.** Работа представляет собой обобщение результатов исследований, проводимых на протяжении более 20 лет (в период с 1996 по 2018 гг.) автором лично и совместно с сотрудниками лаборатории экологической физиологии растений Института биологии КарНЦ РАН. Автором самостоятельно устанавливались цели и задачи исследования, выбирались объекты и методы исследований, определена структура работы. Экспериментальные данные получены при непосредственном участии автора. Анализ, интерпретация и обобщение полученных результатов выполнены лично автором. Автору принадлежит замысел и окончательный текст диссертации. В диссертации использованы работы, опубликованные в соавторстве.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Достоверность полученных результатов обеспечена изучением различных видов растений, достаточным объемом выборок, выбором методов исследования, соответствующих целям и задачам работы, общим объемом экспериментального материала, полученного в ходе многолетних исследований с разной постановкой экспериментов и подвергнутого соответствующей статистической обработке.

Основные положения и результаты диссертации доложены и обсуждены на многих международных и российских конгрессах, симпозиумах и конференциях, включая: «Управление продукционным процессом растений в регулируемых условиях» (Санкт-Петербург, 1996); «Актуальные проблемы биологии» (Сыктывкар, 1996); IV съезд Общества физиологов растений России (Москва, 1999); «Актуальные вопросы экологической физиологии растений в 21 веке» (Сыктывкар, 2001); «Horticulture: art and science for life» (Торонто, Канада, 2002); NJF-seminar № 340 «Greenhouse production, biological and technical aspects» (Аскер, Норвегия, 2002); «Современная физиология растений: от молекул до экосистем» (Сыктывкар, 2007); «Экологические проблемы Северных регионов и пути их решения» (Апатиты, 2008); «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» (Петрозаводск, 2008); «Физико-химические основы структурно-функциональной организации растений» (Екатеринбург, 2008); «Актуальные проблемы биологии развития» (Звенигород, 2008); «Plant and microbe adaptation to the cold» (Ос, Норвегия, 2009); XVII Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology (FESPB) (Валенсия, Испания, 2010); «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды» (Петрозаводск, 2011); «Физиология растений – фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий» (Нижний Новгород, 2011); «Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы» (Казань, 2011); 6<sup>th</sup> International Symposium on Light in Horticulture (Тсукуба, Япония, 2011); 7<sup>th</sup> International Symposium on Light in Horticultural Systems (Вагенинген, Нидерланды, 2012); 25<sup>th</sup> Congress of the Scandinavian Plant Physiology Society (Хельсингор, Дания, 2013); «Инновационные направления современной физиологии растений» (Москва, 2013); Plant Biology Europe FESPB/EPSO 2014 Congress (Дублин, Ирландия, 2014); Международная научная конференция по биологии и биотехнологии растений (Алматы, Казахстан, 2014); «Photosynthesis Research for Sustainability-2014: in Honor of Vladimir A. Shvalov». (Пушино, 2014); «Физиология растений – теоретическая основа инновационных агро- и фитобиотехнологий» (Калининград, 2014); «Биологические аспекты распространения, адаптации и устойчивости растений» (Саранск, 2014); «Фундаментальные и прикладные проблемы современной экспериментальной биологии растений» (Москва, 2015); «Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий» (Петрозаводск, 2015); «Регуляция роста, развития и продуктивности растений» (Минск, Беларусь, 2015); «Факторы устойчивости растений и микроорганизмов в экстремальных природных условиях и техногенной среде» (Иркутск, 2016); «Биологические аспекты распространения, адаптации и устойчивости растений» (Саранск, 2016); «Сигнальные системы растений: от рецептора до ответной реакции организма» (Санкт-Петербург, 2016); Plant Biology Europe EPSO/FESPB 2016 Congress (Прага, Чехия, 2016); «Экспериментальная биология растений: фундаментальные и прикладные аспекты» (Судак, 2017); «Механизмы устойчивости растений и микроорганизмов к неблагоприятным условиям среды» (Иркутск, 2018).

**Связь работы с плановыми исследованиями и научными программами.** Исследования проводились в рамках планов НИР лаборатории экологической физиологии растений ИБ КарНЦ РАН: «Исследование реакции растений на различные виды стрессов» (1996–1999, 2000–2004 гг.), «Физиологические реакции растений в условиях климатического и техногенного стресса» (2005–2007 гг.), «Структурно-функциональные аспекты устойчивости и адаптации растений к действию неблагоприятных факторов внешней среды» (2008–2010 гг.), «Физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы реакции растений на действие неблагоприятных температур и тяжелых металлов» (2011–2012 гг.), «Механизмы адаптации и особенности функционирования растений в условиях действия низких температур» (2013–2016), «Роль общих и специализированных механизмов в устойчивости растений к действию неблагоприятных температур» (2017–2019 гг.).

Часть исследований выполнялась при поддержке проекта ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» «Механизмы адаптации и устойчивости организмов и популяций растений и животных в условиях Севера (физиолого-биохимические и молекулярно-генетические аспекты» (2012–2013 гг.) и грантов РФФИ «Онтогенетические реакции растений в условиях нестабильного суточного климата» (2007–2009 гг.), «Физиолого-биохимические механизмы онтогенетических реакций растений в условиях периодической гипотермии» (2010–2012 гг.), «Эффект ДРОП у растений: особенности проявления и механизмы» (2014–2016 гг.)

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано более 120 работ, в том числе 34 статьи в рецензируемых журналах, входящих в перечень изданий, рекомендуемых ВАК, включая 25 статей в журналах, включенных в системы научного цитирования Scopus и Web of Science, получен один патент РФ на изобретение.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация изложена на 322 страницах, содержит 73 рисунка и 27 таблиц. Работа состоит из введения, обзора литературы, описания объектов и методов исследования, четырех глав экспериментальной части, заключения, выводов, списка цитируемой литературы и приложения. Список литературы включает 634 источника, в том числе 535 на иностранном языке.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность своим учителям д.б.н., профессору Е.Ф. Марковской и члену-корреспонденту РАН, д.б.н., профессору А.Ф. Титову за неоценимую помощь и поддержку на разных этапах выполнения работы. Искренне признательна коллегам д.б.н. М.И. Сысоевой, к.б.н. Е.Г. Шерудилю и к.б.н. Е.Н. Икконен за многолетнее продуктивное сотрудничество, д.б.н. Н.М. Казниной за ценные консультации, Т.Ф. Алексеевой, Т.С. Гоголевой, А.В. Исакову, Л.А. Коробицыной, Л.А. Обшатко, Н.И. Хилкову за помощь в проведении экспериментов, а также всем сотрудникам лаборатории экологической физиологии растений ИБ КарНЦ РАН за поддержку, помощь, консультации и советы.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. Обзор литературы

В обзоре представлены имеющиеся в литературе данные об особенностях реакции растений на ДРОП-воздействия в зависимости от их параметров (интенсивности, продолжительности, времени действия в суточном цикле), а также о влиянии внутренних и внешних факторов на реакцию растений на низкотемпературные воздействия. Проанализированы имеющиеся в работах разных авторов сведения об особенностях реакции на ДРОП-воздействия растений, принадлежащих к разным по отношению к температуре и свету группам растений. Описаны существующие в литературе представления относительно возможных механизмов восприятия растениями низкотемпературных воздействий и физиолого-биохимических механизмов реакции растений на ДРОП-воздействия.

## Глава 2. Объекты и методы исследований

**Объекты исследований.** Объектами исследований служили теплолюбивые растения – огурец посевной (*Cucumis sativus* L., гибрид Зозуля F1, светолюбивые гибриды Кадриль F1, Кураж F1, Хасбулат F1 и теневыносливые Берендей F1, Гирлянда F1, Рафаэль F1), томат (*Solanum lycopersicum* L., гибрид Верлиока F1), баклажан (*Solanum melongena* L., с. Алмаз) и перец сладкий (*Capsicum annuum* L., сорт Нежность) и холодостойкие растения – озимая пшеница (*Triticum aestivum* L., с. Московская 39), кочанная капуста (*Brassica oleraceae* var. *capitata* f. *alba* L., с. Белорусская), цветная капуста (*Brassica oleraceae* var. *botrytis* L., с. Снежный шар). В опытах также использовали короткодневные растения (КДР) – хризантема килеватая *Chrysanthemum carinatum* Schoubs, длиннодневные (ДДР) – петуния садовая *Petunia x hybrida* и фотопериодически нейтральные (НДР) – бархатцы прямостоячие *Tagetes erecta* L.).

**Условия проведения опытов.** При проведении опытов в камерах искусственного климата (“Vötsch”, Германия; Snijders Micro Clima, Snijders Labs, Нидерланды) растения выращивали в сосудах (250 мл) с песком при поливе питательным раствором (в мг/л: 226 N, 55 P, 370 K, 180 Ca, 40 Mg, 45 S, 17 Na, 52 Cl, 2.5 Fe, 0.6 Mn, 0.35 B; 0.3 Zn, 0.15 Cu и 0.05 Mo; pH 6,2–6,4), температуре воздуха в зависимости от опыта 23–26°C, разных уровнях освещенности в диапазоне от 120 до 320 мкмоль/(м<sup>2</sup>·с) ФАР, фотопериодах от 12 до 24 ч и влажности воздуха 70% (в некоторых опытах 30 и 80%). Контролем служили растения, не подвергавшиеся низкотемпературным воздействиям. В ряде опытов после выращивания рассады в камерах растения высаживали в обогреваемые пленочные теплицы на Агробиологической станции Института биологии КарНЦ РАН (Петрозаводск, 61°47' с.ш., 34°20' в.д.), где их выращивали до сбора урожая с соблюдением всех необходимых агротехнических условий в мае–августе (весенне-летний оборот) 2012–2018 гг. В опытах с последующей высадкой растений в теплицу рассаду выращивали в сосудах с торфяной смесью.

Для изучения особенностей реакции растений на низкотемпературные воздействия разного типа растения *Cucumis sativus* и *Triticum aestivum* выращивали методом песчаной проливной культуры (*C. sativus*) и в рулонах фильтровальной бумаги на питательном растворе (*T. aestivum*). Растения подвергали в течение 6 сут: а) постоянному действию низкой температуры (12°, 9°, 4°C) (ПНТ) и б) действию этих же температур в течение 3 ч ежедневно в конце ночного периода (ДРОП). По окончании температурных обработок часть растений всех вариантов (ДРОП, ПНТ) переносили на 3 сут в оптимальные температурные условия (23°C).

Для изучения особенностей реакции растений на ДРОП-воздействия в зависимости от их параметров растения *C. sativus*, *Solanum lycopersicum*, *Capsicum annuum*, *T. aestivum* и *Brassica oleraceae* var. *botrytis* выращивали в камере искусственного климата и подвергали в течение 13 сут в конце ночного периода 2-часовому действию низких температур (12°, 8°, 4°, 1°C).

Растения *C. sativus* подвергали ДРОП-воздействиям (12°C) разной продолжительности (2, 4 и 6 ч) в начале, середине и в конце ночи при одинаковой среднесуточной температуре (20°C) в течение 6 сут. В другой серии опытов растения *C. sativus* и *S. lycopersicum* в течение 6 сут подвергали ДРОП-воздействиям (10°C, 2 ч) в начале, середине или в конце ночного или дневного периодов. Кроме того, растения *S. lycopersicum*, *C. annuum*, *T. aestivum* и *B. oleraceae* var. *botrytis* подвергали 2 и 4 ч ДРОП-воздействиям в течение 13 сут в конце ночи и начале дня.

Растения *C. sativus* в течение 14 сут подвергали ДРОП-воздействиям (9°C, 2 ч) в конце ночного или в начале дневного периода, снижая и повышая температуру постепенно (со скоростью 0,4°C/мин), или резко (11°C/мин), путем перестановки растений из одной климатической камеры в другую.

Для изучения влияния возраста листьев на их реакцию на ДРОП-воздействия растения *C. sativus* ежедневно в течение 6 сут подвергали ДРОП-воздействиям (12°C, 2 ч) в конце ночного периода в период активного роста второго листа (от окончания лаг-фазы до достижения 60–70% от площади закончившего рост листа). После окончания 6-ти суточного ДРОП-воздействия растения данного варианта продолжали выращивать в оптимальных условиях до достижения вторым листом зрелости (24-е сутки после замачивания семян). Другая группа рас-

тений испытывала ДРОП-воздействия в течение 6 сут, когда второй лист находился в зрелом состоянии (в фазе снижения скорости роста и достижения листом окончательной площади). Третью часть растений подвергали ДРОП-воздействиям в течение 12 сут, со дня, когда второй лист достиг длины 1 см и до достижения листом окончательного размера.

Для изучения влияния световых условий на реакцию растений на ДРОП-воздействия растения *C. sativus* выращивали при фотопериоде 12 ч и освещенности 120 мкмоль/(м<sup>2</sup>·с) («низкий» свет) или 320 мкмоль/(м<sup>2</sup>·с) ФАР («высокий» свет) и в течение 8 сут подвергали ДРОП-воздействиям (9°C, 2 ч) в конце ночного периода или в начале дневного периода.

Часть растений *C. sativus* на 18-е сутки от посадки, в фазе трех настоящих листьев, были высажены в конце мая в обогреваемые пленочные теплицы и выращивались в условиях естественного фотопериода в весенне-летнем обороте. Плотность посадки – 3.3 растения/м<sup>2</sup>.

Растения *Solanum lycopersicum* и *Capsicum annuum* подвергали ДРОП-воздействиям (9°C, 2 ч) в конце ночи или в начале дня в течение 21 сут, с последующей высадкой в теплицу. Растения *Triticum aestivum*, *Brassica oleraceae* var. *botrytis* и *B. oleraceae* var. *capitata* f. *alba* подвергали ДРОП-воздействиям (4°C, 2 ч) в конце ночи или в начале дня в течение 14 сут.

Для изучения влияния фотопериода на реакцию на ДРОП-воздействия растения выращивали в условиях 8, 12 и 16 ч фотопериода и подвергали ДРОП-воздействиям (12°C, 2 ч и 6 ч в конце ночи). Кроме того, растения *C. sativus*, *S. lycopersicum*, *C. annuum* и *Solanum melongena* выращивали при фотопериодах 16 и 24 ч и температуре 26°C, подвергая часть растений ДРОП-воздействиям (10°C, 2 ч).

При изучении влияния водного фактора на реакцию растений на ДРОП-воздействия было проведено две серии опытов в условиях разной относительной влажности воздуха (ОВВ) – высокой (80%) или низкой (30%). Применяли разные режимы полива – ежедневный полив или полив после высыхания субстрата (песка) (1 раз в 2-3 дня), создавая условия так называемой «периодической засухи» (вариант «засуха»). Часть растений с разными режимами полива в течение 6 сут подвергали ДРОП-воздействиям (10°C, 2 ч) в конце ночи. Контролем служили растения, получавшие ежедневный полив и не подвергавшиеся низкотемпературным воздействиям.

При изучении совместного действия круглосуточного освещения и ДРОП-воздействий растения *S. lycopersicum* выращивали в камерах искусственного климата при круглосуточном освещении и освещенности 155 мкмоль/(м<sup>2</sup>·с) ФАР. Растения выращивали либо при постоянной температуре 26°C (вариант 24 ч), либо подвергая растения ежесуточному действию температуры 10°C в течение 2 ч (вариант 24 ч + ДРОП). Контролем служили растения, выращенные при фотопериоде 16 ч и температуре 26/20°C (день/ночь). На 37-е сут (конец пререпродуктивного периода) растения всех вариантов высаживали в обогреваемые пленочные теплицы и выращивали в условиях естественного фотопериода в мае–августе (весенне-летний оборот). Плотность посадки – 2.8 растений/м<sup>2</sup>.

При изучении эффектов низкотемпературных воздействий разного типа на основные физиологические процессы растений в условиях подавленного биосинтеза белков растения *C. sativus* и *T. aestivum* в течение 6 сут подвергали: постоянному действию температуры 4°C или 12° (ПНТ) или ДРОП-воздействиям (2 ч в конце ночного периода). За сутки до начала низкотемпературных воздействий часть растений всех вариантов (контроль, ДРОП и ПНТ) переводили на водные растворы циклогексимида (0.8 мг/л для *C. sativus* и 12 мг/л для *T. aestivum*) и хлорамфеникола (200 мг/л для обеих культур). Вторую часть растений всех вариантов оставляли на воде без ингибиторов. Смену растворов проводили каждые двое суток.

**Методы исследований.** Все измерения, как правило, проводили через сутки после завершения ДРОП-воздействий или через сутки после завершения холодого теста. В отдельных опытах, где изучали динамику процессов, измерения проводили в ходе всего опыта ежедневно или один раз в два дня.

Биометрические измерения. Определяли линейные размеры растений (общую высоту и длину черешков листьев), число листьев, достигших длины 10 мм и более, площадь листовых пластинок, сухую биомассу листьев, стеблей и корней. Компактность растений оценивали по

величине отношения сухого веса растения к высоте растения (мг/см) или по отношению площади листьев к высоте растения (см<sup>2</sup>/см). Количество генеративных органов (бутонов, цветков, завязей, плодов) подсчитывали каждые 7 дней. Учитывали раннюю (за первые 2 недели сбора плодов у *Solanum lycopersicum* и за первые 3 недели сбора плодов у *Cucumis sativus* и *Solanum melongena*) и общую урожайность плодов.

Содержание фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a* и *b* и каротиноидов) определяли спектрофотометрически с помощью спектрофотометра СФ-2000 (Спектр, Россия), экстрагируя их 96% этиловым спиртом, и рассчитывали по известным формулам (Lichtenthaler, Wellburn, 1983). В ряде опытов общее содержание хлорофиллов *a* и *b* определяли с помощью измерителя уровня хлорофилла SPAD 502 Plus (Konica Minolta, Osaka, Япония).

Измерения параметров флуоресценции хлорофилла проводили с использованием флуориметра с импульсно-модулированным освещением MINI-PAM (Walz, Германия).

Показатели газообмена и транспирации измеряли с помощью портативной фотосинтетической системы HSM-1000 (Walz, Германия).

Интенсивность дыхания определяли полярографически с использованием электрода Кларка (Oxygraph System Plus, Hansatech, Великобритания).

О холодоустойчивости клеток листа судили по температуре (ЛТ<sub>50</sub>), вызывающей гибель 50% палисадных клеток листовых высевок после их краткосрочного (5 мин) промораживания в термоэлектрическом микрохолодильнике при последовательном понижении тестирующей температуры с шагом 0.4°C (Дроздов и др., 1976).

Проницаемость мембран оценивали по относительному выходу электролитов (ОВЭ) из тканей листа (Herburn et al., 1986) с помощью кондуктометра Эксперт-002 с датчиком для микрообъемов УЭП-П-С (Эконикс Эксперт, Россия).

Об интенсивности перекисного окисления липидов (ПОЛ) судили по содержанию МДА, которое определяли по стандартной методике, основанной на образовании триметинового комплекса с максимумом поглощения 532 нм при взаимодействии МДА с ТБК (Heath, Packer, 1968).

Степень ингибирования (СИ) изучаемых показателей под влиянием ингибиторов белкового синтеза (циклогексимид и хлорамфеникол) рассчитывали по формуле: СИ (%) = 100 – (Оп/К × 100), где Оп – значения показателя в опыте, а К – в контроле.

Активность антиоксидантных ферментов супероксиддисмутазы (СОД, КФ 1.1.5.1.1), каталазы (КАТ, КФ 1.11.1.6), аскорбатпероксидазы (АПО, КФ 1.11.1.7) определяли спектрофотометрически с использованием спектрофотометра СФ-2000 (Спектр, Россия). Активность КАТ определяли по ферментативному разложению H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (Beers, Sizer, 1952), АПО – по разложению H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> в присутствии аскорбиновой кислоты (Nakano, Asada, 1981), СОД – по способности ингибировать фотохимическую реакцию тетразолия нитросинего (Giannopolitis, Ries, 1977). Анализ ГПО основывался на окислении гваякола в присутствии H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (Srivastava, van Huystee, 1977). Общее содержание белка определяли методом Бредфорда (Bradford, 1976), используя в качестве стандарта бычий сывороточный альбумин.

**Повторности и статистическая обработка данных.** В работе представлены средние значения по двум-трем независимым опытам (с использованием 4–10 биологических повторностей в каждом варианте отдельного опыта в зависимости от изучаемого показателя) и их стандартные ошибки. Обработку экспериментальных данных проводили с помощью методов вариационной статистики, используя программу MS Excel. Достоверность различий между средними определена с помощью дисперсионного анализа с использованием программного обеспечения Statistica (v. 8.0.550.0, “StatSoft, Inc.”). Разницу между средними значениями считали значимой при  $P < 0.05$ .

### Глава 3. Особенности реакции растений на низкотемпературные воздействия разного типа

Одна из первых задач нашей работы заключалась в сравнительном изучении реакции типичного теплолюбивого вида растений (*Cucumis sativus*) на длительное постоянное действие низкой температуры (ПНТ) и кратковременное ежесуточно повторяющееся (ДРОП-воздействия) действие низких температур (9 и 12°C), считающихся для этого вида закалывающими при их постоянном продолжительном действии, но находящихся по разные стороны от критического значения температуры (10°C), при котором у теплолюбивых растений происходит фазовый переход липидов мембран. Аналогичные опыты провели на холодостойком растении *Triticum aestivum*, используя температуры 12°C (вблизи верхней границы температуры закалывания) и 4°C (близкая к оптимальной с точки зрения величины закалывающего эффекта).

Установлено, что существуют количественные и качественные различия в реакциях растений на ПНТ и ДРОП-воздействия. ДРОП-воздействия с температурами 9° и 12°C (3 ч в конце ночи в течение 6 сут) приводят к уменьшению линейных размеров растений (по отношению к контролю) и увеличению холодоустойчивости листьев, но в отличие от ПНТ, практически не влияют на их фотосинтетическую активность, водный режим и продуктивность (рис. 1-2, 3, табл. 1). Важно, что при ДРОП-воздействиях растения *Cucumis sativus* огурца не только сохраняют фотосинтетическую активность, но и увеличивается устойчивость их фотосинтетического аппарата (ФСА) к низкой температуре (рис. 2, 3), сохраняющаяся в последствии по крайней мере в течение двух недель. При ПНТ скорость фотосинтеза растений значительно снижается, а негативные последствия действия низкой температуры на ФСА сохраняются продолжительное время (не менее двух недель) в последствии.

Необходимо подчеркнуть, что ДРОП-воздействия с использованием температур 9° и 12°C оказывали на растения *C. sativus* очень сходные эффекты как в действии, так и в последствии. В отличие от этого, при ПНТ с использованием температур 9° и 12°C их эффекты существенно различались. Постоянное действие температуры 9°C практически полностью тормозило рост и развитие растений и инактивировало работу ФСА (рис. 1). Кроме того, в варианте ПНТ 9 наблюдалось увеличение относительного выхода электролитов (ОВЭ) и усиление перекисного окисления липидов (ПОЛ) (табл. 1), что указывает на развитие стресс-реакции. Постоянное действие температуры 12°C также приводило к значительному торможению линейного роста растений и увеличения площади листьев и снижало, но не инактивировало работу ФСА, не усиливало ПОЛ и не увеличивало ОВЭ.

Результаты изучения особенностей ответной реакции *Triticum aestivum* на ДРОП-воздействия и ПНТ сходны с таковыми у *C. sativus* (рис. 1, 2, табл. 1), за исключением того, что у холодостойкой *T. aestivum* устойчивость фотосинтеза к действию низкой температуры была выше в случае ПНТ-воздействий (рис. 2).

В целом, полученные результаты позволяют заключить, что реакция растений на ДРОП-воздействия отличается хорошо выраженной спецификой. В отличие от длительных низкотемпературных воздействий, ингибирующих рост и фотосинтез, ДРОП-воздействия (при определенных параметрах – интенсивности, продолжительности, скорости снижения температуры, времени в суточном цикле) могут способствовать более полному проявлению адаптивного потенциала растений, в частности, обеспечивая более высокую скорость фотосинтеза при низкой температуре по сравнению с растениями, не подвергавшимися действию пониженных температур. Данная специфика, прежде всего, обусловлена тем, что при ДРОП-воздействиях периоды, когда охлаждение запускает в растениях программу адаптационных изменений (сопряженную с торможением роста и развития), чередуются в суточном цикле с гораздо более продолжительными периодами действия оптимальной температуры, при которой происходит возобновление роста и реализуется онтогенетическая программа. В результате под влиянием ДРОП-воздействий растения становятся более компактными, не снижая при этом скорости фотосинтеза, не замедляя существенно скорости развития и приобретая более высокую холодоустойчивость.

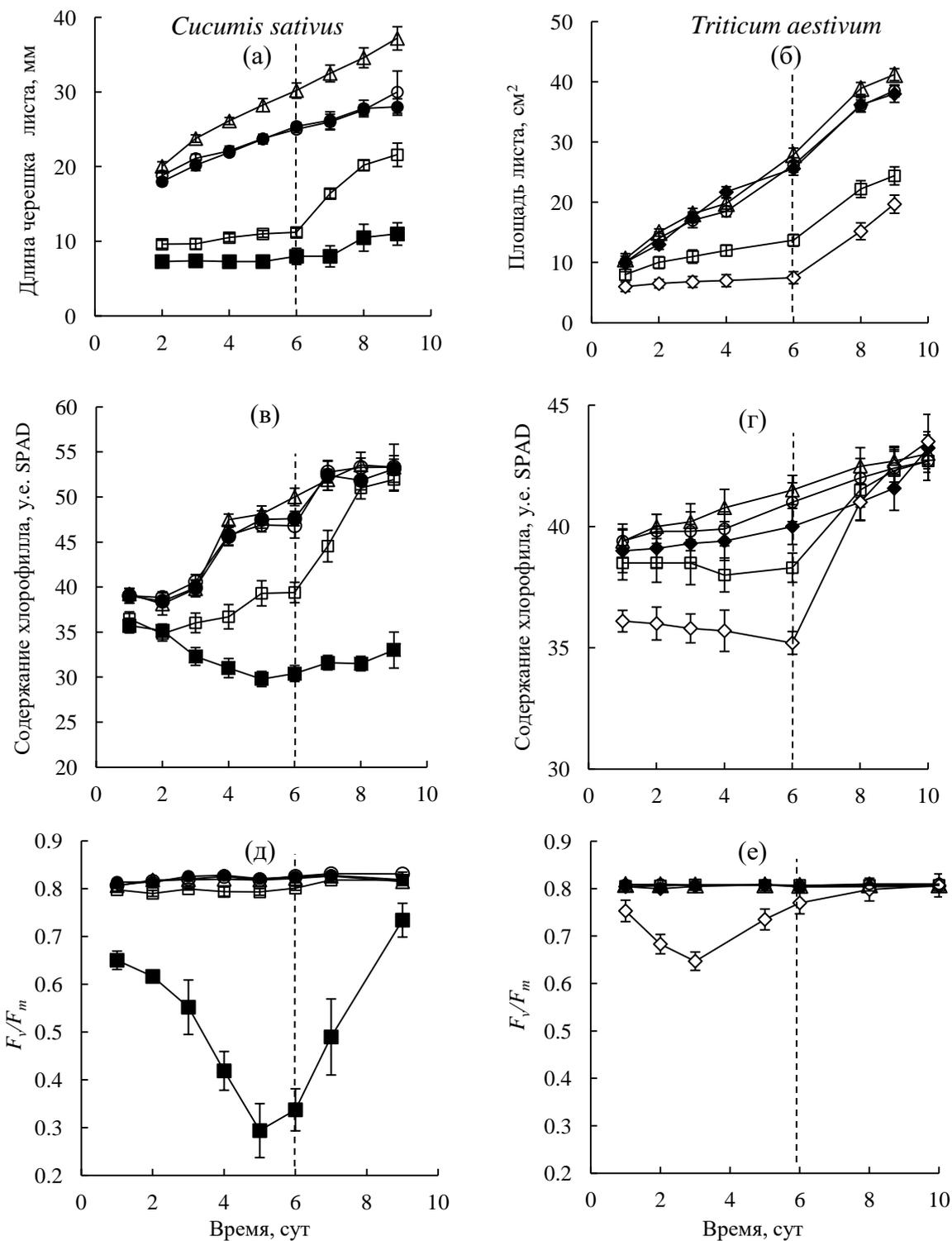


Рисунок 1. Площадь листьев (а, б), содержание хлорофилла (в, г),  $F_v/F_m$  (д, е) у растений *Cucumis sativus* (а, в, д) и *Triticum aestivum* (б, г, е), не подвергавшихся действию низких температур (контроль) и подвергавшихся 3-часовому ежесуточному понижению температуры до 12°C (ДРОП 12) или до 9°C (ДРОП 9) (*C. sativus*) и 4°C (ДРОП 4) (*T. aestivum*) или постоянному действию температуры 12°C (ПНТ 12) или 9°C (ПНТ 9) (*C. sativus*) и 4°C (ПНТ 4) (*T. aestivum*).

Вертикальная пунктирная линия разделяет период с 1-х по 6-е сутки, когда растения подвергались низкотемпературным воздействиям, и последующий период, когда все растения находились при температуре 23°C.

Δ – контроль, ○ – ДРОП 12, ● – ДРОП 9, ◆ – ДРОП 4, □ – ПНТ 12, ■ – ПНТ 9, ◇ – ПНТ 4.

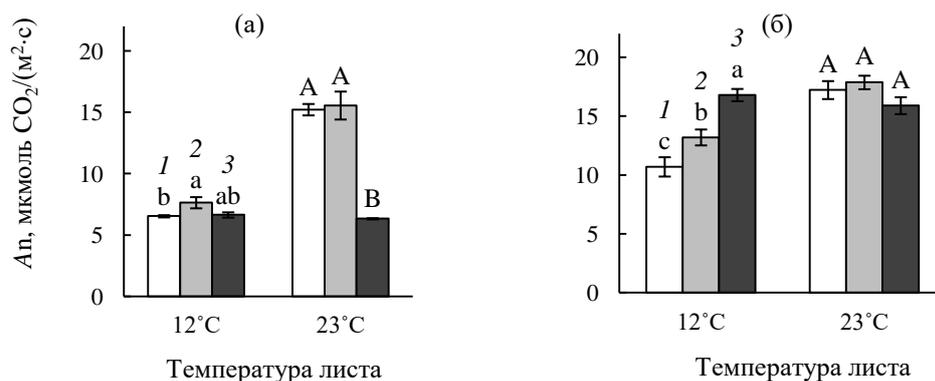


Рисунок 2. Видимый фотосинтез ( $A_n$ ) растений *Cucumis sativus* (а) и *Triticum aestivum* (б), не подвергавшихся действию низких температур (1) и подвергавшихся 3 ч ежесуточному понижению температуры (до 12°C *C. sativus* и до 4°C *T. aestivum*) (2) или постоянному действию низкой температуры (12°C *C. sativus* и 4°C *T. aestivum*) (3). Измерения выполнены при температуре листа 12° и 23°C.

Таблица 1. Сухая масса растения, относительное содержание воды (ОСВ), относительный выход электролитов (ОВЭ), содержание МДА (до и после холодового тестирования (ХТ)) у растений *Cucumis sativus* и *Triticum aestivum*, не подвергавшихся действию низких температур (контроль) и подвергавшихся 3 ч ежесуточному понижению температуры до 12°C (ДРОП 12), 9°C (ДРОП 9) и 4°C (ДРОП 4) или постоянному действию температуры 12°C (ПНТ 12), 9°C (ПНТ 9) и 4°C (ПНТ 4).

Вариант опыта	Сухая масса растения, г	ОСВ, %	ОВЭ, % до/после ХТ	Содержание МДА, ммоль/г сух. массы, до/после ХТ
<i>Cucumis sativus</i>				
Контроль	0.95 <sup>a</sup>	86.0 <sup>a</sup>	13.1 <sup>b</sup> /14.3 <sup>b</sup>	126 <sup>b</sup> /290 <sup>b</sup>
ДРОП 12	1.02 <sup>a</sup>	85.6 <sup>a</sup>	12.6 <sup>b</sup> /12.6 <sup>c</sup>	113 <sup>c</sup> /242 <sup>c</sup>
ДРОП 9	0.97 <sup>a</sup>	86.3 <sup>a</sup>	12.1 <sup>b</sup> /12.9 <sup>c</sup>	117 <sup>c</sup> /223 <sup>c</sup>
ПНТ 12	0.48 <sup>b</sup>	78.5 <sup>b</sup>	12.3 <sup>b</sup> /13.4 <sup>c</sup>	83 <sup>d</sup> /161 <sup>d</sup>
ПНТ 9	0.40 <sup>c</sup>	74.6 <sup>b</sup>	26.5 <sup>a</sup> /38.6 <sup>a</sup>	188 <sup>a</sup> /333 <sup>a</sup>
<i>Triticum aestivum</i>				
Контроль	0.035 <sup>a</sup>	96.2 <sup>a</sup>	6.1 <sup>b</sup>	154 <sup>b</sup>
ДРОП 12	0.037 <sup>a</sup>	97.5 <sup>a</sup>	5.5 <sup>c</sup>	120 <sup>d</sup>
ДРОП 4	0.038 <sup>a</sup>	98.1 <sup>a</sup>	5.2 <sup>c</sup>	141 <sup>c</sup>
ПНТ 12	0.026 <sup>b</sup>	94.8 <sup>a</sup>	4.3 <sup>d</sup>	102 <sup>d</sup>
ПНТ 4	0.017 <sup>c</sup>	83.6 <sup>b</sup>	8.1 <sup>a</sup>	189 <sup>a</sup>

#### Глава 4. Особенности реакции растений на ДРОП-воздействия в зависимости от их параметров

**Интенсивность ДРОП-воздействий.** Результаты исследований показали, что характер и степень влияния ДРОП-воздействий на морфологические и физиолого-биохимические показатели теплолюбивых и холодостойких растений в значительной степени зависят от нижних значений, до которых при этом опускается температура. Морфогенетический эффект ДРОП-воздействий, фиксируемый по линейным ростовым показателям (высота растений, длина черешков, размеры листьев), усиливается с понижением температуры, используемой для ДРОП, в то время как реакция растений, оцениваемая по другим физиолого-биохимическим параметрам (накопление биомассы, содержание хлорофилла, фотосинтетическая активность, содержание воды, ОВЭ, интенсивность ПОЛ, холодоустойчивость) в большей степени зависит от того, опускается ли температура ниже критического уровня. При использовании низких закалывающих температур, близких к повреждающим или даже относящихся к повреждающим (в случае их непрерывного и достаточно продолжительного воздействия на растения), наблюдаются более выраженные эффекты ДРОП-воздействий (торможение роста и накопления биомассы, повышение холодоустойчивости, снижение скорости фотосинтеза и усиление дыхания растений) (рис. 3). На рис. 3 представлены данные о влиянии ДРОП-воздействий разной интенсивности на растения *Cucumis sativus*, в диссертации приведены данные для растений *Solanum lycopersicum*, *Capsicum annuum*, *Triticum aestivum* и *Brassica oleraceae* var. *botrytis*.

**Продолжительность ДРОП-воздействий в суточном цикле.** Результаты экспериментов с разными видами растений (*C. sativus*, *S. lycopersicum*, *C. annuum*) и литературные данные (Ueber, Hendriks, 1992; Мое, 1992; Tutty et al., 1994; Ihlebekk et al., 1995; Vogelezang, 1995; Korkmaz, Dufault, 2001, 2004) позволяют заключить, что с увеличением продолжительности ДРОП-воздействий (от 2 до 6 ч), без сохранения среднесуточной температуры, их эффект усиливается, что проявляется в большем торможении роста, уменьшении площади листьев, биомассы растений и может приводить к задержке цветения и снижению урожайности. Однако, если среднесуточная температура поддерживается одинаковой, то менее продолжительные (2–4 ч) ДРОП-воздействия могут быть даже более эффективными, чем более длительные (6 ч).

Опыты с низкотемпературными воздействиями разной продолжительности в ночное время (2, 4 и 12 ч) с сохранением суммы температур (2 ч 6-кратно, 4 ч 3-кратно или 12 ч однократно) показали, что эффект снижения температуры на биометрические показатели и холодоустойчивость листьев *C. sativus* в большей мере зависит от количества низкотемпературных воздействий, чем от их продолжительности (в диапазоне от 2 до 12 ч). Так, высота и сухая масса растений, длина черешков и площадь листьев снижались, а холодоустойчивость листьев повышалась в большей степени в результате 6-кратного 2 ч понижения температуры по сравнению с 3-кратным 4-часовым или однократным 12-часовым (рис. 4).

Таким образом, различия в реакции растений на низкотемпературные воздействия разной продолжительности не определяются обычной зависимостью «доза–эффект». Большую роль играет характер температурного воздействия (кратковременное или длительное, однократное или периодически повторяющееся).

**Время ДРОП-воздействий в суточном цикле.** Результаты опытов по влиянию ДРОП-воздействий, осуществляемых в разное время суток (начало, середина и конец ночного и светового периодов) на растениях *C. sativus* и *S. lycopersicum*, показали, что ДРОП-воздействия во всех случаях приводят к торможению линейного роста растений (рис. 5, 6). Этот вывод не согласуется с известным утверждением, что применение ДРОП-воздействий неэффективно для управления ростом растений в высоту, если они осуществляются не в период включающий время за 30 мин до восхода солнца или включения света, а в другое время дня или ночи (Runkle, 2009). Нами наибольшая эффективность ДРОП-воздействий в плане морфогенетического эффекта отмечена в дневное время (длина черешков листьев *Cucumis sativus* в вариантах с применением ДРОП-воздействий в середине и в конце дня была на 46–47% меньше, чем в контроле, а при ДРОП-воздействиях, осуществляемых в середине и в конце ночи, только на 20%). Хотя с

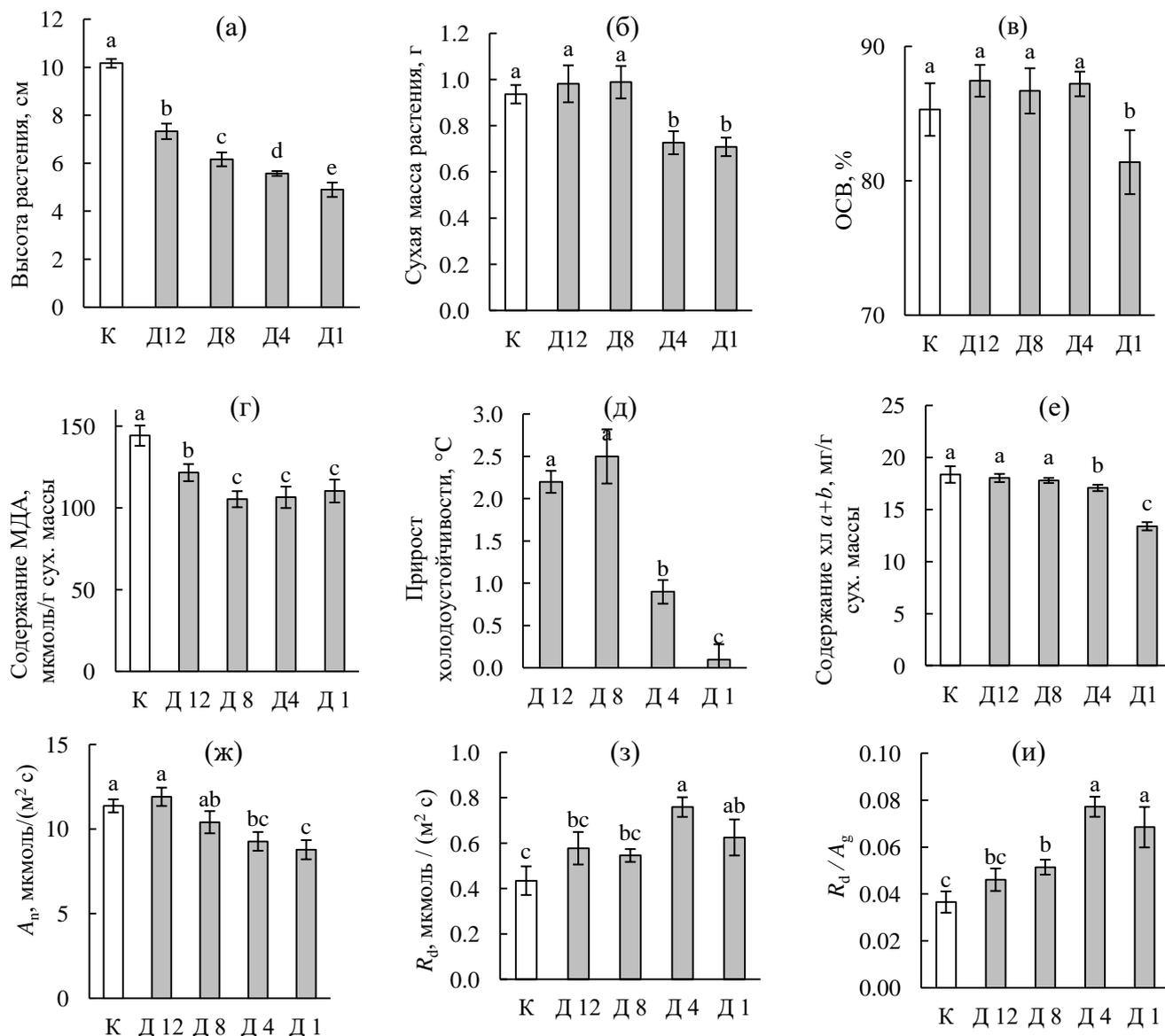


Рисунок 3. Высота (а), сухая масса растений (б), относительное содержание воды (ОСВ, в), содержание МДА (г), прирост холодоустойчивости по отношению к контролю (д), содержание хлорофилла (е), скорость видимого фотосинтеза при ФАР 1000 мкмоль/(м<sup>2</sup>·с) ( $A_n$ , ж), митохондриальное дыхание в темноте ( $R_d$ , з), отношение  $R_d$  к скорости истинного фотосинтеза  $A_g$  ( $R_d/A_g$ , и) у растений *Cucumis sativus*, не подвергавшихся (контроль, К) и подвергавшихся 2 ч ДРОП-воздействиям в конце ночи до 12°C (Д 12), 8°C (Д 8), 4°C (Д 4) и 1°C (Д 1).

практической точки зрения это малоприменимо, т.к. экономически целесообразнее понижать температуру в ночное время, тем не менее важно отметить, что, по крайней мере, у ряда видов ДРОП-воздействия эффективны в отношении торможения линейного роста растений независимо от времени их применения в суточном цикле.

**Скорость снижения температуры.** Результаты нашей работы подтверждают мнение (Minorsky, 1989), что растения способны «измерять» скорость снижения температуры и реагировать на это вполне определенным образом. При непродолжительном действии низкой температуры ее быстрое снижение (более 10°C/мин) вызывает в растениях ряд реакций, отличных от тех, которые наблюдаются при постепенном снижении температуры. Наиболее термочувствительными у растений оказываются быстро изменяющиеся показатели. В наших опытах наибольшие различия проявились по показателям, характеризующим состояние ФСА (рис. 7).

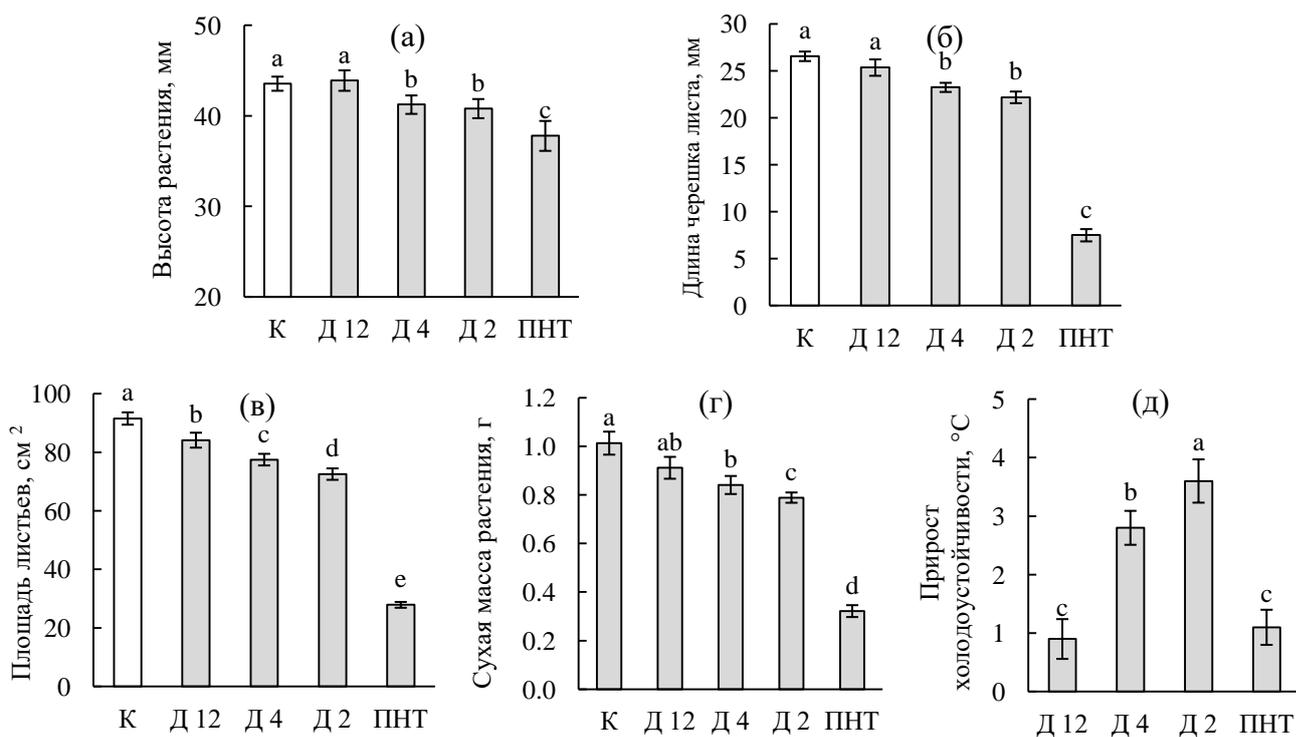


Рисунок 4. Высота растения (а), длина черешка первого листа (б), площадь листьев (в), сухая масса растения (г) и прирост холодоустойчивости по отношению к контролю (д) у растений *Cucumis sativus*, не подвергавшихся (контроль, К) и подвергавшихся ДРОП-воздействиям (12°С однократно в течение 12 ч (Д 12), в течение 3-х суток по 4 ч (Д 4), в течение 6-ти суток по 2 ч (Д 2) или постоянному действию температуры 12°С в течение 6-ти суток (ПНТ).

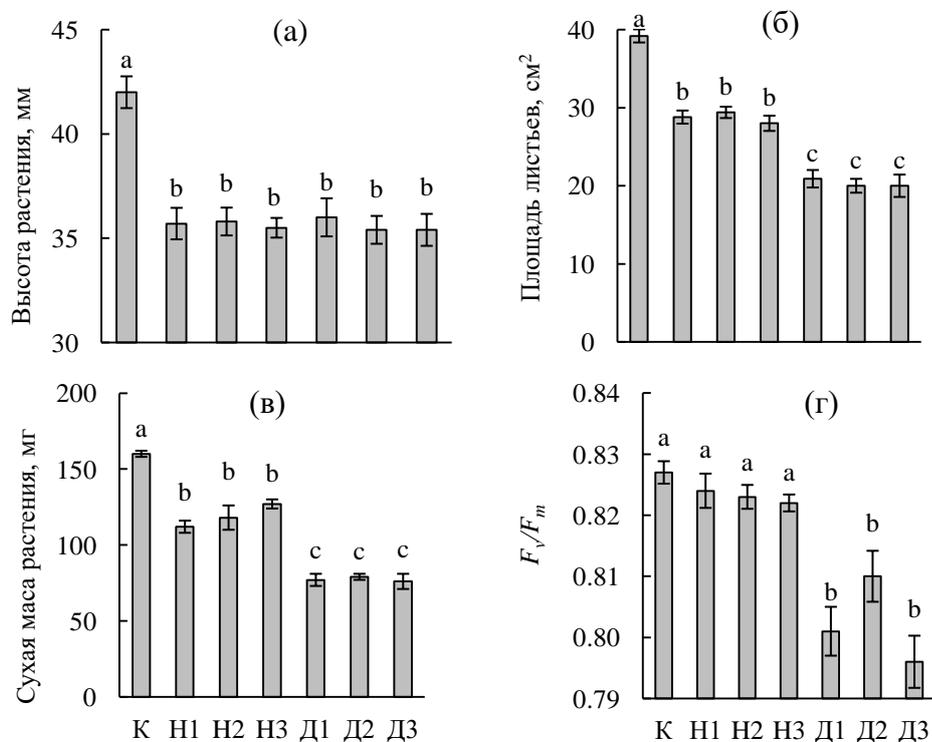


Рисунок 5. Влияние ДРОП-воздействий (10°С, 2 ч) в начале (Н1), середине (Н2), конце ночи (Н3) и в начале (Д1), середине (Д2) и конце дня (Д3) на высоту растений (а), площадь листьев (б), сухую массу растений (в),  $F_v/F_m$  (г) у растений *Cucumis sativus*. К – контроль.

Данное обстоятельство необходимо учитывать при проведении лабораторных экспериментов, когда в результате быстрой перестановки растений из одних температурных условий в другие они подвергаются резкому перепаду температур, и в этом случае именно скорость изменения температуры может оказаться более сильным, определяющим реакцию растения фактором по сравнению с ее абсолютным значением (Minorsky, 1989; Minorsky, Spanswick, 1989).

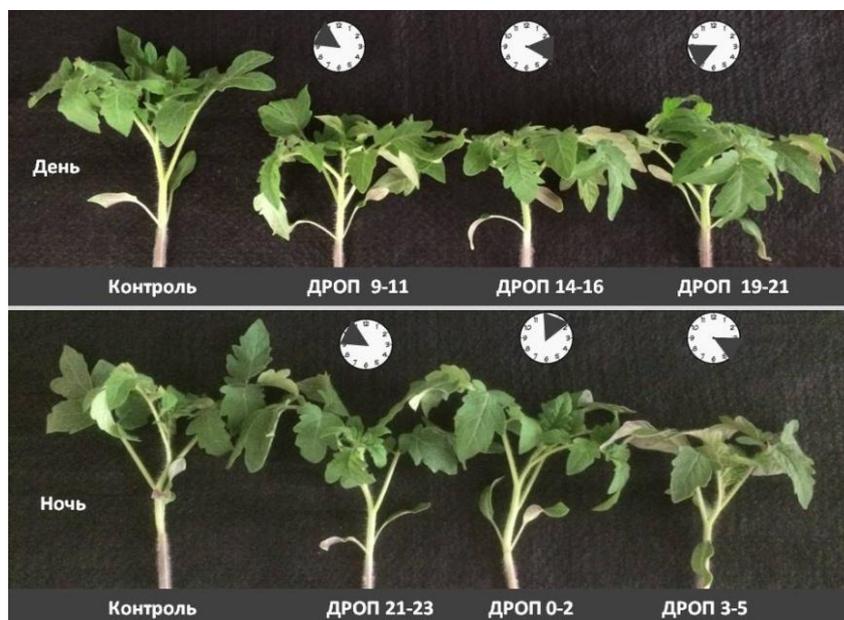


Рисунок 6. Внешний вид растений *Solanum lycopersicum*, не подвергавшихся (контроль) и подвергавшихся ДРОП-воздействиям в начале, середине и конце дня и ночи.

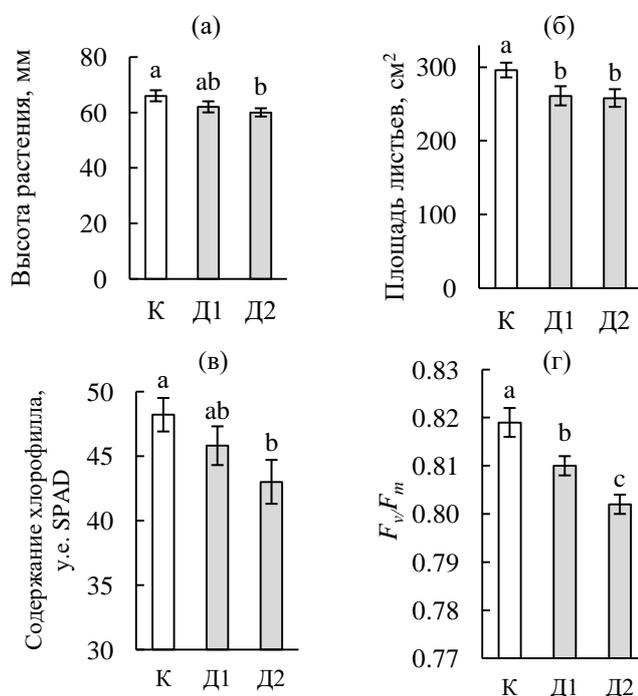


Рисунок 7. Влияние скорости снижения температуры на высоту (а), площадь листьев (б), содержание хлорофилла (в),  $F_v/F_m$  (г) у растений *Cucumis sativus*, не подвергавшихся (контроль, К) и подвергавшихся ДРОП-воздействия (2 ч, 9°C) с медленным (0,4°C/мин (Д1) и быстрым (11°C/мин (Д2) снижением температуры.

## Глава 5. Особенности реакции растений на ДРОП-воздействия в зависимости от внутренних и внешних факторов

**Влияние возраста листьев на их реакцию на ДРОП-воздействия.** Изучение реакции растений на ДРОП-воздействия ( $12^{\circ}\text{C}$ , 2 ч) в зависимости от возраста листьев показало, что данный фактор оказывает значительное влияние, которое в частности проявляется в том, что листья, подвергавшиеся ДРОП-воздействиям в молодом возрасте, в фазе активного роста (ДРОП<sub>I</sub>), были способны к более значимому повышению устойчивости фотосинтеза к низкой температуре (рис. 8), в то время как листья, находившиеся во время ДРОП-воздействий в зрелом состоянии (ДРОП<sub>II</sub>), характеризовались меньшими адаптационными возможностями. По-видимому, это связано с тем, что адаптация зрелых листьев к ДРОП-воздействиям происходит за счет изменения работы уже существующих (сформированных) клеточных структур и систем, что, как следует из наших данных, сужает их адаптационные возможности.

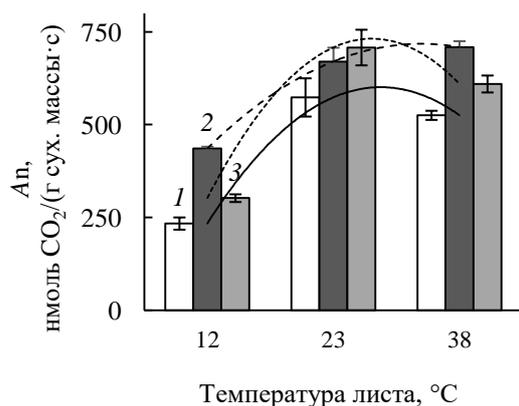


Рисунок 8. Видимый фотосинтез ( $A_n$ ) при ФАР  $1200 \text{ мкмоль}/(\text{м}^2 \text{ с})$  в листьях растений *Cucumis sativus*, не подвергавшихся (контроль, 1) и подвергавшихся ДРОП-воздействиям в фазе активного роста (ДРОП<sub>I</sub>, 2) и в зрелом состоянии (ДРОП<sub>II</sub>, 3).

**Влияние световых условий на реакцию растений на ДРОП-воздействия.** Свет способен оказывать значительное модифицирующее влияние на действие многих внешних факторов, включая ДРОП-воздействия. Так, результаты наших опытов с ДРОП-воздействиями на разных видах растений в дневное и ночное время показали, что эффекты ДРОП-воздействий на растения различаются в зависимости от того, осуществляются эти воздействия на свету или в темноте. В частности, действие ДРОП на свету приводит к большему торможению линейного роста. В то же время свет способен усиливать негативное влияние холода на растения, вызывая в условиях действия низких температур более ощутимые изменения в ФСА, которые могут приводить к снижению скорости накопления биомассы и урожайности (табл. 2, рис. 9).

Световые условия выращивания растений также могут существенным образом модифицировать отклик растений на ДРОП-воздействия. Более высокий уровень освещенности ( $320 \text{ мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$  ФАР) при выращивании растений *C. sativus* способствовал поддержанию растениями, подвергающимися ДРОП-воздействиям в темноте, высоких скоростей фотосинтеза (на уровне контрольных растений) при оптимальной температуре и повышению устойчивости фотосинтеза к низкой температуре (рис. 10). При относительно низкой освещенности ( $120 \text{ мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$  ФАР) влияние ДРОП-воздействий было менее выраженным, вероятно, из-за дефицита ассимилятов, что само по себе ограничивает рост растений.

Наши исследования и анализ литературы (Erwin, Heins, 1990b; Moe et al., 1995; Спиридонова и др., 2010) показали, что фотопериод также оказывает влияние на реакцию растений на ДРОП-воздействия. Наибольший эффект ДРОП-воздействий на компактность растений проявляется в условиях короткого фотопериода. С увеличением фотопериода (от 8 до 16 ч) эффект ДРОП-воздействий ослабевает или отсутствует. Для проявления эффекта ДРОП-воздействий в условиях длинных фотопериодов (16–24 ч), как правило, требуются более длительные низкотемпературные воздействия. Вероятно, это связано с усилением синтеза гиббереллинов по мере увеличения фотопериода, что свойственно растениям всех фотопериодических групп (Oden, Heide, 1989; Zeevaart et al., 1991).

Таблица 2. Влияние ДРОП-воздействий в темноте (Т) и на свету (С) на рост, развитие, содержание хлорофилла и МДА, величину  $F_v/F_m$ , прирост холодоустойчивости (ХУ), раннюю и общую урожайность у теплолюбивых (*Cucumis sativus*, *Capsicum annuum*, *Solanum lycopersicum*) и холодостойких (*Brassica oleraceae* var. *botrytis*, *Triticum aestivum*) видов растений (% от контроля)

Показатель	Теплолюбивые виды						Холодостойкие виды			
	<i>C. sativus</i>		<i>C. annuum</i>		<i>S. lycopersicum</i>		<i>B. oleraceae</i>		<i>T. aestivum</i>	
	Т	С	Т	С	Т	С	Т	С	Т	С
Сухая масса растения	80*	55*	96	73*	86	58*	85	57*	93	78*
Площадь листьев	79*	63*	92	78*	88*	74*	90	82*	98	82*
Высота растения	88*	74*	78*	81*	95*	83*	97	93*	83*	68*
Число листьев	79*	82*	94*	93*	97	104	97	94*	100	100
Содержание хл <i>a + b</i>	101	59*	99	95	95	76*	113	114	98	91*
Содержание МДА	104	119*	92	108*	108	92	88	101	93	110
$F_v/F_m$	0.811	0.795*	0.806*	0.800*	0.817	0.809*	0.833	0.830	0.806*	0.795*
Прирост ХУ, °С	1.8*	1.6*	2.0*	2.7*	2.8*	3.4*	2.3*	2.2*	2.9*	3.7*
Ранняя урожайность	112	51*	150*	100	115*	99	-	-	-	-
Общая урожайность	113	60*	102	94	98	92	106	93	-	-

\* – различия с контролем значимы при  $P < 0.05$ ; - – отсутствие данных. Значения  $F_v/F_m$  представлены в абсолютных величинах, а прирост ХУ означает увеличение ХУ по отношению к контролю.

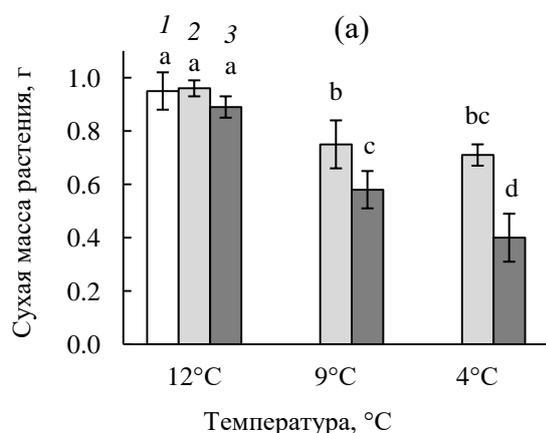


Рисунок 9. Сухая масса (а) и внешний вид (б) растений *C. sativus*, не подвергавшихся (контроль, 1) и подвергавшихся ДРОП-воздействиям (12°, 9° или 4°С, 2 ч) в конце ночи (2) или в начале дня (3).

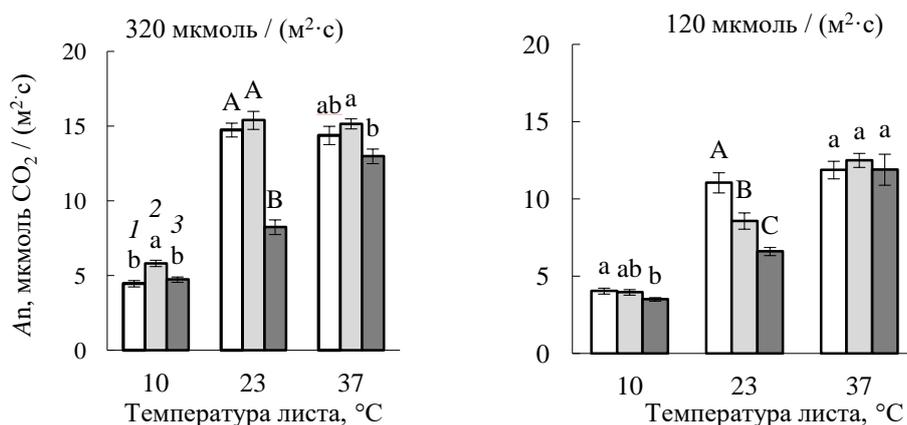


Рисунок 10. Скорость видимого фотосинтеза ( $A_n$ ) растений *Cucumis sativus*, выросших в условиях «высокого» (320 мкмоль/( $m^2 \cdot c$ )) и «низкого» (120 мкмоль/( $m^2 \cdot c$ )) света и не подвергавшихся (контроль, 1) или подвергавшихся ДРОП-воздействиям (9°C, 2 ч) в темноте (2) или на свету (3)

**Влияние водного фактора на реакцию растений на ДРОП-воздействия.** Результаты серии экспериментов с различными условиями водообеспеченности растений показали, что реакция растений на ДРОП-воздействия в значительной мере зависит от обеспеченности растений водой. И относительная влажность воздуха (ОВВ), и режим полива оказывают сильное и не только количественное, но и качественное влияние на то, как растения реагируют на ДРОП-воздействия. В условиях высокой ОВВ ДРОП-воздействия тормозят рост, не снижая или даже увеличивая биомассу растений, что приводит к увеличению их компактности (сухая масса растения/высота растения) (табл. 3). В условиях низкой ОВВ эффекты ДРОП-воздействий на компактность растений нивелируются ввиду сильного морфогенетического эффекта самой ОВВ и значительного снижения биомассы растений в результате ДРОП-воздействий в условиях низкой водообеспеченности.

Полученные данные также свидетельствуют о том, что при высокой относительной влажности воздуха ДРОП-воздействия более эффективны, чем «периодическая засуха» (создаваемая искусственно), для управления ростом и получения более компактных растений в качестве альтернативы использованию ретардантов. Сочетание ДРОП-воздействий с «периодической засухой» также позволяет получать более компактные растения, причем в этом случае повышается их устойчивость к водному стрессу, индуцированному низкой температурой (табл. 3, рис. 11).



Рисунок 11. Внешний вид второго листа у контрольных (К) растений *Cucumis sativus* и подвергавшихся ДРОП-воздействиям (10°C, 2 ч), выращиваемых в условиях полного полива (полив) или «засухи» при относительной влажности воздуха 80% (верхний ряд) или 30% (нижний ряд) после холодового теста растений (4°C в течение 1 сут).

Таблица 3. Влияние относительной влажности воздуха (ОВВ) и условий полива на реакцию растений *Cucumis sativus* на ДРОП-воздействия (10°C, 2 ч) (% от контроля)

Показатель	ОВВ 80%		ОВВ 30%	
	полив	«засуха»	полив	«засуха»
<i>Рост и развитие растений</i>				
Высота растений	90*	85*	95	94
Длина черешков листьев	92*	78*	82*	78*
Площадь листьев	103	103	90*	79*
Количество листьев	100	80*	103	77*
Сухой вес растений	112*	109*	98	85*
Компактность	124*	128*	103	91
<i>Водный режим</i>				
ОСВ	103	101	102	99
Транспирация	99	91	100	112
Устьичная проводимость	97	66*	103	114
<i>Газообмен</i>				
Видимый фотосинтез	115*	107*	100	103
Дыхание	93	80	71	138
<i>Холодоустойчивость</i>				
Холодоустойчивость (ЛТ <sub>50</sub> )	123*	123*	139*	142*
Содержание МДА	95	70*	100	89*
ОВЭ	102	37*	65*	85*

\* – различия с контролем значимы при  $P < 0.05$

Показатели контрольных растений (без низкотемпературных воздействий) приняты за 100%. Содержание МДА и ОВЭ приведены для листьев растений после холодоговго теста.

## Глава 6. Особенности реакции разных по отношению к температуре и свету групп растений на ДРОП-воздействия

**Теплолюбивые и холодостойкие растения.** Несмотря на значительные качественные и количественные различия в реакциях холодостойких и теплолюбивых растений на постоянное продолжительное действие и последствие пониженных температур (рис. 1, 2, табл. 1), их реакции на ДРОП-воздействия в целом качественно схожи, а степень проявления зависит от абсолютных значений, до которых понижают температуру. И у теплолюбивых, и у холодостойких видов ДРОП-воздействия вызывают торможение линейного роста растений, а также целый спектр других физиологических изменений, способствующих более полному проявлению адаптивного потенциала, в частности, обеспечивая более высокую скорость фотосинтеза при низкой температуре по сравнению с растениями, не подвергавшимися низкотемпературным воздействиям (рис. 1, 2, табл. 1, 2), а также рост их холодоустойчивости (табл. 1, 2).

**Растения разных фотопериодических групп.** Результаты наших опытов, проведенных с растениями разных фотопериодических групп (КДР *Chrysanthemum carinatum*, НДР *Tagetes erecta*, ДДР *Petunia x hybrida*) в условиях разных (8, 12 и 16 ч) фотопериодов, и анализ литературы (Hendriks et al., 1992; Cuijpars, Vogelesang, 1992; Ueber, Hendriks, 1992; Cockshull et al., 1995; Мое et al., 1995) позволяют заключить, что реакция растений на ДРОП-воздействия зависит не от их принадлежности к определенной фотопериодической группе (короткодневные, длиннодневные или фотопериодически нейтральные), а прежде всего определяется условиями проведения опыта, а именно продолжительностью фотопериода.

**Светлюбивые и теневыносливые растения.** Сравнительная оценка светлюбивых (весенне-летний экотип) и теневыносливых (зимне-весенний экотип) гибридов *S. sativus* показала, что отношение растений к свету может влиять на их реакцию на ДРОП-воздействия. У светлюбивых и теневыносливых гибридов *S. sativus* в ответной реакции на ДРОП-воздействия наряду с общими чертами наблюдается определенная специфичность, связанная с экотипическими особенностями того или иного гибрида. Наибольшие различия между светлюбивыми и теневыносливыми гибридами проявились в их способности к температурной адаптации: изученные светлюбивые гибриды характеризовались по сравнению с теневыносливыми более высокой способностью к повышению холодоустойчивости под влиянием ДРОП на свету. Отдаленный же во времени эффект действия светового ДРОП в виде снижения урожайности, особенно ранней (на 50–65%), проявился только у теневыносливых гибридов.

## Глава 7. Реакция растений на совместное действие круглосуточного освещения и ДРОП-воздействий

Изучение реакции растений на ДРОП-воздействия в условиях разных фотопериодов показало, что в условиях круглосуточного освещения различия в реакции ФСА растений на постоянную температуру и режим с применением ДРОП выражены в наибольшей степени. Опыты в условиях круглосуточного освещения показали, что ДРОП-воздействия с использованием закаливающих значений температуры препятствуют световому повреждению листьев и стабилизируют работу ФСА у чувствительных к круглосуточному освещению растений (рис. 12, 13).

Следует подчеркнуть, что эффективность ДРОП-воздействий для предотвращения развития хлороза листьев в условиях круглосуточного освещения зависит от абсолютного значения «нижней температуры». ДРОП-воздействия неэффективны, если она не относится к диапазону закаливающих температур, даже если величина градиента достаточно велика. Также следует иметь в виду, что ДРОП-воздействия не обладают выраженным последствием и нивелируют или ослабляют повреждающий эффект круглосуточного освещения только в период их применения.

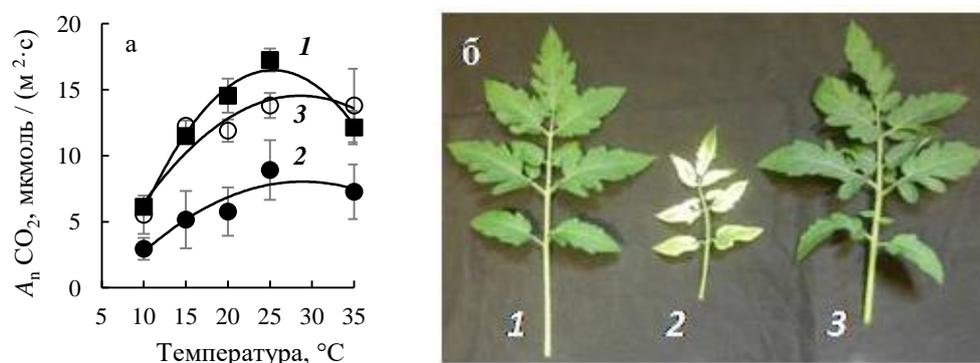


Рисунок 12. Скорость видимого фотосинтеза ( $A_n$ ) (а) и внешний вид (б) пятого листа растений *S. lycopersicum*, выращенных при 16 ч фотопериоде и температуре 26 $^{\circ}\text{C}$  (1), 24 ч фотопериоде и температуре 26 $^{\circ}\text{C}$  (2), 24 ч фотопериоде, температуре 26 $^{\circ}\text{C}$  и ДРОП-воздействиях (10 $^{\circ}\text{C}$ , 2 ч) (3) (36 день от посадки).



Рисунок 13. Внешний вид листьев *Solanum lycopersicum* (а), *Solanum melongena* (б) и *Capsicum annuum* (в), выращенных при 16 ч фотопериоде (верхние ряды), 24 ч фотопериоде и постоянной температуре 26°C (средние ряды) и 24 ч фотопериоде и ДРОП-воздействиях (нижние ряды).

Нашими исследованиями доказано, что применение запатентованного нами «Способа выращивания рассады томата в защищенном грунте» (патент на изобретение РФ № 2494605) в условиях круглосуточного освещения с применением ДРОП-воздействий приводит к повышению эффективности использования световой энергии (на 36%) при выращивании рассады *Solanum lycopersicum* и увеличению ранней урожайности (на 7–10%), что с учетом более высокой реализационной цены на раннюю продукцию может обеспечить дополнительный экономический эффект.

## Глава 8. Физиологические механизмы реакции растений на ДРОП-воздействия

**Линейный рост и морфогенез.** В основе торможения роста растений под влиянием ДРОП-воздействий, который зафиксирован нами и другими авторами в отношении целого ряда видов, лежат изменения в содержании активных гиббереллинов (Jensen et al., 1996; Grindal et al., 1998a, b; Мое, Grindal, 2000).

Известно также, что в ответной реакции на ДРОП-воздействия определенную роль может играть фитохром В (Мое, Grindal., 2000; Patil et al., 2003). Возможно, он регулирует чувствительность тканей стебля к гиббереллинам и именно благодаря фитохрому В растения имеют высокое содержание гиббереллинов в условиях длинных фотопериодов.

Наши результаты и литературные данные (Ueber, Hendriks, 1997) также позволяют считать, что влияние ДРОП-воздействий на водообмен следует рассматривать как одну из важных причин торможения роста растений.

Наличие углеводов является необходимым условием для роста органов, а нехватка фотоассимилятов (служащих строительным материалом и субстратами для дыхания) может снижать скорость роста и тем самым нивелировать эффект ДРОП-воздействий, что показано в опытах с использованием относительно низкой освещенности. Добавим, что в определенных случаях, эффект ДРОП-воздействий в плане торможения роста может не проявляться из-за того, что ДРОП-воздействия осуществляются в конце ночи или в начале дня, когда возникает наибольший дефицит ассимилятов, необходимых для роста.

Таким образом, физиологические механизмы, обуславливающие морфогенетический эффект ДРОП-воздействий, а именно влияние на рост растений, включают изменение гормонального и водного статуса растений, а также участие фитохромной системы, при этом эффекты ДРОП-воздействий могут быть модифицированы действием светового и водного факторов (рис. 14). Морфогенетический эффект ДРОП-воздействий может снижаться или нивелироваться в условиях, способствующих очень быстрому росту, а именно в условиях длинных фотопериодов (из-за высокого содержания активных гиббереллинов) и низкого соотношения красного (К) и дальнего красного (ДК) света – К/ДК (при высокой плотности посадки, использовании ламп с низким отношением К/ДК, затенении), а также при сильно заторможенном росте в условиях низкой освещенности растений (вследствие недостатка фотоассимилятов), низкой относительной влажности воздуха и при высоком соотношении К/ДК (при использовании специальных

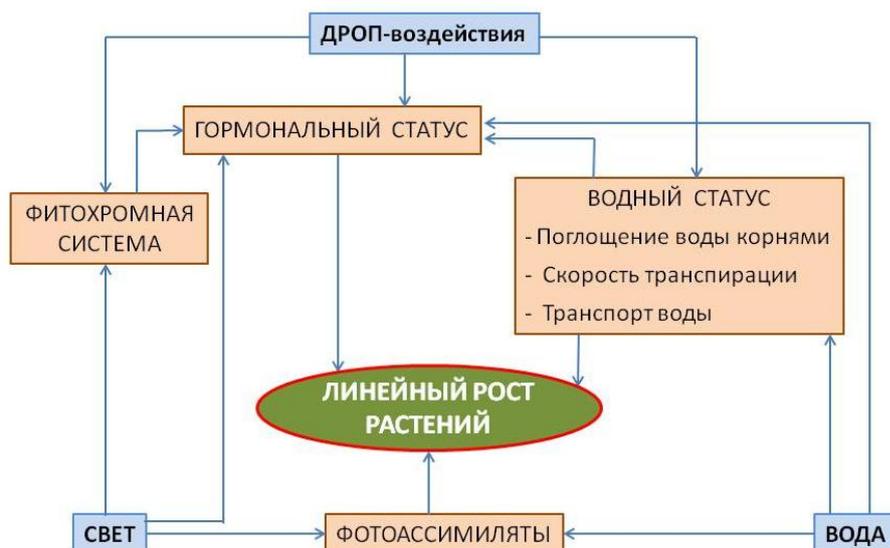


Рисунок 14. Влияние температурного, светового и водного факторов на линейный рост растений, подвергающихся ДРОП-воздействиям (использованы собственные данные и результаты работ Moe, Grindal, 2000; Patil et al., 2003; Stavang et al., 2007, 2010).

фильтров или ламп с высоким соотношением К/ДК). При этом эффективность ДРОП-воздействий может усиливаться при их сочетании с «периодической засухой» в условиях высокой относительной влажности воздуха.

**Вегетативное и репродуктивное развитие.** Главными факторами, определяющими скорость развития растений, как известно, являются не температура дня или ночи, а среднесуточная температура (Runkle, 2010), а сроки цветения определяются суммой эффективных температур, и поскольку ДРОП-воздействия в силу краткосрочности приводят лишь к незначительному их понижению, то ДРОП-воздействия, которые применяются в практических целях, как правило, не оказывают влияния на скорость вегетативного и генеративного развития. Однако, в тех случаях, когда ДРОП-воздействия характеризуются большой интенсивностью и/или продолжительностью, возможно снижение скорости появления листьев и/или задержка начала цветения (Ueber, Hendriks, 1992; Moe, 1995). В наших работах отмечалось некоторое замедление вегетативного развития при увеличении продолжительности ДРОП-воздействий (до 4 ч) или при увеличении их интенсивности (снижение до 4° и 1°С), но они были несопоставимы с остановкой развития при ПНТ. Замедления генеративного развития мы не отмечали и даже наблюдали увеличение ранней урожайности у растений *Solanum lycopersicum* (на 10–15%) и *Solanum melongena* (на 35–50%), подвергавшихся ДРОП-воздействиям в ночное время во время пререпродуктивного периода.

**Фотосинтез, дыхание и продуктивность.** Фотосинтез является одним из наиболее чувствительных к холоду физиолого-биохимических процессов, поэтому адаптация растений к низким температурам тесно связана с адаптацией ФСА, которая проявляется в повышении устойчивости фотосинтеза к понижениям температуры (Климов и др., 2010). Нашими исследованиями на разных видах показано, что ДРОП-воздействия, в отличие от ПНТ, не снижают скорость фотосинтеза в оптимальных условиях, а в условиях низкой температуры вызывают ее увеличение. Способность растений, подвергающихся ДРОП-воздействиям, поддерживать устьица в открытом состоянии в условиях низких температур, способствует более полной реализации адаптивного потенциала растений, что обеспечивает высокий уровень фотосинтеза. Показано также, что в результате ДРОП-воздействий у некоторых видов растений увеличивается фотосинтетическая эффективность использования воды, что отражает увеличение их устойчивости к дефициту воды. В то же время ДРОП-воздействия, особенно на свету, вызывают снижение эффективности использования световой энергии в фотосинтетических реакциях (види-

мого квантового выхода фотосинтеза) в результате инициации ряда защитно-приспособительных реакций на низкую температуру, позволяющих им избежать повреждения ФСА.

Изучение дыхательного метаболизма растений с использованием специфического ингибитора альтернативной цианид-резистентной оксидазы показало, что стимуляция дыхания в результате ДРОП-воздействий, проявляющаяся при низких температурах у растений *Cucumis sativus*, обусловлена в основном повышением активности цитохромного, а не альтернативного пути дыхания. У холодостойкой *Triticum aestivum* ДРОП-воздействия, в отличие от ПНТ, не вызвали явных изменений в дыхательном метаболизме растений.

Анализ изменения соотношения темнового дыхания ( $R_d$ ) листьев к фотосинтезу ( $A_g$ ) –  $R/A$  (показатель сбалансированности у растения основных физиологических процессов (Рахманкулова, 2002) под влиянием ДРОП-воздействий показал, что оно увеличивается, при этом величина изменения возрастает с усилением интенсивности ДРОП-воздействий, то есть со снижением значения действующей на растения температуры (рис. 3и). Увеличение под влиянием ДРОП-воздействий величины  $R/A$  на уровне листа было обусловлено в большей степени повышением  $R_d$  и в меньшей степени – снижением  $A_g$ . Важно, что в случае ДРОП-воздействий абсолютные значения температур, приводящие к увеличению  $R/A$ , оказываются значительно ниже тех, которые при постоянном действии температуры приводят к снижению скорости фотосинтеза и возрастанию скорости дыхания, а следовательно, к росту  $R/A$ . Для примера, при постоянном действии температуры 12°C (6 сут) величина  $R/A$  составляет 2,08 (рис. 3и), а при ДРОП 12 – всего 0,05. Это говорит о том, что при ДРОП-воздействиях температурный диапазон, в пределах которого растения способны поддерживать на определенном уровне соотношение  $R/A$  (и, соответственно, скорость накопления сухой биомассы), значительно шире, чем при постоянном длительном действии низких температур.

**Холодоустойчивость.** Для преодоления стресса, вызванного продолжительным действием низкой температуры, в растениях запускается каскад изменений, вызывающих экспрессию определенных генов (генов холодового ответа) и индуцирующих одновременно с этим целый ряд биохимических и физиологических изменений, приводящих в итоге к повышению устойчивости (Титов и др., 2006; Трунова, 2007; Theocharis et al., 2012; Войников, 2013 и др.). Анализ данных, полученных в нашей лаборатории другими авторами, и собственные результаты позволяют заключить, что в основе повышения холодоустойчивости теплолюбивых растений, подвергающихся ДРОП-воздействиям, лежат следующие события: изменения в экспрессии генов холодового ответа и в синтезе белков (Марковская и др., 2007; Лаврова и др., 2011); изменение липидного состава мембран, а именно увеличение ненасыщенности жирных кислот (Марковская и др., 2009; Лаврова и др., 2012), приводящее к увеличению текучести мембран и понижению критической температуры; адаптивные изменения в ФСА, приводящие к поддержанию фотосинтеза при низкой температуре, что позволяет сохранять относительно высокое соотношение фотосинтез/дыхание, обеспечивая растение фотоассимилятами, увеличение содержания каротиноидов. Участие и роль в механизмах повышения холодоустойчивости растений, наблюдаемого под влиянием ДРОП-воздействий, физиолого-биохимических изменений, связанных с накоплением сахаров и других осмотически активных веществ, а также активацией антиоксидантной системы требуют дополнительного изучения. В наших работах не было выявлено значительного увеличения содержания пролина и активности антиоксидантных ферментов в ответ на ДРОП-воздействия, а выявленная Е.Ф. Марковской с соавт. (2010) динамика изменений концентрации отдельных фракций углеводов в варианте с ДРОП-воздействиями была сходна с таковой у контрольных растений.

Изучение особенностей реакции растений огурца и пшеницы на ПНТ и ДРОП-воздействия, у которых был подавлен биосинтез белков на 80S цитоплазматических рибосомах (с помощью циклогексимида) или на 70S рибосомах митохондрий и хлоропластов (с помощью хлорамфеникола) позволило установить зависимость процесса повышения холодоустойчивости растений при ДРОП-воздействиях от биосинтеза белков, подобно тому, как это установлено ра-

нее в отношении реакции растений на длительное (постоянное) действие холода (Трунова, Зверева, 1977; Дроздов и др., 1984; Титов и др., 2006).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В естественных условиях растения на протяжении всей жизни испытывают воздействие многих природно-климатических факторов, резкие и значительные колебания которых нередко ставят их на грань выживания. Поэтому в процессе эволюции растений их жизнедеятельность в целом и ритмика отдельных физиологических процессов постепенно адаптировались к сезонным и суточным колебаниям ведущих факторов внешней среды, и прежде всего, к изменениям световых условий и температуры. Поэтому при решении задачи управления ростом растений, их развитием и формированием урожая, что стало возможным в условиях контролируемого климата, прежде всего, шел поиск условий, когда за счет изменения свето-температурных параметров среды достигается наибольший экономический эффект. Так, около 25 лет назад учеными из Мичиганского университета (США) было обнаружено, что с помощью более низкой дневной температуры (по сравнению с ночной) можно задерживать рост в высоту у многих видов растений и получать более компактные растения, что очень важно для овощных культур, клумбовых растений и многих горшечных цветочных растений (Heins, Erwin, 1991; Moe, 1993; Runkle, 2009; Runkle, Blanchard, 2018). Однако, поддерживать ночную температуру выше дневной довольно дорого из-за дополнительных затрат на обогрев и, кроме того, при этом наблюдается ряд побочных эффектов, ухудшающих качество растений (Runkle, 2007, 2010; Runkle, Blanchard, 2018). Эксперименты с манипулированием температурой привели к пониманию, что ее снижение на несколько часов утром частично обеспечивает желаемый эффект от снижения температуры на весь день (Moe, Heins, 1990; Heins, Erwin, 1991; Moe, 1991). В результате во многих тепличных хозяйствах стали применять так называемые ДРОП-воздействия (Myster, Moe, 1995; Moe, Heins, 2000; Runkle, 2009). Но оказалось, что снижать температуру на 2-3 ч в утренние часы, хотя и намного выгоднее экономически, чем поддерживать более высокую ночную температуру в течение всей ночи, тем не менее, технически весьма сложно осуществимо и ведет к дополнительным затратам энергии. Однако, в дальнейшем выяснилось, что многие растения почти так же реагируют на снижение температуры в конце ночи, как и в утренние часы (Moe et al., 1992; Moe, Mortensen, 1992; Grindal, Moe, 1994, 1995; Bakken, Moe, 1995, Grimstad, 1995). Более того, снижение температуры на 5–15°C в конце ночи легко достигается в прохладное время без излишних затрат. Важно отметить, что до недавнего времени считалось, что ДРОП-воздействия не оказывают тормозящего действия на рост стебля, если применяются в другое время суток, кроме как в конце ночи или утром (Runkle, 2009). Но эти выводы были основаны всего на нескольких экспериментах с разными видами растений, проведенными в разных условиях. Результаты наших исследований доказывают, что ДРОП-воздействия в плане торможения линейного роста растений вполне эффективны независимо от времени их применения в суточном цикле. С практической точки зрения применять ДРОП-воздействия в тепличном производстве предпочтительнее, конечно, в конце ночи, но если речь идет о «фабриках растений», где связь с внешними климатическими условиями минимизирована (Graamans et al., 2018), то эта способность ДРОП-воздействий может быть использована в любое удобное время, исходя из производственных задач.

Кроме того, наши эксперименты показали, что гораздо больше, чем от времени в суточном цикле, реакция растений на ДРОП-воздействия зависит от наличия или отсутствия света в период понижения температуры. На свету, помимо тех же механизмов, которые действуют при ДРОП-воздействиях в темноте, подключаются новые, очевидно ориентированные на другие «мишени» воздействия. В результате растения, с одной стороны, приобретают большую компактность, а с другой – испытывают ряд негативных последствий от совместного действия низкой температуры и света, в частности, у них уменьшается содержание хлорофилла и площадь листьев, снижается скорость фотосинтеза и накопления биомассы. Отдаленный негативный эффект может проявляться и в снижении урожая. Следовательно, результат воздействия низкой

температуры на растения может быть разным в зависимости от световых условий, что всегда необходимо учитывать.

Следует также подчеркнуть, что более близкими к реальным условиям произрастания растений в естественной среде или их роста в теплицах являются исследования, в которых воздействие низкой температуры в ночное время или в утренние часы чередуется с последующим действием обычной температуры. В частности, в нашей работе показано, что восстановление значений  $F_v/F_m$  у растений *Capsicum annuum* после их снижения в результате 4-часового ДРОП-воздействия ( $9^\circ\text{C}$ ) происходит при температуре  $23^\circ\text{C}$  в течение 2 ч. Другими авторами (Gorbe et al., 2015) также показано, что растения *C. annuum* способны восстановить значения  $F_v/F_m$  даже после их снижения во время 12-часовой ночи с температурой  $6^\circ\text{C}$  всего за 1 ч пребывания на свету при температуре  $23^\circ\text{C}$ . Благодаря способности быстро восстанавливать фотосинтетическую активность, даже несколько холодных ночей не оказывают существенного влияния на дальнейший рост растения. Это объясняется тем, что более высокие дневные температуры сглаживают неблагоприятные воздействия низких ночных температур, если они не выходили за пределы пригодных для жизни растений. Очевидно, что физиологические процессы, определяющие рост, развитие и формирование урожая, в силу их достаточно большой продолжительности в жизненном цикле растений, сравнительно хорошо адаптированы к широкому диапазону внешних условий и соответственно могут протекать в достаточно широком температурном диапазоне не прекращаясь, а лишь изменяя свою интенсивность.

По нашему убеждению, именно возможность и способность растений в теплое время суток компенсировать негативные последствия действия низких температур и определяет специфику ДРОП-воздействий на растения по сравнению с длительным постоянным действием низких температур. За ДРОП-воздействием в суточном цикле всегда неизбежно следует более теплый и длительный период времени, который наступает или в силу существования в природе суточного градиента температур, или, в случае выращивания растений в условиях контролируемого климата, благодаря тому, что нижний температурный предел для дневной температуры устанавливается, как правило, выше ночного. Растения в это время ликвидируют появившиеся у них нарушения и/или повреждения, метаболизируют и/или нейтрализуют токсические вещества, если они появились под влиянием холода. В случае постоянного действия низкой температуры подобное восстановление и детоксикация не происходят или происходят в значительно меньшей степени, и поэтому накопление токсических веществ ведет к нарушению внутриклеточного метаболизма. Кроме того, при длительном постоянном действии низких температур происходит истощение энергетических и пластических ресурсов, необходимых для формирования повышенной устойчивости, тогда как при ДРОП-воздействиях отношение фотосинтез/дыхание поддерживается на определенном уровне, что дает возможность растениям восполнять запасы ассимилятов и энергии. Очевидно, поэтому при ранней высадке рассады в весенний период даже непродолжительные периоды тепла на фоне низких температур в суточном цикле позволяют теплолюбивым растениям избежать неблагоприятных последствий холода без ущерба для будущего урожая.

Следует специально подчеркнуть, что в нашей работе рассмотрены различия между температурными воздействиями разных типов на уровне физиологических реакций. Понимание этих различий на уровне генома, транскриптома и протеома пока остается задачей будущих исследований. Что касается восприятия сигнала о действии холода, то имеется всего несколько работ, в которых показано, что если низкотемпературные воздействия носят кратковременный характер, то определяющим фактором в восприятии температурного сигнала, скорее всего, выступает скорость изменения температуры (Minorsky, 1989; Minorsky, Spanswick, 1989). При длительных экспозициях более важное значение, видимо, имеет абсолютное значение температуры (Zarka et al., 2003).

Что касается торможения линейного роста растений, то наши исследования физиологических реакции растений на низкотемпературные воздействия двух типов (ДРОП-воздействия и ПНТ) и анализ литературы приводят нас к выводу, что оно происходит благодаря одним и тем же механизмам. В частности, рост тормозится вследствие снижения чувствительности тканей к

гиббереллинам и/или инактивации свободных гиббереллинов (в присутствии света), снижения тургорного давления и недостатка ассимилятов (в случаях, когда происходит фотоингибирование). В отличие от этого, скорость как вегетативного, так и генеративного развития зависит от среднесуточной температуры, поэтому разница между влиянием ДРОП-воздействий и ПНТ в этом случае вполне очевидна, т.к. ДРОП-воздействия изменяют среднесуточную температуру лишь незначительно, а ПНТ – сильно. Поэтому при постоянном действии низкой температуры развитие растений обычно значительно тормозится или прекращается совсем. При ДРОП-воздействиях, как правило, замедления вегетативного развития, изменения сроков цветения и плодоношения не происходит. Исследование фотосинтетической активности также показало, что при ДРОП-воздействиях, в отличие от ПНТ, скорость фотосинтеза в оптимальных условиях не снижается, а при пониженных температурах растения, подвергавшиеся ДРОП-воздействиям, имеют более высокую фотосинтетическую активность. Последнее обусловлено тем, что под влиянием ДРОП-воздействий в ФСА растений происходят адаптивные изменения (которые не наблюдаются при действии ПНТ), позволяющие растениям сохранять высокое отношение фотосинтез/дыхание и обеспечивать себя необходимым количеством фотоассимилятов.

В целом проведенные исследования позволяют заключить, что реакция растений на кратковременные ежесуточно повторяющиеся понижения температуры (ДРОП-воздействия) является выработанным в процессе эволюции ответом растений, испытывающих на протяжении многих поколений не только сезонные и внутрисезонные флуктуации температуры, но и ее колебания в суточном цикле. Также как в случае с реакцией на действие многих других стресс-факторов, адаптация к ДРОП-воздействиям включает в себя достаточно широкий комплекс физиолого-биохимических изменений (удельный вес которых зависит от параметров ДРОП-воздействий, видовых особенностей растений, их физиологического состояния и сопутствующих условий внешней среды), благодаря которым растения оказываются способными не только переносить действие пониженной температуры, но и поддерживать при этом нормальную жизнедеятельность, рост и развитие. Применение ДРОП-воздействий на практике позволяет управлять ростом растений без использования ретардантов и с меньшими затратами энергии, что ведет не только к повышению эффективности сельскохозяйственного производства, но и увеличению доли экологически чистой продукции.

## ВЫВОДЫ

1. Реакция растений на ДРОП-воздействия характеризуется наличием хорошо выраженной специфики. В отличие от длительных низкотемпературных воздействий, ингибирующих рост и фотосинтез у теплолюбивых видов, ДРОП-воздействия (при определенных их параметрах) изменяют габитус растений (делая их более компактными), при этом скорость развития и накопления биомассы у них не снижаются, и растения приобретают более высокую холодоустойчивость.

2. Различия в реакциях растений на ДРОП-воздействия и постоянное продолжительное действие низкой положительной температуры не определяются обычной зависимостью «доза-эффект». При одинаковой «суммарной дозе» ДРОП-воздействий короткие, но более интенсивные воздействия оказывают более сильный эффект, чем продолжительные, но умеренные. При ДРОП-воздействиях ответная реакция растений в большей степени зависит от абсолютного значения, до которого снижается температура, чем от градиента температур.

3. Реакция растений на ДРОП-воздействия зависит от возраста листьев. Активно растущие (молодые) листья обладают более широкими адаптационными возможностями ФСА, чем зрелые (закончившие рост) листья, т.к. они способны под влиянием ДРОП-воздействий к большим структурно-функциональным перестройкам (морфология листа, содержание и соотношение фотосинтетических пигментов, эффективность использования воды, активность антиоксидантных ферментов).

4. Световой фактор (интенсивность освещения и продолжительность фотопериода) оказывает значительное модифицирующее действие на реакцию растений на ДРОП-воздействия. Низкая освещенность в период выращивания растений нивелирует влияние ДРОП-воздействий.

Наибольший морфогенетический эффект ДРОП-воздействий достигается в условиях короткого фотопериода, а с его увеличением для достижения морфогенетического эффекта требуются ДРОП-воздействия большей интенсивности и/или продолжительности.

5. ДРОП-воздействия эффективны в отношении торможения линейного роста растений независимо от времени их применения в суточном цикле. Оптимальное время для ДРОП-воздействий с целью получения компактных растений может не совпадать с периодами наибольшей скорости роста стебля, т.к. ДРОП-воздействия сами по себе способны модифицировать суточную ритмику роста растений. Наличие или отсутствие света в период ДРОП-воздействий оказывает намного более сильное влияние на ответную реакцию растений, чем суточная ритмика чувствительности растений к охлаждению.

6. Реакции растений на ДРОП-воздействия зависят от их обеспеченности водой: в условиях высокой относительности влажности воздуха эффекты ДРОП-воздействий максимальны, а при низкой относительной влажности воздуха они нивелируются.

7. В реакциях растений на ДРОП-воздействия значительную роль играет видоспецифичность, не связанная с их принадлежностью к той или иной группе растений – теплолюбивых или холодостойких, светолюбивых или теневыносливых, короткодневных, длиннодневных или фотопериодически нейтральных.

8. ДРОП-воздействия вызывают стимуляцию темного дыхания растений, преимущественно за счет цитохромного пути дыхания. Переключения переноса электронов с цитохромного на альтернативный путь дыхания под влиянием ДРОП-воздействий не происходит.

9. При ДРОП-воздействиях диапазон температур, в пределах которого растения способны поддерживать соотношение фотосинтез/дыхание на определенном уровне, позволяющем им накапливать ассимиляты, значительно шире, чем при постоянном длительном действии пониженных температур на растения.

10. ДРОП-воздействия индуцируют у растений рост холодоустойчивости, который обеспечивается за счет комплекса физиолого-биохимических изменений, приводящих к понижению значения критической температуры (вызывающей повреждения), а также благодаря адаптивным изменениям в ФСА, позволяющим поддерживать высокое отношение фотосинтез/дыхание при низкой температуре.

11. В условиях длинных фотопериодов (> 20 ч) ДРОП-воздействия препятствуют фотоповреждению листьев и стабилизируют работу ФСА у чувствительных к круглосуточному освещению растений, тем самым обеспечивая повышение их продуктивности, обусловленное увеличением продолжительности фотопериода.

## СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

*Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК для докторских диссертаций:*

1. Марковская Е.Ф., Безденежных В.А., **Харькина (Шибаетва) Т.Г.** Использование пластического индекса для описания роста представителей семейства *Cucurbitaceae* // Ботанический журнал. 1995. Т.80. № 4. С. 71–77.

2. Sysoyeva M.I., Markovskaya E.F., **Kharkina (Shibaeva) T.G.** Optimal temperature drop for the growth and development of young cucumber plants // Plant Growth Regulation. 1997. V. 6. P. 1–5.

3. **Харькина (Шибаетва) Т.Г.**, Марковская Е.Ф. Морфогенез побега с недетерминированным типом роста (на примере *Cucumis sativus* L.) // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117. № 1. С. 122–128.

4. Марковская Е.Ф., **Харькина (Шибаетва) Т.Г.** Временная организация процесса формирования листовой поверхности *Cucumis sativus* L. // Онтогенез. 1997. Т.28. № 2. С. 83–87.

5. Марковская Е.Ф., **Харькина Т.Г. (Шибаетва) Т.Г.** Влияние ограниченного роста корней на морфогенез побега *Cucumis sativus* L. // Онтогенез. 1997. Т. 28. № 3. С.165–170.

6. **Харькина (Шibaева) Т.Г.**, Марковская Е.Ф. Влияние плодоношения на рост и функциональную активность вегетативных органов *Cucumis sativus* L. // Физиология растений. 1999. Т. 46. №4. С. 586–591.
7. **Kharkina (Shibaeva) T.G.**, Ottosen C.-O., Rosenqvist E. Effects of root restriction on the growth and physiology of cucumber plants // *Physiologia Plantarum*. 1999. V. 105. P. 434–441.
8. Sysoyeva M.I., Markovskaya E.F., **Kharkina (Shibaeva) 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.
9. Sysoyeva M.I., **Kharkina (Shibaeva) T.G.** A method for quantifying the effect of temperature treatments on plant quality // *The Journal of Agricultural Science*. 2000. V. 134. P. 221–226.
10. Марковская Е.Ф., Сыsoева М.И., **Харькина (Шibaева) 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.
11. Сыsoева М.И., Марковская Е.Ф., **Харькина (Шibaева) Т.Г.** Современное состояние проблемы воздействия кратковременного снижения температуры на рост растений // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121. № 2. С. 186–193.
12. Сыsoева М.И., Марковская Е.Ф., **Харькина (Шibaева) Т.Г.** Современные подходы к выращиванию растений в условиях защищенного грунта (обзор) // Сельскохозяйственная биология. 2001. № 3. С. 96–98.
13. **Харькина (Шibaева) Т.Г.**, Марковская Е.Ф., Сыsoева М.И. Влияние термопериода на рост и развитие огурца // Онтогенез. 2003. Т. 34. № 2. С. 154–159.
14. Sysoeva M.I., Markovskaya E.F., Sherudilo E.G., **Shibaeva T.G.** Pre-sowing seed treatment with temperature drop influences plant growth and flowering of marigold and pansy // *The Journal of Horticultural Science & Biotechnology*. 2010. V. 85. № 3. P. 238–240.
15. Икконен Е.Н., **Шibaева Т.Г.**, Сыsoева М.И., Шерудило Е.Г. Устьичная проводимость *Cucumis sativus* L. при длительном и кратковременном действии низких температур // Физиология растений. 2012. Т. 59. № 5. С. 716–720.
16. **Шibaева Т.Г.**, Марковская Е.Ф. Рост и развитие огурца *Cucumis sativus* L. в прегенеративный период в условиях длинных фотопериодов // Онтогенез. 2013. Т. 44. №2. С. 101–109.
17. **Шibaева Т.Г.**, Шерудило Е.Г. Действие и последствие ДРОП при круглосуточном освещении на рост и репродуктивное развитие томата // Физиология растений. 2015. Т. 62. № 3. С. 355–361.
18. Икконен Е.Н., **Шibaева Т.Г.**, Титов А.Ф. Реакция фотосинтетического аппарата листа у *Cucumis sativus* L. на кратковременное ежесуточное понижение температуры // Физиология растений. 2015. Т. 62. № 4. С. 528–532.
19. **Шibaева Т.Г.**, Шерудило Е.Г., Икконен Е.Н., Титов А.Ф. Влияние кратковременных ежесуточных понижений температуры на активность антиоксидантных ферментов в листьях огурца разного возраста // Труды Карельского научного центра РАН. Серия «Экспериментальная биология». 2015. № 12. С. 107–115.
20. Ikkonen E.N., **Shibaeva T.G.**, Rosenqvist E., Ottosen C.-O. Daily temperature drop prevents inhibition of photosynthesis in tomato plants under continuous light // *Photosynthetica*. 2015. V. 53. № 2. P. 389–394.
21. **Шibaева Т.Г.**, Марковская Е.Ф., Икконен Е.Н., Шерудило Е.Г. Оценка эффективности ДРОП-обработки растений томата для предотвращения фотоповреждения листьев в условиях круглосуточного освещения // Российская сельскохозяйственная наука. 2015. Т. 5. С. 10–13.
22. **Шibaева Т.Г.**, Икконен Е.Н., Шерудило Е.Г., Титов А.Ф. Особенности реакции различных по требовательности к свету гибридов *Cucumis sativus* L. на ежесуточные кратковременные показатели и урожайность // Труды Карельского научного центра РАН. Серия Экспериментальная биология. 2016. № 6. С. 56–64.

23. **Шибаета Т.Г.**, Шерудило Е.Г., Титов А.Ф. Особенности реакции растений *Cucumis sativus* L. на ДРОП в зависимости от скорости снижения температуры // Труды Карельского научного центра РАН. Серия Экспериментальная биология. 2016. № 7. С. 121–127.

24. Икконен Е.Н., **Шибаета Т.Г.**, Шерудило Е.Г., Титов А.Ф. Влияние ДРОП-воздействий на эффективность использования световой энергии в процессе фотосинтеза у растений огурца // Труды Карельского научного центра РАН. Серия Экспериментальная биология. 2016. № 6. С. 49–55.

25. Марковская Е.Ф., **Шибаета Т.Г.** Низкотемпературные сенсоры у растений: гипотезы и предположения // Известия РАН. Серия Биологическая. 2017. №2. С. 120–128.

26. **Шибаета Т.Г.**, Титов А.Ф. Влияние круглосуточного освещения на пигментный комплекс растений сем. *Solanacea* // Труды Карельского научного центра РАН. Серия Экспериментальная биология. 2017. № 5. С. 111–118.

27. Икконен Е.Н., **Шибаета Т.Г.**, Титов А.Ф. Влияние кратковременных ежесуточных понижений температуры на соотношение дыхания и фотосинтеза у теплолюбивых растений // Физиология растений. 2018. Т. 65, №1. С. 63–69.

28. **Шибаета Т.Г.**, Шерудило Е.Г., Титов А.Ф. Реакция растений *Cucumis sativus* L. на длительное постоянное и кратковременные ежесуточные воздействия низких температур // Физиология растений. 2018. Т. 65, №2. С. 68–77.

29. **Шибаета Т.Г.**, Икконен Е.Н., Шерудило Е.Г., Титов А.Ф. Особенности реакции растений на ежесуточные понижения температуры в зависимости от их интенсивности и продолжительности // Труды Карельского научного центра РАН. Серия Экспериментальная биология. 2018. № 12. С. 20–37.

30. Шерудило Е.Г., **Шибаета Т.Г.** Влияние кратковременных ежесуточных понижений температуры на холодоустойчивость листьев разного возраста // Труды Карельского научного центра РАН. Серия Экспериментальная биология. 2018. №6. С. 115–123.

31. **Шибаета Т.Г.**, Шерудило Е.Г., Икконен Е.Н., Титов А.Ф. Влияние водного фактора на реакцию растений *Cucumis sativus* L. на кратковременное ежесуточное понижение температуры // Физиология растений. 2019. Т. 66, №3. С. 230–240.

32. **Шибаета Т.Г.**, Икконен Е.Н., Шерудило Е.Г., Титов А.Ф. Влияние ежесуточных кратковременных понижений температуры на теплолюбивые и холодостойкие растения // Физиология растений. 2019. Т. 66, №4. С. 279–290.

33. Шерудило Е.Г., **Шибаета Т.Г.**, Икконен Е.Н., Титов А.Ф. Сравнительное изучение эффектов длительного постоянного и кратковременных ежесуточных воздействий низких температур на основные физиологические процессы растений в условиях подавленного биосинтеза белков // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80, №1. С. 57–67.

#### Патент РФ

34. Сысоева М.И., **Шибаета Т.Г.**, Шерудило Е.Г. Способ выращивания рассады томата в защищенном грунте // Бюллетень Федеральной службы по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам. 2013. № 28. 6 с.

#### Другие публикации

35. **Kharkina (Shibaeva) T.G.**, Ottosen С.-О., Rosenqvist E., Dideriksen K.O. Planterne klarer sig – selv med små rødder // Gartner Tidende. 1997. № 18. P. 10 (на датском яз.).

36. Sysoyeva M.I., **Kharkina (Shibaeva) 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.

37. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., **Харькина (Шибаета) 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.

38. Sysoyeva M.I., Markovskaya E.F., **Kharkina (Shibaeva) T.G.** Temperature controls the rate of development in short-day and long-day plants during vegetative stage of ontogenesis // *Acta Horticulturae*. 2003. V. 624. P. 243–247.
39. Sysoeva M.I., Markovskaya E.F., **Shibaeva T.G.** Plants under continuous light: A Review // *Plant Stress*. 2010. V. 4. P. 5–17.
40. Sysoeva M.I., Markovskaya E.F., Sherudilo E.G., **Shibaeva T.G.**, Spiridonova E.A. Effect of photoperiod and temperature drop on cold resistance and dry matter production and partitioning in cucumber plants // *Acta Horticulturae*. 2011. V. 907. P. 263–266.
41. Sysoeva M.I., **Shibaeva T.G.**, Sherudilo E.G., Ikkonen E.N. Control of continuous irradiation injury on tomato plants with a temperature drop // *Acta Horticulturae*. 2012. V. 956. P. 283–290.
42. Ikkonen E.N., **Shibaeva T.G.**, Titov A.F. Water use efficiency in *Cucumis sativus* L. in response to daily short-term temperature drop // *Journal of Agricultural Science*. 2015. V. 7. № 11. P. 208–215.
43. **Shibaeva T.G.**, Sherudilo E.G., Titov A.F. Continuous light enhances chilling tolerance in chilling-sensitive plants // *World Journal of Research and Review*. 2016. V. 3. №3. P. 58–60.
44. Ikkonen E.N., **Shibaeva T.G.**, Titov A.F. The role of light in cucumber plant response to a diurnal short-term temperature drop // *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 2017. V. 13. № 2. P. 35–44.
45. Физиолого-биохимические методы исследования растений и лишайников: учебное электронное пособие для обучающихся по направлениям подготовки бакалавриата и магистратуры «Биология», «Экология и природопользование» / Е.Ф. Марковская, Е.Н. Терехова, В.И. Андреева, Н.А. Галибина, К.М. Никерова, К.В. Морозова, Е.Н. Гуляева, **Т.Г. Шибеева**, Е.В. Новичок. – Петрозаводск: Издательство ПетрГУ, 2018.
46. **Shibaeva T.G.**, Sherudilo E.N., Ikkonen E.N., Titov A.F. Responses of young cucumber plants to a diurnal temperature drop at different times of day and night // *Acta agriculturae Slovenica*. 2018. V. 111, №3. P. 567–573.