

УДК 581.1

РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ НА КРАТКОВРЕМЕННЫЕ ЕЖЕСУТОЧНЫЕ Понижения температуры в разное время дня и ночи

Т. Г. Шibaева, Е. Г. Шерудило, А. Ф. Титов

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Ежесуточные кратковременные понижения температуры (дроп-воздействия, от англ. *drop* – падение) в конце ночи или в начале дня применяются в растениеводстве с целью торможения роста растений для получения компактной рассады овощных и клубовых растений, а также при выращивании цветочных растений, как альтернатива использованию ретардантов. В данной работе изучено влияние друп-воздействий, осуществляемых в разное время суток, на рост, фотосинтетическую активность и холодоустойчивость растений. Растения огурца (*Cucumis sativus* L.) и томата (*Solanum lycopersicum* L.) выращивали в камере искусственного климата при температуре воздуха 23 °С, фотосинтетически активной радиации (ФАР) 200 мкмоль/(м²·с), фотопериоде 12 ч. Начиная с 7-х (для огурца) или 14-х (для томата) суток от момента замачивания семян растения в течение 6 сут подвергали 2-часовому воздействию температуры 10 °С в начале, середине или в конце ночного периода, а также в начале, середине или в конце дневного периода. Показано, что друп-воздействия эффективны в отношении торможения линейного роста растений независимо от времени их применения в суточном цикле. Оптимальное время для друп-воздействий с целью получения компактных растений может не совпадать с периодами наибольшей скорости роста стебля, т. к. друп-воздействия сами по себе способны модифицировать суточную ритмику роста растений. Наличие или отсутствие света в период друп-воздействий оказывает намного более сильное влияние на ответную реакцию растений, чем суточная ритмика чувствительности растений к охлаждению. Полученные данные подтверждают наличие в реакции растений на друп-воздействия хорошо выраженной видоспецифичности.

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L.; *Solanum lycopersicum* L.; низкая температура; суточная динамика роста; холодоустойчивость.

T. G. Shibaeva, E. G. Sherudilo, A. F. Titov. PLANT RESPONSES TO A SHORT-TERM DAILY TEMPERATURE DROP AT DIFFERENT TIMES OF DAY AND NIGHT

A daily short-term temperature drop in the end of the night or in the morning is commonly used in greenhouse production of transplants of a number of vegetable and bedding plants and ornamental plants for plant height control as an alternative to chemical growth retardants. The aim of this work was to quantify the effects of a temperature drop at different times of the day and night on growth, photosynthetic activity and chilling tolerance of cucumber (*Cucumis sativus* L.) and tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. Plants were grown under air temperature of 23 °C, a photoperiod of 12 h under controlled environmental conditions in growth chambers with a photosynthetic photon flux density of 200 μmol m⁻² s⁻¹. Starting from the 7th (for cucumber) or 14th (for tomato) day from

seed soaking, plants were on each of the following 6 days exposed to a temperature of 10 °C for 2 h at the beginning, in the middle and in the end of the night and at the beginning, in the middle and in the end of the day. The results show that temperature drop treatments retard the linear growth of the plants regardless of their timing in the daily cycle. The optimal time for temperature drop treatments in order to obtain compact plants may not coincide with the periods of the highest growth rate of the stem as a temperature drop itself is capable of modifying the course of plant growth in the daily cycle. Light conditions during the chilling treatment (light or darkness) rather than diurnal variation of plant sensitivity to chilling are responsible for plant response to temperature drop treatments. The resultant data confirm the presence of a well-pronounced species specificity in plant responses to a daily short-term temperature drop.

Keywords: *Cucumis sativus* L.; *Solanum lycopersicum* L.; low temperature; daily growth dynamics; chilling tolerance.

Введение

Одним из способов управления ростом растений с целью получения более компактных размеров является применение ретардантов. Однако во многих странах их использование при выращивании овощных культур запрещено из-за потенциальной опасности для здоровья человека и окружающей среды. В то же время уже давно известно, что рост растений в высоту можно тормозить не только с помощью ретардантов, но и путем изменения температуры в суточном цикле [Мое, Heins, 1990]. Ежесуточные кратковременные понижения температуры (дроп-воздействия, от англ. *drop* – падение) применяются как агротехнический прием под названием «temperature drop» (в Европе) и «temperature dip» или «cool morning pulse» (в США) для получения компактной рассады овощных и клумбовых растений, а также при выращивании цветочных растений [Myster, Мое, 1995; Berghage, 1998; Runcle, 2009]. В ряде экспериментов было показано, что время суток, когда происходит снижение температуры, оказывает вполне определенное влияние на степень торможения роста растений в высоту. Так, в первых работах на лилии (*Lilium longiflorum* Wiebe), бегонии (*Begonia* × *hiemalis* Everett) и томате (*Solanum lycopersicum* L.) было показано, что наиболее эффективным является снижение температуры в начале светового периода [Myster, Мое, 1995]. Позднее установлено, что друп-воздействия в конце ночного периода даже в большей степени тормозят рост растений в высоту у бегонии [Мое, Mortensen, 1992; Grindal, Мое, 1994, 1995; Bakken, Мое, 1995], пуансеттии (*Euphorbia pulcherrima* Willd.) [Мое et al., 1992], томата и огурца (*Cucumis sativus* L.) [Grimstad, 1995].

С точки зрения практического применения это оказалось очень удобно, так как снижать температуру в конце ночного периода экономически более выгодно (менее энергозатратно),

чем в начале дня, особенно если утром включаются лампы досвечивания. В прохладное время снижение температуры на 5–15 °C в конце ночи легко осуществляется без излишних затрат за счет вентилирования, а затем утром, после закрытия форточек и включения ламп происходит нагрев воздуха до нужной температуры. Однако имеется крайне мало сведений о влиянии друп-воздействий на рост растений в другое время суток (кроме конца ночи и начала дня). Есть лишь данные о том, что друп-воздействия в середине ночи оказывали крайне незначительное влияние на высоту растений и длину черешков у пуансеттии [Мое et al., 1992] и бегонии [Мое, Mortensen, 1992; Grindal, Мое, 1994]. В наших работах ранее показано, что друп-воздействия в начале, середине и конце ночи одинаково эффективно уменьшают высоту растений и длину черешков у огурца [Sysoeva et al., 1997, 1999]. Что касается морфогенетического эффекта друп-воздействий в течение светового периода, то имеются только единичные данные о том, что для пуансеттии [Ueber, Hendriks, 1992] и пеларгонии (*Pelargonium* × *hortorum* L. H. Bailey) [Ueber, Hendriks, 1995] друп-воздействия в начале дня намного эффективнее, чем затем в течение дня, а для фуксии (*Fuchsia* × *hybrida*), львиного зева (*Antirrhinum majus* L.), петунии (*Petunia*) и шалфея (*Salvia splendens* Sellow ex Schult.) друп-воздействия в любое время светового периода были примерно одинаково эффективны, как и друп-воздействия в начале дня [Erwin, Heins, 1995]. Влияние друп-воздействий, осуществляемых в разное время суток, на другие показатели (помимо линейного роста) еще менее изучено и полученные данные носят фрагментарный и неоднозначный характер. Например, установлено, что друп-воздействия приводят к снижению биомассы растений у огурца и томата, но у огурца этот эффект был сильнее в конце ночи, а у томата в начале дня [Grimstad, 1995]. Растения бегонии под влия-

нием дроп-воздействий в конце ночи или утром накапливали меньшую биомассу по сравнению с контрольными, но дроп-воздействия в начале ночи увеличивали биомассу опытных растений. При этом дроп-воздействия в ночной период увеличивали долю сухой массы листьев, а при снижении температуры утром это не происходило [Bakken, Мое, 1995]. О влиянии дроп-воздействий на содержание хлорофилла имеются лишь единичные данные. В экспериментах с базиликом (*Ocimum basilicum* L.) отмечена тенденция снижения содержания хлорофилла, если дроп-воздействия осуществлялись в начале и в конце дня, а у холодостойкой фиалки (*Viola × wittrockiana* Gams) дроп-воздействия в первые утренние часы приводили к увеличению содержания в листьях хлорофилла, а в конце дня – к его снижению [Vågen et al., 2003].

Существование суточной ритмики в чувствительности растений к холоду показано в целом ряде работ на теплолюбивых видах – бегонии [Grindal, Мое, 1994], пуансеттии [Мое et al., 1992], лилии [Erwin, 1991], огурце [King et al., 1982; Alscher et al., 1988; Rietze, Wiebe, 1989; Grimstad, 1993], томате [King et al., 1982; Alscher et al., 1988; Grimstad, 1993], сладком перце (*Capsicum annuum* L.) [King et al., 1982; Alscher et al., 1988], фасоле (*Phaseolus vulgaris* L.) [King et al., 1982; Alscher et al., 1988], маше (*Phaseolus aureus* Roxb.), космее (*Cosmos bipinnatus* Cav.), баклажане (*Solanum melongena* L.), кукурузе (*Zea mays* L.) [King et al., 1982]. Все изученные виды оказались наиболее чувствительны к охлаждению, когда подвергались ему в самом конце ночи или в начале дня. Одни авторы [King et al., 1982, 1988; Kerdnaimongkol et al., 1997] считают, что суточный ритм чувствительности не эндогенный, а определяется режимом свет/темнота, другие же [Alscher et al., 1988; Rietze, Wiebe, 1989] полагают, что данный ритм находится под эндогенным контролем, но синхронизируется циклом свет/темнота. В целом же из-за фрагментарности и неоднозначности имеющихся в литературе сведений по этому вопросу трудно прийти к каким-то определенным выводам.

Исходя из вышеизложенного, цель данной работы заключалась в изучении влияния дроп-воздействий, осуществляемых в разное время суток (начало, середина и конец ночного и светового периодов), на рост, фотосинтетическую активность и холодоустойчивость растений огурца и томата.

Материалы и методы

Растения огурца (*Cucumis sativus* L., гибрид Зозуля F1) и томата (*Solanum lycopersicum* L.,

гибрид Верлиока F1) выращивали в камере искусственного климата (Vötsch, Германия) методом песчаной проливной культуры при поливе полным питательным раствором (рН 6,2–6,4), температуре воздуха 23 °С, фотосинтетически активной радиации (ФАР) 200 мкмоль/(м²·с), фотопериоде 12 ч, влажности воздуха 70 %.

Начиная с 7-х (для огурца) или 14-х (для томата) суток от момента замачивания семян (начало роста первого настоящего листа) растения в течение 6 суток подвергали 2-часовому действию температуры 10 °С в начале, середине или в конце ночного периода (варианты НН, СН, КН), а также в начале, середине или в конце дневного периода (варианты НД, СД, КД). Контролем служили растения, не подвергавшиеся дроп-воздействиям. По окончании дроп-воздействий растения всех вариантов переносили в оптимальные температурные условия (23 °С). Все измерения проводили через сутки после завершения дроп-воздействий. Определяли высоту растений, длину черешков листьев, площадь и число листьев (достигших длины 10 мм и более), сухую биомассу листьев, стеблей и корней. Общее содержание хлорофиллов *a* и *b* определяли с помощью измерителя уровня хлорофилла SPAD 502 Plus (Konica Minolta, Osaka, Япония). Для измерения флуоресценции хлорофилла использовали анализатор фотосинтеза с импульсно-модулированным освещением (MINI-PAM, Walz, Германия). Определяли потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (F_v/F_m) после 20-минутной темновой адаптации листьев [Maxwell, Johnson, 2000]. Измерения проводили через 2 ч после начала светового периода.

Проницаемость мембран оценивали по относительному выходу электролитов (ОВЭ) из тканей листа [Herburn et al., 1986]. Для этого по 10 высечек из листьев диаметром 4 мм промывали дистиллированной водой для удаления клеточного сока со срезов, обсушивали фильтровальной бумагой и заливали 10 мл дистиллированной воды. Электропроводность раствора (E1) определяли после 1,5 ч экспозиции пробирок с высечками на шейкере при комнатной температуре (23 °С) с помощью кондуктометра «Эксперт-002» с датчиком для микрообъемов УЭП-П-С («Эконикс-Эксперт», Россия). Затем пробирки с растительным материалом доводили до кипения, остужали до комнатной температуры и определяли полный выход электролитов (E2) по электропроводности раствора после разрушения мембраны кипячением. ОВЭ рассчитывали в процентах от полного по формуле:

$$\text{ОВЭ} = 100 \times E1/E2.$$

О холодоустойчивости клеток листа судили по температуре (LT_{50}), вызывающей гибель 50 % палисадных клеток листовых высечек после их краткосрочного (5 мин) промораживания в термоэлектрическом микрохолодильнике ТЖР-02/–20 («Интерм», Россия) при последовательном понижении тестирующей температуры с шагом 0,4 °С [Дроздов и др., 1976]. Жизнеспособность клеток определяли с помощью светового микроскопа Микмед-2 (ЛОМО, Россия) по коагуляции цитоплазмы и деструкции хлоропластов.

В статье представлены средние значения по двум независимым опытам (5 и более биологических повторностей в каждом варианте отдельного опыта) и их стандартные ошибки. Достоверность различий между средними значениями определяли на основе дисперсионного анализа (Bonferroni тест) ($p < 0,05$).

Результаты

Полученные результаты показали, что во всех вариантах опыта под влиянием дроп-воздействий происходило торможение роста растений в высоту – на 14–16 % у растений огурца и на 10–69 % у томата (табл., рис. 1 и 2). Длина черешков у всех растений, подвергавшихся дроп-воздействиям, была меньше, чем в контроле, – на 20–47 % у огурца и на 17–25 % у томата. Наибольшее торможение линейного роста стебля у томата и черешков листьев у огурца отмечено в вариантах с применением дроп-воздействий в дневное время.

Площадь листьев во всех вариантах с дроп-воздействиями была меньше по сравнению с контролем. Так, при дроп-воздействиях в дневное время площадь листьев у огурца и томата снижалась соответственно на 47–49 и 21–23 %, а при дроп-воздействиях в ночное время – на 25–29 и 8–16 %. При этом достоверных различий между разными вариантами дроп-воздействий в течение светового или темного периода (в начале, середине или конце) не обнаружено (табл.).

Аналогичная закономерность отмечена в отношении данных по сухой массе растений огурца. При применении дроп-воздействий в дневное время сухая масса была меньше, чем в контроле, на 51–53 %, в ночное время – на 21–30 % (табл.). При этом дроп-воздействия не оказывали влияния на распределение биомассы в целом растении (данные не приводятся). У томата достоверных различий по биомассе растений не выявлено.

Содержание хлорофилла в листьях растений, подвергавшихся дроп-воздействиям, не отличалось от контроля. Исключение составлял вариант с применением дроп-воздействий в начале дня, когда отмечено снижение содержания хлорофилла в листьях огурца (табл., рис. 2).

Значения F_v/F_m в вариантах с дроп-воздействиями в ночное время достоверно не отличались от контрольных у растений огурца и томата, а в вариантах с применением дроп-воздействий в дневное время были значительно ниже (табл.).

Выход электролитов из тканей листа у растений огурца и томата, подвергавшихся дроп-воздействиям, был ниже, чем в контроле, в двух вариантах – дроп в конце дня и дроп в начале ночи (табл.). Во всех других вариантах время суток, когда осуществлялись дроп-воздействия, не оказывало влияния на степень проницаемости мембран клеток листьев.

Реакция клеток листьев огурца на 5-минутное промораживание в вариантах с дроп-воздействиями в разное время суток не отличалась (табл.). Прирост холодоустойчивости по отношению к контролю был практически одинаковым, за исключением более низкого значения в варианте с применением дроп-воздействий в начале ночи. У листьев томата максимальный прирост холодоустойчивости наблюдался в результате дроп-воздействий, осуществляемых в конце дня, а минимальный – в конце ночи (табл.).

Обсуждение

Ранее утверждалось, что дроп-воздействия эффективны для управления ростом растений в высоту, только если они осуществляются за 30 мин до восхода солнца или включения света, а в другое время дня или ночи эффект отсутствует [Runkle, 2009]. Результаты проведенных нами опытов показали, что дроп-воздействия, независимо от времени суток (начало, середина и конец ночного и светового периодов), оказывают морфогенетический эффект, приводя к торможению линейного роста растений огурца и томата (табл.). Экспериментально показано, что наибольшая эффективность данного приема с точки зрения морфогенетического эффекта отмечена, когда дроп-воздействия осуществляют во время светового периода. Однако с практической точки зрения это малоприменимо, т. к. экономически целесообразнее понижать температуру в ночное время. В наших опытах дроп-воздействия в конце ночи и в начале дня оказывали сходный морфогене-

Влияние дроп-воздействий, осуществляемых в разное время в суточном цикле, на физиологические показатели растений *Cucumis sativus* и *Solanum lycopersicum*

The impact of temperature drop treatments at different times in the daily cycle on the physiological parameters of plants *Cucumis sativus* and *Solanum lycopersicum*

Показатель Parameter	К	НН	СН	КН	НД	СД	КД
<i>Cucumis sativus</i>							
Длина гипокотилия, мм Hypocotyl length, mm	42,0 ^a	35,7 ^b	35,8 ^b	35,5 ^b	36,0 ^b	35,4 ^b	35,4 ^b
Длина черешка 1-го листа, мм Petiole length of the 1 st leaf, mm	19,4 ^a	13,0 ^{bc}	15,5 ^b	15,6 ^b	13,8 ^{bc}	10,4 ^c	10,3 ^c
Площадь листьев, см ² Leaf area, cm ²	39,2 ^a	28,8 ^b	29,4 ^b	28,0 ^b	20,9 ^c	20,0 ^c	20,0 ^c
Сухая масса растения, мг Dry weight of the plant, mg	160 ^a	112 ^b	118 ^b	127 ^b	77 ^c	79 ^c	76 ^c
F_v/F_m	0,827 ^a	0,824 ^a	0,823 ^a	0,822 ^a	0,801 ^b	0,810 ^b	0,796 ^b
Относительное содержание хлорофилла, у. е. SPAD Relative chlorophyll content, SPAD units	47,3 ^a	51,0 ^a	47,3 ^a	48,5 ^a	36,4 ^b	47,0 ^a	46,8 ^a
Относительный выход электролитов, % Relative yield of electrolyte, %	14,6 ^a	11,1 ^b	12,5 ^a	13,0 ^a	12,3 ^a	12,5 ^a	10,5 ^b
Прирост холодоустойчивости, ΔЛТ50, °С Increase in cold resistance, ΔЛТ50, °С	-	2,0 ^b	2,6 ^a	2,6 ^a	2,7 ^a	2,7 ^a	2,5 ^a
<i>Solanum lycopersicum</i>							
Высота растения, см Plant height, cm	12,4 ^a	11,1 ^b	10,9 ^b	10,3 ^b	8,6 ^c	8,7 ^c	8,6 ^c
Длина черешка 1-го листа, мм Petiole length of the 1 st leaf, mm	52 ^a	40 ^b	43 ^b	39 ^b	39 ^b	40 ^b	41 ^b
Площадь листьев, см ² Leaf area, cm ²	141 ^a	124 ^a	130 ^a	118 ^a	109 ^b	107 ^b	112 ^b
Сухая масса побега, мг Dry weight of shoot, mg	284 ^a	266 ^a	307 ^a	240 ^a	225 ^a	256 ^a	291 ^a
F_v/F_m	0,824 ^a	0,828 ^a	0,821 ^a	0,820 ^a	0,799 ^b	0,781 ^c	0,783 ^c
Относительное содержание хлорофилла, у. е. SPAD Relative chlorophyll content, SPAD units	43,8 ^a	42,5 ^a	42,1 ^a	41,7 ^a	41,9 ^a	41,9 ^a	41,7 ^a
Относительный выход электролитов, % Relative yield of electrolyte, %	35,4 ^a	29,8 ^b	34,6 ^a	35,1 ^a	31,5 ^{ab}	31,7 ^{ab}	26,3 ^c
Прирост холодоустойчивости, ΔЛТ50, °С Increase in cold resistance, ΔЛТ50, °С	-	2,9 ^b	3,2 ^b	2,4 ^c	3,1 ^b	3,0 ^b	3,6 ^a

Примечание. К – контроль, НН – начало ночи, СН – середина ночи, КН – конец ночи, НД – начало дня, СД – середина дня, КД – конец дня. В пределах каждого показателя разные буквы указывают на достоверность различий средних значений при уровне значимости $p < 0,05$.

Note. К – control, НН – beginning of the night, СН – middle of the night, КН – end of the night, НД – beginning of the day, СД – middle of the day, КД – end of the day. Within each parameter, different letters indicate the significance of differences in average values at $p < 0,05$.

тический эффект аналогично тому, что было показано ранее на огурце [Grimstad, 1995]. В отличие от работ на пуансеттии [Мое et al., 1992] и бегонии [Мое, Mortensen, 1992; Grindal, Мое, 1994], в которых дроп-воздействия в конце ночи уменьшали высоту растений, а в середине ночи оказывали лишь незначительное влияние на высоту растений и длину черешков, у растений огурца и томата нами не выявлено досто-

верных различий в реакции на дроп-воздействия, осуществляемые в разное время в рамках ночного периода (табл.). В связи с этим отметим, что уже в ранних работах по влиянию переменных температур на рост растений в качестве альтернативы применения ретардантов указывалось на то, что реакция растений весьма видоспецифична [Cuijpers, Vogelezang, 1992]. Поэтому неудивительно, что результаты, по-

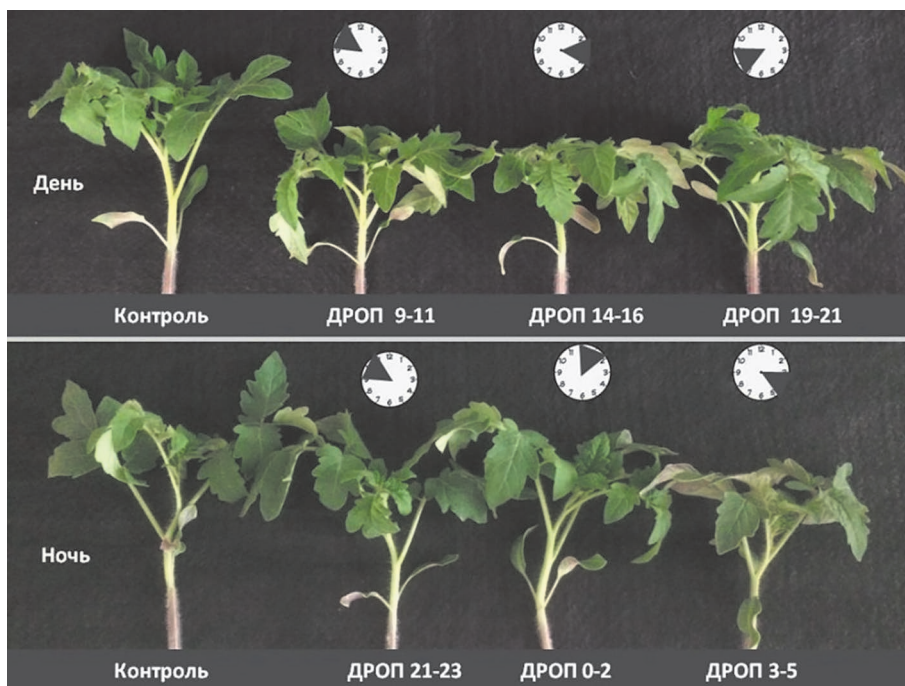


Рис. 1. Внешний вид контрольных растений *Solanum lycopersicum* и растений, подвергавшихся дроп-воздействиям (10 °С, 2 ч) в начале, середине и конце дня и ночи

Fig. 1. Tomato plants that are not treated (control) and treated by a temperature drop (10 °C, 2 h) at the beginning, in the middle and at the end of the day and night

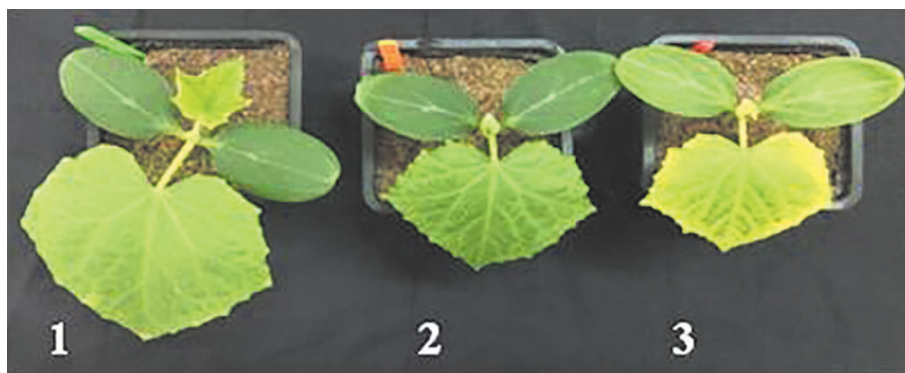


Рис. 2. Внешний вид контрольных растений *Cucumis sativus* (1) и растений, подвергавшихся дроп-воздействиям (10 °С, 2 ч) в конце ночи (2) и в начале дня (3)

Fig. 2. Cucumber plants that are not treated (control, 1) and treated by a temperature drop (10 °C, 2 h) at the end of the night (2) and at the beginning of the day (3)

лученные на разных видах, могут существенно различаться.

Известно, что рост стебля в длину происходит не с постоянной скоростью в суточном цикле, а имеет свои пики, преимущественно в ночное время [Lecharny et al., 1985; Sweeny, 1987; Erwin, Heins, 1988; Bertram, Karlsen, 1994; Tutty et al., 1994]. Хорошо выраженный морфогенетический эффект при применении дроп-воздействий в дневное время указывает на то, что оптимальное время для дроп-воздействий

с целью получения компактных растений может не совпадать с периодами наибольшей скорости роста стебля. Это, в частности, показано и в работах на томате [Gertsson, 1992; Grimstad, 1995]. Мнению о зависимости оптимального времени для дроп-воздействия от суточной динамики скорости роста стебля или черешков противоречат данные о том, что при увеличении длительности дроп-воздействий с 2 до 4 ч [Grimstad, 1995; Sysoeva et al., 2008] или с 1,5 до 3 ч [Mortensen, Moe, 1992] эффективность

дроп-воздействий снижается или остается прежней, хотя, казалось бы, логично ожидать ее увеличения. Пока объяснений этому факту не найдено, но можно отметить интересные результаты, полученные на растениях мари (*Chenopodium rubrum* L.), когда друп-воздействия стимулировали удлинение стебля в течение 10 ч после окончания низкотемпературного воздействия [Lecharny et al., 1985], и на хризантеме (*Dendranthema grandiflorum* (Ramat.) Kitam.) [Tutty et al., 1994], у которой друп-воздействия хотя и не нарушали суточный ритм роста стебля, но значительно повлияли на амплитуду изменений скорости роста в оставшуюся часть суток. На основе этого можно предположить, что друп-воздействия сами по себе способны модифицировать динамику роста растений в суточном цикле. Возможно, именно с этим связано несоответствие получаемых результатов с ожидаемыми.

У растений огурца в вариантах с применением друп-воздействий в дневное и ночное время наблюдалось существенное уменьшение площади листьев (до 49 и 30 % соответственно). При этом достоверных различий между разными вариантами друп-воздействий в течение светового или темного периода (в начале, середине или конце) не выявлено. У растений томатов площадь листьев снижалась по отношению к контролю при друп-воздействиях в конце ночи и в любое время дня. Тем не менее в более ранних работах отмечалось, что друп-воздействия не влияют на длину и ширину листьев огурца, томата [Grimstad, 1995] и пуансеттии [Moe et al., 1992]. Причина этих различий может быть в том, что в нашем случае температуру снижали до 10, а не до 12 или 13 °С, как в упомянутых работах. Как известно, температура 10 °С является критической, при которой у теплолюбивых растений происходит фазовый переход липидов мембран из жидкокристаллического в гель-состояние и другие изменения, приводящие к многочисленным физиологическим нарушениям [Lyons, 1973; Salveit, Morris, 1990]. Различия в реакции растений на друп-воздействия, применяемые в дневное и ночное время, отчасти могут быть связаны со снижением активности гиббереллинов (ГА) в результате быстрого увеличения экспрессии одного из генов, дезактивирующих ГА *PsGA2ox2* [Stavang et al., 2007]. Экспрессия этого гена происходит лишь при действии низкой температуры на свету. Поэтому реакция растений на друп-воздействия на свету и в темноте может различаться не только количественно, но и качественно. То, что торможение скорости роста и уменьшение площади листьев происходит и при примене-

нии друп-воздействий в темноте, а не только на свету, говорит о том, что в этом участвуют и другие, не связанные непосредственно с гиббереллинами механизмы. Поскольку при выращивании рассады овощных и цветочных растений нежелательное удлинение стебля происходит в основном в то время, когда листья соседних растений начинают затенять друг друга в условиях их плотной посадки, то уменьшение площади листьев под влиянием друп-воздействий можно рассматривать как весьма важный в практическом смысле эффект.

На значительную разницу в реакции растений на друп-воздействия на свету и в темноте указывают и данные по сухой массе, а именно то, что друп на свету приводил к большему снижению биомассы. Не выявлено и различий по биомассе растений, связанных со временем применения друп-воздействий в пределах светового или темного периодов. Ранее было показано, что друп-воздействия на свету в большей степени, чем в темноте, вызывают снижение видимого квантового выхода фотосинтеза [Икконен и др., 2016]. При этом друп-воздействия на свету снижают не только эффективность использования света фотосинтетическим аппаратом растений, но и скорость фотосинтеза, что не происходит у растений, подвергающихся друп-воздействиям в темноте. Возможно, большее снижение биомассы при охлаждении растений на свету также связано с временным фотоингибированием, о чем свидетельствуют более низкие значения потенциального квантового выхода фотохимической активности ФС II (F_v/F_m). У растений томата достоверного снижения биомассы побегов под влиянием друп-воздействий не происходило.

Содержание хлорофилла в листьях растений не изменялось под влиянием друп-воздействий, за исключением его снижения у растений огурца в варианте с применением друп-воздействий в начале дня, что также наблюдалось в опытах с базиликом [Vågen et al., 2003]. Потеря хлорофилла в охлажденных на свету листьях в отличие от листьев, испытывавших действие низкой температуры в темноте, может происходить, как предполагается, в результате деградации подверженного фотоингибированию комплекса ФС I [Hetherington et al., 1989]. Почему этого не происходит при охлаждении листьев в середине и конце дня, остается пока неясным. Нужно отметить, что после прекращения друп-воздействий содержание хлорофилла довольно быстро (через сутки) достигает уровня контрольных значений [Шибалева и др., 2018].

Оценка степени проницаемости мембран по ОБЭ показала, что наименьшие значения от-

мечались у листьев растений, подвергавшихся дроп-воздействиям в конце дня или в начале ночи. Возможно, это связано с тем, что в указанное время в листьях находится максимальное количество углеводов, участвующих в стабилизации мембран в стрессовых условиях [Da Silva, Arrabaça, 2004; Hinch et al., 2006]. Как уже отмечалось во введении, существование суточной ритмики в чувствительности растений к холоду показано в ряде работ на теплолюбивых видах – бегонии [Grindal, Moe, 1994], пуансеттии [Moe et al., 1992], лилии [Erwin, 1991], огурце [King et al., 1982; Alscher et al., 1988; Rietze, Wiebe, 1989; Grimstad, 1993], томате [King et al., 1982; Alscher et al., 1988], перце сладком [King et al., 1982; Alscher et al., 1988], фасоли [King et al., 1982; Alscher et al., 1988] и др. Все виды оказались наиболее чувствительны к охлаждению, когда подвергались ему в самом конце ночи или в самом начале дня. Причинами изменения чувствительности могут быть суточный ритм содержания углеводов, количество которых становится минимальным к концу ночи [King et al., 1988; Pantin et al., 2011], а также суточный ритм содержания АБК, минимальное количество которой также отмечается в предрассветные часы [McMichael, Hanny, 1977; Nováková et al., 2005]. Однако детальное изучение этих механизмов показало, что они все же не могут полностью объяснить причин изменения чувствительности к охлаждению в суточном ритме и факта более высокой устойчивости к охлаждению на свету [King et al., 1982, 1988], также зафиксированной в нашей работе (прирост холодоустойчивости листьев по сравнению с контролем в целом был выше при дроп-воздействиях, осуществляемых в дневное время). Возможно, это объясняется участием сахаров, содержание которых возрастает уже через 15 минут после включения света, в стабилизации мембран и/или синтезе метаболитов, обеспечивающих повышение устойчивости к холоду у теплолюбивых растений [Stewart, Guinn, 1971; Yelenosky, 1979; Purvis, 1981; Rikin et al., 1981; King et al., 1988].

В целом результаты нашей работы показали, что 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 силь-

ное влияние на ответную реакцию растений, чем суточная ритмика чувствительности растений к охлаждению. С практической точки зрения применять дроп-воздействия в тепличном производстве предпочтительнее 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 тормозить рост независимо от времени применения может быть использована в любое удобное время, исходя из производственных задач.

Работа выполнена с использованием оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» при финансовой поддержке из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0074).

Литература

- Дроздов С. Н., Будыкина Н. П., Курец В. К., Балагурова Н. И. Определение устойчивости растений к заморозкам // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л.: Колос, 1976. С. 222–228.
- Икконен Е. Н., Шибаева Т. Г., Шерудило Е. Г., Титов А. Ф. Влияние ДРОП-воздействий на эффективность использования световой энергии в процессе фотосинтеза у растений огурца // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 6. С. 49–55. doi: 10.17076/eb319
- Шибаева 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. 143–152. doi: 10.7868/S0015330318020069
- Alscher G., Rietze E., Wiebe H.-J. Diurnal chilling sensitivity of some vegetable crops // Biotronics. 1988. Vol. 17. P. 17–20.
- Bakken A. K., Moe R. Height and quality control in Christmas begonia by growth-retarding temperature regimes // Acta Agric. Scand. Sect. B, Soil and Plant Sci. 1995. Vol. 45. P. 283–292.
- Berghage R. Controlling height with temperature // Hort. Technology. 1998. Vol. 8, no. 4. P. 535–539.
- Bertram L., Karlsen P. Patterns in stem elongation rate in chrysanthemum and tomato plants in relation to irradiance and day/night temperature // Sci. Hort. 1994. Vol. 58. P. 139–150. doi: 10.1016/0304-4238(94)90134-1
- Cuijpers L. H. M., Vogelesang J. V. M. DIF and temperature drop for short-day pot plants // Acta Hort., 1992. Vol. 327. P. 25–32. doi: 10.17660/ActaHortic. 1992.327.3
- Erwin J. E. Thermomorphogenesis in plants: PhD Dissertation. Michigan State University, East Lansing, 1991. 165 p.

- Erwin J. E., Heins R. D. Effect of diurnal temperature fluctuations on stem elongation circadian rhythms // *Hortic. Sci.* 1988. Vol. 23, no. 3. P. 164.
- Erwin J. E., Heins R. D. Thermomorphogenic responses in stem and leaf development // *Hort. Science.* 1995. Vol. 30, no. 5. P. 940–949.
- Graamans L., Baeza E., Dobbelsteen A. D., Tsafaras I., Stanghellini C. Plant factories versus greenhouses: Comparison of resource use efficiency // *Agric. Sys.* 2018. Vol. 160. P. 31–43. doi: 10.1016/j.agry.2017.11.003
- Gertsson U. Influence of temperature on shoot elongation in young tomato plants // *Acta Hort.* 1992. Vol. 327. P. 71–76. doi: 10.17660/ActaHortic.1992.327.8
- Grimstad S. O. The effect of a daily low temperature pulse on growth and development of greenhouse cucumber and tomato plants during propagation // *Sci. Hort.* 1993. Vol. 53. P. 53–62. doi: 10.1016/0304-4238(93)90137-F
- Grimstad S. O. Low-temperature pulse affects growth and development of young cucumber and tomato plants // *J. Hort. Sci.* 1995. Vol. 70, no. 1. P. 75–80. doi: 10.1080/14620316.1995.11515275
- Grindal G., Moe R. Effects of temperature-drop and a short dark interruption on stem elongation and flowering in *Begonia* × *hiemalis* Fotsch. // *Sci. Hort.* 1994. Vol. 57. P. 123–132. doi: 10.1016/0304-4238(94)90040-X
- Grindal G., Moe R. Growth rhythm and temperature DROP // *Acta Hort.* 1995. Vol. 378. P. 47–52. doi: 10.17660/ActaHortic.1995.378.6
- Hepburn H. A., Naylor F. L., Strokes D. I. Electrolyte leakage from winter barley tissue as indicator of winter hardiness // *Ann. Appl. Biol.* 1986. Vol. 108. P. 164–165.
- Hetherington S. E., He J., Smillie R. M. Photoinhibition at low temperature in chilling-sensitive and -resistant plants // *Plant Physiol.* 1989. Vol. 90. P. 1609–1615. doi: 10.1104/pp.90.4
- Hincha D. K., Popova A. V., Cacula C. Effect of sugars on the stability and structure of lipid membranes during drying // *Advances in planer lipid bilayers and liposomes* / A. Leitmannova Liu (Ed.). Vol. 3. Amsterdam: Elsevier, 2006. P. 189–217. doi: 10.1016/S1554-4516(05)03006-1
- Kerdnaimongkol K., Bhatia A., Joly R. J., Woodson W. R. Oxidative stress and diurnal variation in chilling sensitivity of tomato seedlings // *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 1997. Vol. 122. P. 485–490.
- King A. I., Joyce D. C., Reid M. Role of carbohydrates in diurnal chilling sensitivity of tomato seedlings // *Plant Physiol.* 1988. Vol. 86. P. 764–768.
- King A. J., Reid M. S., Patterson B. D. Diurnal changes in the chilling sensitivity of seedlings // *Plant Physiol.* 1982. Vol. 70. P. 211–214. doi: 10.1104/pp.70.1.211
- Lecharyn A., Schwall M., Wagner E. Stem extension rate in light-grown plants // *Plant Physiol.* 1985. Vol. 79. P. 625–629.
- Lyons J. M. Chilling injury in plants // *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1973. Vol. 24. P. 445–466. doi: 10.1146/annurev.pp.24.060173.002305
- Maxwell K., Johnson G. N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide // *J. Exp. Bot.* 2000. Vol. 51, no. 345. P. 659–668. doi: 10.1093/jexbot/51.345.659
- McMichael B. L., Hanny B. W. Endogenous levels of abscisic acid in water-stressed cotton leaves // *Agro-nomy.* 1977. Vol. 69. P. 979–982.
- Moe R., Heins R. D. Control of plant morphogenesis and flowering by light quality and temperature // *Acta Hort.* 1990. Vol. 272. P. 81–90.
- Moe R., Gromsrud N., Bratberg I., Valsø S. Control of plant height in poinsettia by temperature drop and graphical tracking // *Acta Hort.* 1992. Vol. 327. P. 41–48. doi: 10.17660/ActaHortic.1992.327.5
- Moe R., Mortensen L. M. Thermomorphogenesis in pot plants // *Acta Hort.* 1992. Vol. 305. P. 19–25. doi: 10.17660/ActaHortic.1992.305.2
- Mortensen L. M., Moe R. Effects of various day and night temperature treatments on the morphogenesis and growth of some greenhouse and bedding plant species // *Acta Hort.* 1992. Vol. 327. P. 77–86. doi: 10.17660/ActaHortic.1992.327.9
- Myster J., Moe R. Effect of diurnal temperature alternation on plant morphology in some greenhouse crops – a mini review // *Sci. Hort.* 1995. Vol. 62, iss. 4. P. 205–215. doi: 10.1016/0304-4238(95)00783-P
- Nováková M., Motyka V., Dobrev P. I., Malbeck J., Gaudinova A., Vankova R. Diurnal variation of cytokinin, auxin and abscisic acid level in tobacco leaves // *J. Exp. Bot.* 2005. Vol. 56, no. 421. P. 2877–2883. doi: 10.1093/jxb/eri282
- Pantin F., Simonneau T., Rolland G., Dauzat M., Muller B. Control of leaf expansion: a development switch from metabolic to hydraulics // *Plant Physiol.* 2011. Vol. 156, no. 2. P. 803–815. doi: 10.1104/pp.111.176289
- Purvis A. C. Free proline in peel of grapefruit and resistance to chilling injury during cold storage // *Hort. Sci.* 1981. Vol. 16. P. 160–161.
- Rietze E., Wiebe H.-J. Diurnal rhythm of chilling sensitivity of cucumbers in light // *Sci. Hort.* 1989. Vol. 38. P. 231–237. doi: 10.1016/0304-4238(89)90070-8
- Rikin A., Gitler C., Atsmon D. Chilling injury in cotton (*Gossypium hirsutum* L.): light requirement for the reduction of injury and for the protective effect of abscisic acid // *Plant Cell Physiol.* 1981. Vol. 22. P. 453–460. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a076187
- Runkle E. Controlling height with temperature drops // *Greenhouse Product News.* 2009. April. P. 50.
- Salveit M. E. Jr., Morris L. L. Overview on chilling injury of horticultural crops. In: CY Wang, ed., *Chilling Injury of horticultural crops*. FL; Boca Raton: CRC Press, 1990. P. 3–15.
- Da Silva J. M., Arrabaça M. C. Contributions of soluble carbohydrates to the osmotic adjustment in the C₄ grass *Setaria sphacelata*: a comparison between rapidly and slowly imposed water stress // *J. Plant Physiol.* 2004. Vol. 161. P. 551–555. doi: 10.1078/0176-1617-01109
- Stavang J. A., Junttila O., Moe R., Olsen J. E. Differential temperature regulation of GA metabolism in light and darkness in pea // *J. Exp. Bot.* 2007. Vol. 58, no. 11. P. 3061–3069. doi: 10.1093/jxb/erm163
- Stewart J. M., Guinn G. Chilling injury and nucleotide changes in young cotton plants // *Plant Physiol.* 1971. Vol. 48. P. 166–170. doi: 10.1104/pp.48.2.166
- Sweeny B. M. Rhythmic phenomena in plants. San Diego, USA: Academic Press, 1987. 172 p.
- Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Kharkina T. G. Optimal temperature drop for the growth and development of young cucumber plants // *Plant Growth Regul.* 1997. Vol. 6. P. 1–5. doi: 10.1023/A:1005834702680

Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Kharkina T. G., Sherudilo E. G. Temperature drop, dry matter accumulation and cold resistance of young cucumber plants // *Plant Growth Regul.* 1999. Vol. 28. P. 89–94. doi: 10.1023/A:1006243230411

Sysoeva M. I., Patil G. G., Sherudilo E. G., Torre S., Markovskaya E. F., Moe R. Effect of temperature drop and photoperiod on cold resistance in young cucumber plants – involvement of phytochrome B // *Plant Stress.* 2008. Vol. 2, no. 1. P. 84–88.

Tutty J. R., Hicklenton P. R., Kristie D. N., McRae K. B. The influence of photoperiod and temperature on the kinetics of stem elongation in *Dendranthema grandiflorum* // *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1994. Vol. 119. P. 138–143.

Ueber E., Hendriks L. Effects of intensity, duration and timing of a temperature drop on the growth and flowering of *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotzsch.

// *Acta Hort.* 1992. Vol. 327. P. 33–40. doi: 10.17660/ActaHortic.1992.327.4

Ueber E., Hendriks L. Intensity effects of a temperature drop on pelargoniums // *Acta Hort.* 1995. Vol. 378. P. 34. doi: 10.17660/ActaHortic.1995.378.3

Vågen I. M., Moe R., Ronglan E. Diurnal temperature alternations (DIF/drop) affect chlorophyll content and chlorophyll a/chlorophyll b ratio in *Melissa officinalis* L. and *Ocimum basilicum* L., but not in *Viola x wittrockiana* Gams. // *Sci. Hort.* 2003. Vol. 97. P. 153–162. doi: 10.1016/S0304-4238(02)00141-3

Yelenosky G. Accumulation of free proline in citrus leaves during cold hardening of young trees in controlled temperature regimes // *Plant Physiol.* 1979. Vol. 64. P. 425–427. doi: 10.1104/pp.64.3.425

Поступила в редакцию 21.05.2019

References

Drozдов S. N., Budykina N. P., Kurets V. K., Balagurova N. I. Opredelenie ustoichivosti rastenii k zamorozkam [Determination of plant resistance to light frost]. *Metody otsenki ustoichivosti rastenii k neblagopriyatnym usloviyam sredy* [Methods for assessing plant tolerance to unfavorable conditions]. Leningrad: Kolos, 1976. P. 222–228.

Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Titov A. F. Vliyanie DROP-vozdeistvii na effektivnost' ispol'zovaniya svetovoi energii v protsesse fotosinteza u rastenii ogurtsa [Effect of a temperature drop on the apparent quantum yield of photosynthesis in cucumber plants]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2016. No. 6. P. 49–55. doi: 10.17076/eb319

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Titov A. F. Reaktsiya rastenii *Cucumis sativus* L. na dlitel'noe postoyannoe i kratkovremennye ezhesutochnye vozdeistviya nizkikh temperature [Response of cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants to prolonged permanent and short-term daily exposures to chilling temperature]. *Fiziol. rast.* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2018. Vol. 65, no. 2. P. 143–152. doi: 10.7868/S0015330318020069

Alscher G., Rietze E., Wiebe H.-J. Diurnal chilling sensitivity of some vegetable crops. *Biotronics.* 1988. Vol. 17. P. 17–20.

Bakken A. K., Moe R. Height and quality control in Christmas begonia by growth-retarding temperature regimes. *Acta Agric. Scand. Sect. B, Soil and Plant Sci.* 1995. Vol. 45. P. 283–292.

Berghage R. Controlling height with temperature. *Hort. Technology.* 1998. Vol. 8, no. 4. P. 535–539.

Bertram L., Karlsen P. Patterns in stem elongation rate in chrysanthemum and tomato plants in relation to irradiance and day/night temperature. *Sci. Hort.* 1994. Vol. 58. P. 139–150. doi: 10.1016/0304-4238(94)90134-1

Cuijpers L. H. M., Vogelesang J. V. M. DIF and temperature drop for short-day pot plants. *Acta Hort.* 1992. Vol. 327. P. 25–32. doi: 10.17660/ActaHortic.1992.327.3

Erwin J. E. Thermomorphogenesis in plants: PhD Diss. Michigan State University, East Lansing, 1991. 165 pp.

Erwin J. E., Heins R. D. Effect of diurnal temperature fluctuations on stem elongation circadian rhythms. *Hort. Sci.* 1988. Vol. 23, no. 3. P. 164.

Erwin J. E., Heins R. D. Thermomorphogenic responses in stem and leaf development. *Hort. Sci.* 1995. Vol. 30, no. 5. P. 940–949.

Graamans L., Baeza E., Dobbelsteen A. D., Tsafaras I., Stanghellini C. Plant factories versus greenhouses: Comparison of resource use efficiency. *Agric Sys.* 2018. Vol. 160. P. 31–43. doi: 10.1016/j.agsy.2017.11.003

Gertsson U. Influence of temperature on shoot elongation in young tomato plants. *Acta Hort.* 1992. Vol. 327. P. 71–76. doi: 10.17660/ActaHortic.1992.327.8

Grimstad S. O. The effect of a daily low temperature pulse on growth and development of greenhouse cucumber and tomato plants during propagation. *Sci. Hort.* 1993. Vol. 53. P. 53–62. doi: 10.1016/0304-4238(93)90137-F

Grimstad S. O. Low-temperature pulse affects growth and development of young cucumber and tomato plants. *J. Hort. Sci.* 1995. Vol. 70, no. 1. P. 75–80. doi: 10.1080/14620316.1995.11515275

Grindal G., Moe R. Effects of temperature-drop and a short dark interruption on stem elongation and flowering in *Begonia × hiemalis* Fotsch. *Sci. Hort.* 1994. Vol. 57. P. 123–132. doi: 10.1016/0304-4238(94)90040-X

Grindal G., Moe R. Growth rhythm and temperature DROP. *Acta Hort.* 1995. Vol. 378. P. 47–52. doi: 10.17660/ActaHortic.1995.378.6

Hepburn H. A., Naylor F. L., Strokes D. I. Electrolyte leakage from winter barley tissue as indicator of winter hardiness. *Ann. Appl. Biol.* 1986. Vol. 108. P. 164–165.

Hetherington S. E., He J., Smillie R. M. Photoinhibition at low temperature in chilling-sensitive and -resistant plants. *Plant Physiol.* 1989. Vol. 90. P. 1609–1615. doi: 10.1104/pp.90.4

Hincha D. K., Popova A. V., Cacela C. Effect of sugars on the stability and structure of lipid membranes during drying. A. *Leitmannova Liu* (Ed.). *Advances in planar lipid bilayers and liposomes*. Vol. 3. Amsterdam: Elsevier, 2006. P. 189–217. doi: 10.1016/S1554-4516(05)03006-1

Kerdnaimongkol K., Bhatia A., Joly R. J., Woodson W. R. Oxidative stress and diurnal variation in chilling sensitivity of tomato seedlings. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 1997. Vol. 122. P. 485–490.

- King A. I., Joyce D. C., Reid M. Role of carbohydrates in diurnal chilling sensitivity of tomato seedlings. *Plant Physiol.* 1988. Vol. 86. P. 764–768.
- King A. J., Reid M. S., Patterson B. D. Diurnal changes in the chilling sensitivity of seedlings. *Plant Physiol.* 1982. Vol. 70. P. 211–214. doi: 10.1104/pp.70.1.211
- Lecharyn A., Schwall M., Wagner E. Stem extension rate in light-grown plants. *Plant Physiol.* 1985. Vol. 79. P. 625–629.
- Lyons J. M. Chilling injury in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1973. Vol. 24. P. 445–466. doi: 10.1146/annurev.pp.24.060173.002305
- Maxwell K., Johnson G. N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *J. Exp. Bot.* 2000. Vol. 51, no. 345. P. 659–668. doi: 10.1093/jexbot/51.345.659
- McMichael B. L., Hanny B. W. Endogenous levels of abscisic acid in water-stressed cotton leaves. *Agro-nomy.* 1977. Vol. 69. P. 979–982.
- Moe R., Heins R. D. Control of plant morphogenesis and flowering by light quality and temperature. *Acta Hort.* 1990. Vol. 272. P. 81–90.
- Moe R., Gromsrud N., Bratberg I., Valsø S. Control of plant height in poinsettia by temperature drop and graphical tracking. *Acta Hort.* 1992. Vol. 327. P. 41–48. doi: 10.17660/ActaHortic.1992.327.5
- Moe R., Mortensen L. M. Thermomorphogenesis in pot plants. *Acta Hort.* 1992. Vol. 305. P. 19–25. doi: 10.17660/ActaHortic.1992.305.2
- Mortensen L. M., Moe R. Effects of various day and night temperature treatments on the morphogenesis and growth of some greenhouse and bedding plant species. *Acta Hort.* 1992. Vol. 327. P. 77–86. doi: 10.17660/ActaHortic.1992.327.9
- Myster J., Moe R. Effect of diurnal temperature alternation on plant morphology in some greenhouse crops – a mini review. *Sci. Hort.* 1995. Vol. 62, iss. 4. P. 205–215. doi: 10.1016/0304-4238(95)00783-P
- Nováková M., Motyka V., Dobrev P. I., Malbeck J., Gaudinova A., Vankova R. Diurnal variation of cytokinin, auxin and abscisic acid level in tobacco leaves. *J. Exp. Bot.* 2005. Vol. 56, no. 421. P. 2877–2883. doi: 10.1093/jxb/eri282
- Pantin F., Simonneau T., Rolland G., Dauzat M., Muller B. Control of leaf expansion: a development switch from metabolic to hydraulics. *Plant Physiol.* 2011. Vol. 156, no. 2. P. 803–815. doi: 10.1104/pp.111.176289
- Purvis A. C. Free proline in peel of grapefruit and resistance to chilling injury during cold storage. *Hort. Sci.* 1981. Vol. 16. P. 160–161.
- Rietze E., Wiebe H.-J. Diurnal rhythm of chilling sensitivity of cucumbers in light. *Sci. Hort.* 1989. Vol. 38. P. 231–237. doi: 10.1016/0304-4238(89)90070-8
- Rikin A., Gitler C., Atsmon D. Chilling injury in cotton (*Gossypium hirsutum* L.): light requirement for the reduction of injury and for the protective effect of abscisic acid. *Plant Cell Physiol.* 1981. Vol. 22. P. 453–460. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a076187
- Runkle E. Controlling height with temperature drops. *Greenhouse Product News.* 2009. April. P. 50.
- Salveit M. E. Jr., Morris L. L. Overview on chilling injury of horticultural crops. *CY Wang*, ed., Chilling Injury of horticultural crops. Boca Raton, FL: CRC Press, 1990. P. 3–15.
- Da Silva J. M., Arrabaça M. C. Contributions of soluble carbohydrates to the osmotic adjustment in the C₄ grass *Setaria sphacelata*: a comparison between rapidly and slowly imposed water stress. *J. Plant Physiol.* 2004. Vol. 161. P. 551–555. doi: 10.1078/0176-1617-01109
- Stavang J. A., Junttila O., Moe R., Olsen J. E. Differential temperature regulation of GA metabolism in light and darkness in pea. *J. Exp. Bot.* 2007. Vol. 58, no. 11. P. 3061–3069. doi: 10.1093/jxb/erm163
- Stewart J. M., Guinn G. Chilling injury and nucleotide changes in young cotton plants. *Plant Physiol.* 1971. Vol. 48. P. 166–170. doi: 10.1104/pp.48.2.166
- Sweeny B. M. Rhythmic phenomena in plants. San Diego, USA: Academic Press, 1987. 172 p.
- Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Kharkina T. G. Optimal temperature drop for the growth and development of young cucumber plants. *Plant Growth Regul.* 1997. Vol. 6. P. 1–5. doi: 10.1023/A:1005834702680
- Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Kharkina T. G., Sherudilo E. G. Temperature drop, dry matter accumulation and cold resistance of young cucumber plants. *Plant Growth Regul.* 1999. Vol. 28. P. 89–94. doi: 10.1023/A:1006243230411
- Sysoeva M. I., Patil G. G., Sherudilo E. G., Torre S., Markovskaya E. F., Moe R. Effect of temperature drop and photoperiod on cold resistance in young cucumber plants – involvement of phytochrome B. *Plant Stress.* 2008. Vol. 2, no. 1. P. 84–88.
- Tutty J. R., Hicklenton P. R., Kristie D. N., McRae K. B. The influence of photoperiod and temperature on the kinetics of stem elongation in *Dendranthema grandiflorum*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1994. Vol. 119. P. 138–143.
- Ueber E., Hendriks L. Effects of intensity, duration and timing of a temperature drop on the growth and flowering of *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotzsch. *Acta Hort.* 1992. Vol. 327. P. 33–40. doi: 10.17660/ActaHortic.1992.327.4
- Ueber E., Hendriks L. Intensity effects of a temperature drop on pelargoniums. *Acta Hort.* 1995. Vol. 378. P. 34. doi: 10.17660/ActaHortic.1995.378.3
- Vågen I. M., Moe R., Ronglan E. Diurnal temperature alternations (DIF/drop) affect chlorophyll content and chlorophyll a/chlorophyll b ratio in *Melissa officinalis* L. and *Ocimum basilicum* L., but not in *Viola x wittrockiana* Gams. *Sci. Hort.* 2003. Vol. 97. P. 153–162. doi: 10.1016/S0304-4238(02)00141-3
- Yelenosky G. Accumulation of free proline in citrus leaves during cold hardening of young trees in controlled temperature regimes. *Plant Physiol.* 1979. Vol. 64. P. 425–427. doi: 10.1104/pp.64.3.425

Received May 21, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Шибаета Татьяна Геннадиевна

старший научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: shibaeva@krc.karelia.ru

Шерудило Елена Георгиевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: sherudil@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706, +79217281651

Титов Александр Федорович

главный научный сотрудник лаб. экологической
физиологии растений, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: titov@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Shibaeva, Tatyana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: shibaeva@krc.karelia.ru

Sherudilo, Elena

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: sherudil@krc.karelia.ru

Titov, Alexander

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: titov@krc.karelia.ru