

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ КРАТКОВРЕМЕННЫХ ЕЖЕСУТОЧНЫХ ПОНИЖЕНИЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ ЛИСТЬЕВ РАЗНОГО ВОЗРАСТА

Е. Г. Шерудило, Т. Г. Шibaева

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

Изучали влияние возраста листа на способность повышать холодоустойчивость листьев огурца (*Cucumis sativus* L.) и пшеницы (*Triticum aestivum* L.) под влиянием ежесуточных кратковременных понижений температуры (ДРОП-воздействий, от англ. *drop* – «падение»). С этой целью растения в течение 6 суток подвергали кратковременным (2 ч в конце ночного периода) понижениям температуры до 12 °С (огурец) или 4 °С (пшеница) в фазе активно растущего первого (пшеница) или второго (огурец) настоящего листа (ДРОП1) или в фазе заканчивающего рост, то есть зрелого соответственно первого или второго листа (ДРОП2). Растения варианта ДРОП3 подвергали ДРОП-воздействиям на протяжении всего периода (12 суток) роста первого или второго листа соответственно. Холодоустойчивость листьев оценивали по устойчивости клеток листа к краткосрочному промораживанию. О проницаемости мембран судили по относительному выходу электролитов из ткани листьев. Установлено, что реакция растений на ДРОП-воздействия зависит от возраста листа. Молодые и зрелые листья огурца и пшеницы реагировали на ДРОП-воздействия ростом холодоустойчивости листьев. При этом у зрелых листьев холодоустойчивость достигала больших значений, чем у молодых. Относительный выход электролитов у зрелых листьев был также меньше по сравнению с молодыми листьями, что свидетельствует о большем повышении стабильности мембран зрелых листьев под влиянием ДРОП-воздействий. Предполагается, что причиной влияния возраста листа на повышение холодоустойчивости листьев под влиянием ДРОП-воздействий являются структурные (анатомо-морфологические) и метаболические особенности листьев разного возраста.

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L.; *Triticum aestivum* L.; возраст листа; кратковременные понижения температуры; холодоустойчивость.

E. G. Sherudilo, T. G. Shibaeva. EFFECT OF A SHORT-TERM DAILY TEMPERATURE DROP ON THE COLD TOLERANCE OF LEAVES OF DIFFERENT AGE

The enhancement of chilling tolerance in leaves of different age in cucumber (*Cucumis sativus* L.) and wheat (*Triticum aestivum* L.) plants treated by a daily short-term temperature drop was studied. Plants were subjected to short-term (2 h at the end of the night) temperature drops to 12 °C (cucumber) or 4 °C (wheat) for 6 days in the phase of the actively growing first (wheat) or true second (cucumber) leaf (DROP1) or growth-completing, i. e. mature first or second leaf, respectively (DROP2). DROP3 plants were treated by DROP throughout the first or second leaf growth period (12 days). The leaf cold tolerance was assessed by the resistance of leaf cells to short-term freezing. Cell membrane per-

meability was estimated by relative electrolyte leakage. Both young and mature leaves responded to DROP treatments by enhanced leaf cold tolerance, but in mature leaves that have completed their growth, cold tolerance was higher than in young, actively growing leaves. Relative electrolyte leakage from tissues of mature leaves was lower than from young leaves, which testifies to higher membrane stability of mature DROP-treated leaves. It is hypothesized that the differences detected in the tolerance of DROP-treated leaves of different age are associated with their structural (anatomical-morphological) and metabolic features.

Key words: *Cucumis sativus* L.; *Triticum aestivum* L.; leaf age; short-term temperature drop; cold tolerance.

Введение

Холодостойкость и способность растений к холодовой адаптации являются видоспецифическими признаками, проявление которых зависит как от внешних (свет, влажность и др.), так и от внутренних факторов. К последним, в частности, относится возраст растения и его органов. Например, известно, что степень сформированности (зрелости) листа заметно влияет на его способность реагировать на внешние воздействия и адаптироваться к внешним условиям, включая температуру [Armstrong et al., 2006; Atkin et al., 2006; Gorsuch et al., 2010; Zhang et al., 2014]. Показано, что в листьях, формирование которых проходило в условиях действия низких температур, адаптационные изменения проявляются в большей степени, чем в листьях, испытавших воздействие холодом в зрелом состоянии. Предположительно, более низкая способность к температурной адаптации у листьев, закончивших рост, может быть связана с более ограниченными, чем у активно растущих листьев, возможностями структурной перестройки [Ow et al., 2008]. Однако в литературе наряду с данными, которые говорят о большей устойчивости молодых листьев [Schwemmler, Lange, 1959; Фельдман, Каменцева, 1963], имеются и другие, свидетельствующие о более высокой устойчивости листьев, завершивших рост [Трофимова, 1995; Kuk, Shin, 2007; Lim et al., 2014].

Необходимо отметить, что большая часть литературных данных, касающихся тех или иных аспектов холодоустойчивости, получена при изучении постоянного (и чаще всего многосуточного) действия низкой температуры на растения. Однако в природных условиях зачастую ее воздействие на растения бывает непродолжительным (от одного до нескольких часов), но периодически повторяющимся (например, ежесуточно). Важно, что при кратковременных ежесуточных воздействиях низкой температуры (ДРОП-воздействиях, от англ. *drop* – «падение») периоды, когда охлаждение

запускает в клетках и тканях надземных органов программу адаптационных изменений (сопряженную с торможением роста и развития), чередуются в суточном цикле с гораздо более продолжительными периодами действия оптимальной температуры, при которой возобновляется рост и развитие [Шибарева и др., 2018]. Ранее нами установлено, что листья, подверженные ДРОП-воздействиям в фазе активного роста, способны к большим по сравнению с более зрелыми листьями структурно-функциональным преобразованиям (содержание и соотношение фотосинтетических пигментов, эффективность использования воды, активность антиоксидантных ферментов), что обеспечивает их более высокую фотосинтетическую активность в условиях действия низких температур [Икконен и др., 2015; Шибарева и др., 2015; Ikkonen et al., 2015]. Также нами установлено, что ДРОП-воздействия эффективны в отношении повышения холодоустойчивости листьев [Марковская и др., 2013]. Однако холодоустойчивость листьев разного возраста у растений, подвергшихся ДРОП-воздействиям, не изучалась. Поэтому в данной работе ставилась цель изучить влияние возраста листа на способность повышать холодоустойчивость листьев при ДРОП-воздействиях у представителей группы теплолюбивых (огурец) и холодостойких (пшеница) растений.

Материалы и методы

Растения огурца (*Cucumis sativus* L., гибрид Зозуля F1) и пшеницы (*Triticum aestivum* L., сорт Московская 39) выращивали в камере искусственного климата (Vötsch, Германия) на песчаном субстрате (огурец) или в рулонах фильтровальной бумаги (пшеница) при поливе полным питательным раствором (pH 6,2–6,4), температуре воздуха 23 °C, фотосинтетически активной радиации (ФАР) 150 мкмоль/(м²·с), фотопериоде 12 ч, влажности воздуха 60–70 %.

Растения огурца в фазе второго листа и растения пшеницы в фазе первого листа подвер-

гали ежесуточно 2-часовым ДРОП-воздействиям в конце ночного периода при температуре 12 °С (огурец) или 4 °С (пшеница).

В опыте проанализированы следующие варианты:

ДРОП1 – ДРОП-воздействия в течение 6 сут на молодые листья в фазу их активного роста. Для растений огурца это были 12–17-е сут с момента замачивания семян, развернувшийся второй лист достигал в этот момент 60–70 % от окончательной площади; для растений пшеницы – 3–8-е сут с момента проклевывания семян и площадь первого листа 60 % от максимальной. По окончании ДРОП-воздействий растения возвращали в оптимальные условия до завершения роста листьев (24 сут – огурец, 15 сут – пшеница);

ДРОП2 – ДРОП-воздействия в течение 6 сут на зрелые, заканчивающие рост листья огурца (в период 18–23-е сут) и пшеницы (9–14-е сут);

ДРОП3 – ДРОП-воздействия в течение 12 сут на протяжении всего периода роста листьев (12–23-е сут – огурец и 3–14-е сут – пшеница).

Контролем служили растения, не подвергавшиеся низкотемпературным воздействиям.

Холодоустойчивость клеток листа оценивали по температуре (LT_{50}), вызывающей гибель 50 % палисадных клеток листовых высевок после их промораживания в течение 5 мин в термоэлектрическом термостате ТЖР-02/–20 («Интерм», Россия) при последовательном изменении тестирующих температур 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.

Относительный выход электролитов (ОВЭ) из тканей листа определяли кондуктометрическим способом [Гришенкова, Лукаткин, 2005] с использованием кондуктометра HANNA (Hanna Instruments, Италия).

Повторность в пределах одного варианта опыта при анализе холодоустойчивости – 6-кратная, при определении выхода электролитов – 5-кратная. Каждый опыт повторяли не менее двух (огурец) или трех (пшеница) раз. Данные обработаны статистически с использованием пакета программ Statgraphics for Windows 7.0. В статье обсуждаются величины, достоверно различающиеся при $p < 0,05$.

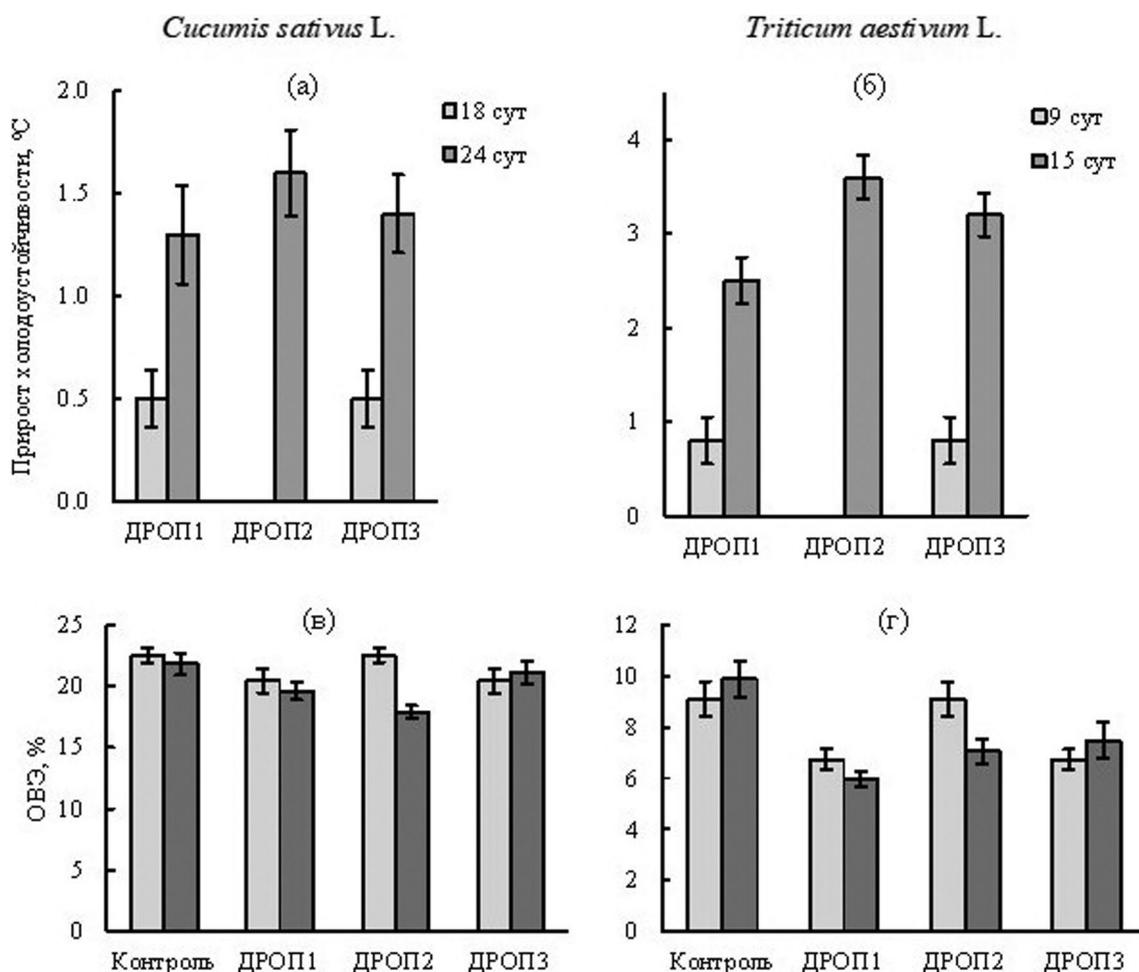
Результаты и обсуждение

Оценка холодоустойчивости клеток листьев по температуре гибели 50 % клеток (LT_{50}) при краткосрочном промораживания листовых

высечек показала, что зрелые листья как огурца, так и пшеницы (вариант ДРОП2) реагируют на ДРОП-воздействия существенным повышением устойчивости – на 1,6 и 3,6 °С соответственно (рис., а, б). Реакция молодых, активно растущих листьев (вариант ДРОП1) на ДРОП-воздействия также сопровождалась повышением холодоустойчивости клеток, но в меньшей степени, чем у зрелых листьев: на 0,5 и 0,8 °С у огурца и пшеницы соответственно. Однако после прекращения ДРОП-воздействий в варианте ДРОП1 по мере дальнейшего роста листа их устойчивость к низкой температуре продолжала возрастать, приближаясь к концу опыта на 15-е (пшеница) и 24-е (огурец) сут к уровню холодоустойчивости растений варианта ДРОП2. ДРОП-воздействия в течение всего периода роста листа (вариант ДРОП3) привели к постепенному возрастанию холодоустойчивости листьев огурца и пшеницы до уровня устойчивости зрелых листьев, подвергавшихся ДРОП-воздействиям (ДРОП2).

Одним из критериев реакции растений на стрессовые условия и показателем их устойчивости, в частности, к низким положительным температурам является изменение проницаемости клеточных мембран, оцениваемое по ОВЭ из клеток во внешнюю среду [Самрос et al., 2003; Гришенкова, Лукаткин, 2005]. ОВЭ из тканей листьев контрольных растений огурца и пшеницы на протяжении всего опыта оставался на одном уровне (рис., в, г). ДРОП-воздействия снижали ОВЭ во всех вариантах опыта. Величина уменьшения ОВЭ зависела от возраста листа. Наиболее существенные изменения установлены для зрелых листьев огурца (вариант ДРОП1, рис., в). Действие ДРОП на протяжении всего периода роста листа огурца (вариант ДРОП3) также вызывало снижение ОВЭ по сравнению с контролем, но значительно меньше, чем в варианте ДРОП2, а к концу опыта, на 24-е сут, эти изменения были статистически недостоверными. У растений пшеницы реакция на ДРОП-воздействия молодых и зрелых листьев была одинаковой и проявлялась в существенном снижении ОВЭ (рис., г). У обоих видов в последствии варианта ДРОП1 (на 24-е и 14-е сут соответственно) отмечено продолжающееся снижение ОВЭ по сравнению с контролем.

Таким образом, проведенные исследования показали, что реакция растений на ДРОП-воздействия зависит от возраста листа. Зрелые, завершившие рост листья по сравнению с молодыми, растущими листьями оказались более отзывчивыми на ДРОП-воздействия, характеризуясь наибольшим приростом холодо-



Влияние ДРОП-воздействий на холодоустойчивость листьев (LT₅₀) и относительный выход электролитов (ОВЭ) из тканей листьев огурца (*Cucumis sativus* L.) (а, в) и пшеницы (*Triticum aestivum* L.) (б, г)

На 9-е и 18-е сут измерения проводили на молодых листьях, испытывавших ДРОП-воздействия в предыдущие 6 сут в вариантах ДРОП1 и ДРОП3. На 15-е и 24-е сут измерения проводили на зрелых листьях в последствии ДРОП (через 6 сут после завершения ДРОП-воздействий) в варианте ДРОП1 и по окончании ДРОП-воздействий в вариантах ДРОП2 и ДРОП3

The effect of DROP treatments on cold tolerance of leaves (LT₅₀) and relative electrolyte leakage (REL) from cucumber (a, c) and wheat (b, d) leaves

On the 9th and 18th day, measurements were made on young leaves of plants treated by DROP during the previous 6 days in DROP1 and DROP3. On the 15th and 24th day, measurements were made on mature leaves of plants under the aftereffect of DROP treatment (in 6 days after the termination of DROP treatments) in DROP1 and immediately after the termination of DROP treatments in DROP2 and DROP3

устойчивости клеток листовой ткани и меньшим ОВЭ. Реакция молодых листьев оказалась более слабовыраженной, хотя также проявлялась в увеличении холодоустойчивости листьев и снижении ОВЭ.

Ранее было показано, что при развитии листьев растений огурца в оптимальных температурных условиях их холодоустойчивость возрастает только до момента достижения ими 40 % площади листа от максимальной, дальнейший рост листовой пластинки уже не сопровождается увеличением холодоустойчивости клеток [Трофимова, Марковская, 1994].

При постоянном же действии на растения неблагоприятной (закаливающей) температуры холодоустойчивость клеток листа возрастала не только в период роста листа, но и после его завершения [Трофимова, 1995]. По мнению авторов, рост холодоустойчивости при закалывающих температурах не зависит от этапов онтогенеза листа [Трофимова, 1995]. То есть ответная реакция и молодых, и зрелых листьев на действие закалывающей температуры однотипна и выражается в повышении их устойчивости. Этот вывод подтверждается и результатами сравнительного анализа способности

к закаливанию клеток растущих и завершивших рост листьев пшеницы [Горбань и др., 1974]. Подобная закономерность прослеживается и в настоящей работе при анализе результатов ДРОП-воздействий на растения огурца и пшеницы. В контроле при оптимальной температуре холодоустойчивость клеток листьев огурца и пшеницы оставалась неизменной с фазы активного роста до фазы зрелого листа (данные не приводятся). Однако при ДРОП-воздействиях холодоустойчивость клеток повышалась как у молодых, активно растущих, так и у зрелых, завершивших свой рост листьев, хотя и в разной степени. Различия между вариантами носили количественный характер, что связано, как нам представляется, со структурными (анатомо-морфологическими) особенностями листьев, находящихся на разных фазах роста. Зрелый, сформированный при оптимальной температуре лист отличается от молодого не только размерами листовой пластинки, но, что важнее, и значительно большей ее толщиной [Мокроносков, 1981; Ho et al., 1984; Xie, Luo, 2003; Atkin et al., 2006]. Это обеспечивает ему определенные преимущества в защите от внешних стресс-факторов [Palta, Li, 1979; Kuk et al., 2003]. Именно поэтому ДРОП-воздействия (вариант ДРОП2) оказались наиболее эффективными в отношении зрелых листьев и индуцировали именно у них максимальное повышение холодоустойчивости.

На наш взгляд, анатомо-морфологическими изменениями листьев, происходящими при их формировании в условиях пониженной температуры, можно объяснить динамику холодоустойчивости в варианте ДРОП3 (ее постепенное возрастание до максимального уровня), когда краткосрочным периодическим воздействием низкой температуры подвергался лист с начала его активного роста и до достижения своих окончательных размеров. Добавим, что процесс формирования листа в варианте ДРОП3 с периодическим кратковременным действием низкой температуры сходен с ростом листьев в условиях постоянного действия низкой температуры, благодаря чему такие листья отличаются повышенным адаптационным потенциалом [Gray, Heath, 2005; Jaikumar et al., 2016].

Может показаться неожиданным факт дальнейшего повышения устойчивости молодых, растущих листьев растений варианта ДРОП1 в последствии ДРОП-воздействий, происходящего в условиях температурного оптимума. Однако следует учитывать, что в последствии закалывающих температур устойчивость растений может продолжать нарастать, если

в период закалывания она не успела достичь своего максимума [Акимова и др., 1990; Egez et al., 2002]. По-видимому, данная закономерность нашла проявление и в наших опытах: прирост холодоустойчивости молодых и активно растущих в условиях ДРОП-воздействий листьев составлял всего 1/3 от максимального уровня, что и определило возможность дальнейшего ее роста при температуре 23 °С после окончания ДРОП-воздействий.

Полученные в настоящей работе данные о развитии большей холодоустойчивости у зрелых листьев под влиянием ДРОП-воздействий, на первый взгляд, противоречат ранее сделанному нами выводу о большей адаптивной способности фотосинтеза молодых, растущих листьев, подвергнутых ДРОП-воздействиям, по сравнению со зрелыми листьями [Икконен и др., 2015]. Так как адаптивные возможности связаны со способностью к структурно-функциональным преобразованиям, то более низкая способность к температурной адаптации фотосинтеза у зрелых листьев может быть связана с меньшими, чем у молодых листьев, возможностями структурной перестройки [Икконен и др., 2015]. Однако анатомо-морфологические особенности строения растущего и зрелого листьев по-разному влияют на адаптационный потенциал фотосинтеза и устойчивость листьев к неблагоприятным температурам [Palta, Li, 1979; Ogushi et al., 2003]. Так, сформированность зрелого листа, с одной стороны, ограничивает адаптивные возможности фотосинтеза [Sims, Pearcy, 1992], а с другой – обеспечивает существенное, по сравнению с растущим листом, преимущество в защите от внешних стресс-факторов за счет большей толщины и увеличенного количества слоев паренхимы [Palta, Li, 1979; Kuk et al., 2003]. Кроме того, полученные в настоящей работе данные по ОВЭ свидетельствуют о меньшей проницаемости, то есть большей стабильности мембран у зрелых листьев по сравнению с молодыми. Еще одной причиной меньшей устойчивости молодых листьев может быть более высокая у них интенсивность метаболизма, поскольку известно, что клетки с повышенным метаболизмом характеризуются пониженной устойчивостью к действию стресса [Irwin, Prica, 1983]. В то же время зрелые листья отличаются от растущих повышенным содержанием сахаров, аминокислот и ряда других веществ, участвующих в устойчивости клеток к действию неблагоприятных факторов [Bisognin et al., 2005; Cabello et al., 2006]. Приведенные выше факты могут служить причиной различий в реакции листьев разного возраста, в том числе

формировании повышенной холодоустойчивости под влиянием ДРОП-воздействий.

В целом проведенные исследования и ранее полученные данные позволяют заключить, что листья растений огурца и пшеницы реагируют на ДРОП-воздействия повышением холодоустойчивости. При этом у зрелых листьев холодоустойчивость достигает больших значений, чем у молодых, что, по-видимому, связано со структурными (анатомо-морфологическими) и метаболическими особенностями листьев разного возраста.

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 (0221-2017-0051).

Литература

Акимова Т. В., Крупнова И. В., Титов А. Ф. Динамика теплоустойчивости клеток листа в последствии высокой закалывающей температуры в зависимости от продолжительности ее действия на растения // Эколого-физиологические аспекты устойчивости, роста и развития растений. Петрозаводск: КНЦ АН СССР, 1990. С. 42–47.

Горбань И. С., Завадская И. Г., Шухтина Г. Г., Щербакова А. М. Способность к тепловому закаливанию клеток у колеоптелей и листьев разного возраста // Цитология. 1974. Т. 16, № 8. С. 1036–1040.

Гришенкова Н. Н., Лукаткин А. С. Определение устойчивости растительных тканей к абиотическим стрессам с использованием кондуктометрического метода // Поволжский экологический журнал. 2005. № 1. С. 3–11.

Дроздов С. Н., Курец В. К., Будыкина Н. П., 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., 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. doi: 10.7868/S0015330315040090

Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. Кратковременная гипотермия и растение. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 194 с.

Мокронос А. Т. Онтогенетическая изменчивость фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.

Трофимова С. А. Реакция растений на действие факторов внешней среды: онтогенетический аспект: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1995. 22 с.

Трофимова С. А., Марковская Е. Ф. Формирование термоустойчивости в онтогенезе семядольных листьев огурца // Адаптация, рост и развитие растений. Петрозаводск, 1994. С. 55–59.

Фельдман Н. Л., Каменцева И. Е. Тепло- и холодоустойчивость клеток листа желтого гусиного лука на разных фазах развития // Бот. журн. 1963. Т. 48, № 3. С. 414–419.

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 КарНЦ РАН. 2015. № 12. С. 107–115. doi: 10.17076/eb241

Шibaева 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

Armstrong A. F., Logan D. C., Atkin O. W. On the developmental dependence of leaf respiration: responses to short- and long-term changes in growth temperature // Amer. J. Bot. 2006. Vol. 93, no. 11. P. 1633–1639. doi: 10.3732/ajb.93.11.1633

Atkin O. K., Loveys B. R., Atkinson L. J., Pons T. L. Phenotypic plasticity and growth temperature: understanding interspecific variability // J. Exp. Bot. 2006. Vol. 57, no. 2. P. 267–281. doi: 10.1093/jxb/erj029

Bisognin D. A., Velasquez L., Widders I. Cucumber seedling dependence on cotyledonary leaves for early growth // Pesquisa Agropecuaria Brasileira. Brasilia. 2005. Vol. 40, no. 6. P. 531–539.

Cabello P., Agüera E., dela Haba P. Metabolic changes during natural ageing in sunflower (*Helianthus annuus*) leaves: expression and activity of glutamine synthetase isoforms are regulated differently during senescence // Physiol. Plant. 2006. Vol. 128, no. 1. P. 175–185. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00722.x

Campos P. S., Quartin V., Ramalho J. C., Nunes M. A. Electrolyte leakage and lipid degradation account for cold sensitivity in leaves of *Coffea* sp. plants // J. Plant. Physiol. 2003. Vol. 160. P. 283–292.

Erez A., Cohen E., Frenkel Ch. Oxygen-mediated cold-acclimation in cucumber (*Cucumis sativus*) seedlings // Physiol. Plant. 2002. Vol. 115. P. 541–549. doi: 10.1034/j.1399-3054.2002.1150408.x

Gorsuch P. A., Pandey S., Atkin O. K. Temporal heterogeneity of cold acclimation phenotypes in *Arabidopsis* leaves // Plant Cell Environ. 2010. Vol. 33. P. 244–258. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02074.x

Gray G. R., Heath D. A global reorganization of the metabolome in *Arabidopsis* during cold acclimation is revealed by metabolic fingerprinting // Physiol. Plant. 2005. Vol. 124. P. 236–248. doi: 10.1111/j.1399-3054.2005.00507.x

Ho L. C., Hurd R. G., Ludwing L. J., Shaw A. F., Thorneley J. H. M., Withers A. C. Changes in photosynthesis, carbon budget and mineral content during the growth of the first leaf of cucumber // Ann. Bot. 1984. Vol. 54. P. 87–101. doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a086778

Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Titov A. F. Water use efficiency in *Cucumis sativus* L. in response to daily

short-term temperature drop // J. Agr. Sci. 2015. Vol. 7, no. 11. P. 208–215. doi: 10.5539/jas.v7n11p208

Irwin C. C., Price H. C. The relationship of radicle length to chilling sensitivity of pregerminated pepper seed // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1983. Vol. 108. P. 484–486.

Jaikummar N. S., Snapp S. S., Sharkey T. D. Older *Thinopyrum intermedium* (Poaceae) plants exhibit superior photosynthetic tolerance to cold stress and greater increases in two photosynthetic enzymes under freezing stress compared with young plants // J. Exp. Bot. 2016. Vol. 67, no. 15. P. 4743–4753. doi: 10.1093/jxb/erw253

Kuk Y. I., Shin S. J. Mechanisms of low-temperature tolerance in cucumber leaves of various ages // J. Am. Soc. Hortic. Sci. 2007. Vol. 132. P. 294–301.

Kuk Y. I., Shin S. J., Chung J. S., Kwon O. D., Kim D. K., Han O., Guh J. O. Differential tolerances and their mechanism on the response of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) leaves of various ages to protoporphyrinogen oxidase-inhibiting herbicides and paraquat // Korean J. Weed Sci. 2003. Vol. 23. P. 100–111.

Lim C. C., Krebs S. L., Arora R. Cold hardiness increases with age in juvenile *Rhododendron* populations // Frontiers in Plant Science. 2014. Vol. 5. Article 542. 7 p. doi: 10.3399/fpls.2014.00542

Ogushi R., Hikosaka K., Hirose T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? // Plant Cell Environ. 2003. Vol. 26. P. 505–512.

Ow L. F., Griffin K. L., Whitehead D., Walcroft A. S., Turnbull M. H. Thermal acclimation of leaf respiration but not photosynthesis in *Populus deltoids x nigra* // New Phytol. 2008. Vol. 178. P. 123–134. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02357.x

Palta J. P., Li P. H. Frost-hardiness in relation to leaf anatomy and natural distribution of several *Solanum* species // Crop Sci. 1979. Vol. 5, iss. 19. P. 665–671. doi: 10.2135/cropsci1979.0011183X001900050031x

Schwemmler B., Lange O. L. Endogen-tagesperiodische schwankungen der hitzeresistenz bei *Kalanchoë blossfeldiana* // Planta. 1959. Vol. 53(2) P. 134–144. doi: 10.1007/BF01947671

Sims D. A., Pearcy R. W. Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia Macrorrhiza* (Araceae) to transfer from low to high light // Amer. J. Bot. 1992. Vol. 79. P. 449–455.

Xie S., Luo X. Effect of leaf position and age on anatomical structure, photosynthesis, stomatal conductance and transpiration of Asian pear // Bot. Bull. Acad. Sci. 2003. Vol. 44. P. 297–303.

Zhang Z.-S., Yang C., Gao H.-Y., Zhang L.-T., Fan X.-L., Liu M.-J. The higher sensitivity of PSI to ROS results in lower chilling-light tolerance of photosystems in young leaves of cucumber // J. Photochem. Photobiol. B: Biology. 2014. Vol. 137. P. 127–134. doi: 10.1016/j.jphotobiol.2013.12.012

Поступила в редакцию 23.03.2018

References

Akimova T. V., Krupnova I. V., Titov A. F. Dinamika teploustoichivosti kletok lista v posledestvii vysokoi zakalivayushchei temperatury v zavisimosti ot prodolzhitel'nosti ee deistviya na rasteniya [Dynamics of heat resistance of leaf cells in the aftereffect of high hardening temperature depending on the duration of its effect on plants]. *Ekologo-fiziologicheskie aspekty ustoychivosti, rosta i razvitiya rastenii* [Ecological and Physiological Aspects of Resistance, Growth, and Development of Plants]. Petrozavodsk: KNTs AN SSSR, 1990. P. 42–47.

Drozdov S. N., Kurets V. K., Budykina N. P., Balagurova N. I. Opredelenie ustoychivosti rastenii k zamorozkam [Determination of plant resistance to light frost]. *Metody otsenki ustoychivosti rastenii k neblagopriyatnym usloviyam sredy* [Methods for the Assessment of Plant Tolerance to Unfavorable Environments]. Leningrad: Kolos, 1976. P. 222–228.

Fel'dman N. L., Kamentseva I. E. Teplo- i kholodoustoichivost' kletok lista zheltogo gusinogo luka na raznykh fazakh razvitiya [Thermostability and cryotolerance of leaf cells of *Gagea lutea* (L.) Ker.-Gawl. at different stages of development]. *Bot. zhurn.* [Botanical J.]. 1963. Vol. 48, no. 3. P. 414–419.

Gorban' I. S., Zavadskaya I. G., Shukhtina G. G., Shcherbakova A. M. Sposobnost' k teplovomu zakalivaniyu kletok u koleoptelei i list'ev raznogo vozrasta [Heat hardening ability of cells in coleoptiles and leaves of different ages]. *Tsitologiya* [Cytology]. 1974. Vol. 16, no. 8. P. 1036–1040.

Grishenkova N. N., Lukatkin A. S. Opredelenie ustoychivosti rastitel'nykh tkanei k abioticheskim stressam s ispol'zovaniem konduktometricheskogo metoda [A conductometric technique to estimate the plant tissue stability to abiotic stresses]. *Povolzhskii ekol. zhurn.* [Povolzhskiy J. Ecol.]. 2005. No. 1. P. 3–11.

Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Titov A. F. Response of the photosynthetic apparatus in cucumber leaves to daily short-term temperature drops. *Russ. J. Plant Physiol.* 2015. Vol. 62, no. 4. P. 494–498. doi: 10.7868/S0015330315040090

Markovskaya E. F., Sysoeva M. I., Sherudilo E. G. Kratkovremennaya gipotermiya i rastenie [Short-term hypothermia and plants]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2013. 194 p.

Mokronosov A. T. Ontogeneticheskaya izmenchivost' fotosinteza [Ontogenetic variability of photosynthesis]. Moscow: Nauka, 1981. 196 p.

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N., Titov A. F. Vliyanie kratkovremennykh ezhesutochnykh ponizhenii temperatury na aktivnost' antioksidantnykh fermentov [Effect of short-term daily temperature decrease on antioxidant enzymes activity]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2015. No. 12. P. 107–115. doi: 10.17076/eb241

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Titov A. F. Response of cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants to prolonged permanent and short-term daily exposures to chilling temperature. *Russ. J. Plant Physiol.* 2018. Vol. 65, no. 2. P. 143–152. doi: 10.1134/S1021443718020061

Trofimova S. A. Reaktsiya rastenii na deistvie faktorov vneshnei sredy: ontogeneticheskii aspekt [The reaction of plants to the effect of environmental factors: the ontogenetic aspect]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 1995. 22 p.

Trofimova S. A., Markovskaya E. F. Formirovanie termoustoichivosti v ontogeneze semyadol'nykh list'ev ogurtsa [Thermoresistance in the ontogenesis of cucumber cotyledons]. *Adaptatsiya, rost i razvitie rastenii* [Adaptation, Growth, and Development of Plants]. Petrozavodsk, 1994. P. 55–59.

Armstrong A. F., Logan D. C., Atkin O. W. On the developmental dependence of leaf respiration: responses to short- and long-term changes in growth temperature. *Amer. J. Bot.* 2006. Vol. 93, no. 11. P. 1633–1639. doi: 10.3732/ajb.93.11.1633

Atkin O. K., Loveys B. R., Atkinson L. J., Pons T. L. Phenotypic plasticity and growth temperature: understanding interspecific variability. *J. Exp. Bot.* 2006. Vol. 57, no. 2. P. 267–281. doi: 10.1093/jxb/erj029

Bisognin D. A., Velasquez L., Widders I. Cucumber seedling dependence on cotyledonary leaves for early growth. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*. Brasilia. 2005. Vol. 40, no. 6. P. 531–539.

Cabello P., Agüera E., dela Haba P. Metabolic changes during natural ageing in sunflower (*Helianthus annuus*) leaves: expression and activity of glutamine synthetase isoforms are regulated differently during senescence. *Physiol. Plant.* 2006. Vol. 128, no. 1. P. 175–185. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00722.x

Campos P. S., Quartin V., Ramalho J. C., Nunes M. A. Electrolyte leakage and lipid degradation account for cold sensitivity in leaves of Coffea sp. plants. *J. Plant Physiol.* 2003. Vol. 160. P. 283–292.

Erez A., Cohen E., Frenkel Ch. Oxygen-mediated cold-acclimation in cucumber (*Cucumis sativus*) seedlings. *Physiol. Plant.* 2002. Vol. 115. P. 541–549. doi: 10.1034/j.1399-3054.2002.1150408.x

Gorsuch P. A., Pandey S., Atkin O. K. Temporal heterogeneity of cold acclimation phenotypes in *Arabidopsis* leaves. *Plant Cell Environ.* 2010. Vol. 33. P. 244–258. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02074.x

Gray G. R., Heath D. A global reorganization of the metabolome in *Arabidopsis* during cold acclimation is revealed by metabolic fingerprinting. *Physiol. Plant.* 2005. Vol. 124. P. 236–248. doi: 10.1111/j.1399-3054.2005.00507.x

Ho L. C., Hurd R. G., Ludwing L. J., Shaw A. F., Thorneley J. H. M., Withers A. C. Changes in photosynthesis, carbon budget and mineral content during the growth of the first leaf of cucumber. *Ann. Bot.* 1984. Vol. 54. P. 87–101. doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a086778

Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Titov A. F. Water use efficiency in *Cucumis sativus* L. in response to daily short-term temperature drop. *J. Agr. Sci.* 2015. Vol. 7, no. 11. P. 208–215. doi: 10.5539/jas.v7n11p208

Irwin C. C., Price H. C. The relationship of radicle length to chilling sensitivity of pregerminated pepper seed. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1983. Vol. 108. P. 484–486.

Jaikumar N. S., Snapp S. S., Sharkey T. D. Older *Thinopyrum intermedium* (Poaceae) plants exhibit superior photosynthetic tolerance to cold stress and greater increases in two photosynthetic enzymes under freezing stress compared with young plants. *J. Exp. Bot.* 2016. Vol. 67, no. 15. P. 4743–4753. doi: 10.1093/jxb/erw253

Kuk Y. I., Shin S. J. Mechanisms of low-temperature tolerance in cucumber leaves of various ages. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 2007. Vol. 132. P. 294–301.

Kuk Y. I., Shin S. J., Chung J. S., Kwon O. D., Kim D. K., Han O., Guh J. O. Differential tolerances and their mechanism on the response of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) leaves of various ages to protoporphyrinogen oxidase-inhibiting herbicides and paraquat. *Korean J. Weed Sci.* 2003. Vol. 23. P. 100–111.

Lim C. C., Krebs S. L., Arora R. Cold hardiness increases with age in juvenile *Rhododendron* populations. *Frontiers in Plant Science*. 2014. Vol. 5. Article 542. 7 p. doi: 10.3399/fpls.2014.00542

Ogushi R., Hikosaka K., Hirose T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? *Plant Cell Environ.* 2003. Vol. 26. P. 505–512.

Ow L. F., Griffin K. L., Whitehead D., Walcroft A. S., Turnbull M. H. Thermal acclimation of leaf respiration but not photosynthesis in *Populus deltoids* x *nigra*. *New Phytol.* 2008. Vol. 178. P. 123–134. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02357.x

Palta J. P., Li P. H. Frost-hardiness in relation to leaf anatomy and natural distribution of several *Solanum* species. *Crop Sci.* 1979. Vol. 5, iss. 19. P. 665–671. doi: 10.2135/cropsci1979.0011183X001900050031x

Schwemmler B., Lange O. L. Endogen-tagesperiodische schwankungen der hitzeresistenz bei *Kalanchoë blossfeldiana*. *Planta*. 1959. Vol. 53(2) P. 134–144. doi: 10.1007/BF01947671

Sims D. A., Percy R. W. Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia Macrorrhiza* (Araceae) to transfer from low to high light. *Amer. J. Bot.* 1992. Vol. 79. P. 449–455.

Xie S., Luo X. Effect of leaf position and age on anatomical structure, photosynthesis, stomatal conductance and transpiration of Asian pear. *Bot. Bull. Acad. Sci.* 2003. Vol. 44. P. 297–303.

Zhang Z.-S., Yang C., Gao H.-Y., Zhang L.-T., Fan X.-L., Liu M.-J. The higher sensitivity of PSI to ROS results in lower chilling-light tolerance of photosystems in young leaves of cucumber. *J. Photochem. Photobiol. B: Biology*. 2014. Vol. 137. P. 127–134. doi: 10.1016/j.jphotobiol.2013.12.012

Received March 23, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

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

Шибаета Татьяна Геннадиевна

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: shibaeva@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

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
tel.: (8142) 762706, +79217281651

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