

УДК 581.1

ОСОБЕННОСТИ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ НА ЕЖЕСУТОЧНЫЕ ПОНИЖЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ ИНТЕНСИВНОСТИ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ

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

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

В обзорной статье представлены собственные и литературные данные о влиянии на растения ежесуточных понижений температуры (ДРОП-воздействий, от англ. *drop* – падение) разной интенсивности и продолжительности. Их анализ показывает, что влияние ДРОП-воздействий на морфологические и физиолого-биохимические показатели теплолюбивых и холодостойких растений в значительной степени зависит от нижнего значения, до которого падает температура. Морфогенетический эффект ДРОП-воздействий, фиксируемый по линейным ростовым показателям, усиливается с понижением температуры, в то время как реакция растений, оцениваемая по другим физиолого-биохимическим параметрам (накопление биомассы, содержание хлорофилла, фотосинтетическая активность, показатели водного режима, холодоустойчивость), в большей степени зависит от того, опускается ли температура ниже критического уровня, что ведет к развитию стресс-реакции. Кроме того, при ДРОП-воздействиях ответная реакция растения в большей степени зависит от абсолютного значения, до которого понижается температура, и продолжительности холодового воздействия, чем от градиента температур, так как именно это определяет запуск комплекса изменений, характерных для стресс-реакции. Продолжительность ДРОП-воздействий становится более важным фактором при снижении температуры до значений, выходящих за пределы оптимума для определенного процесса/показателя. При этом зоны температурного оптимума для разных процессов/показателей (например, рост растений в высоту и время до начала цветения) могут существенно различаться, что определяет как характер, так и эффективность влияния ДРОП-воздействий с определенными параметрами на те или иные процессы/показатели. В большинстве случаев различия в реакции растений на низкотемпературные воздействия разной продолжительности не определяются обычной зависимостью «доза-эффект», так как помимо продолжительности большую роль при этом играет характер температурного воздействия (однократное длительное или непродолжительное ежесуточно повторяющееся (ДРОП-воздействие)). Наконец, эффективность применения ДРОП-воздействий в практических целях в растениеводстве и цветоводстве зависит еще и от видовой (сортовой) принадлежности растений (биологических особенностей вида и сорта), и это предполагает проведение специальных исследований, направленных на выявление оптимальных параметров ДРОП-воздействий применительно к конкретному объекту.

К л ю ч е в ы е с л о в а: низкая температура; растение; рост; развитие; фотосинтез; дыхание; водный режим; холодоустойчивость.

T. G. Shibaeva, E. N. Ikkonen, E. G. Sherudilo, A. F. Titov. PLANT RESPONSES TO A DAILY TEMPERATURE DROP OF DIFFERENT INTENSITY AND DURATION

The review presents own and published data on the effects of a daily temperature drop (DROP) of different intensity and duration on plants. It is concluded that the effect of a temperature drop on morphological, physiological and biochemical characteristics of chilling-sensitive and chilling-tolerant plants depends to a large extent on the absolute value of the lower temperature used for DROP treatments. The morphogenetic effect of DROP treatments, measured by changes in linear growth parameters, increases with the lowering of the temperature used for DROP treatments, while the plant response, estimated by other physiological and biochemical parameters (biomass accumulation, chlorophyll content, photosynthetic activity, water relations indices, chilling tolerance) depends more on whether the temperature falls below the critical level, resulting in a plant stress response. The response of plants to DROP treatments depends more on the absolute value to which the temperature is dropped and on the duration of the chill (since in this case the stress response is triggered in the plant) than on the temperature gradient. The duration of the temperature drop becomes more important when the temperature is lowered to values beyond the optimum range. The optimum temperature ranges for different processes (characteristics) (for example, plant height or time until flowering) can vary significantly, determining the nature and effectiveness of DROP treatments with certain parameters in relation to various processes (characteristics). In most cases, the differences in plant response to DROP treatments of different duration are not determined by the usual dose-effect relationship, since beside the duration, the mode of temperature exposure (single long-term or daily short-term) plays a significant role. In addition, the effectiveness of the DROP treatments of a given intensity and duration for practical purposes in horticulture and floriculture is largely species- (variety-) specific.

Key words: low temperature; plant; growth; development; photosynthesis; respiration; moisture conditions; chilling tolerance.

Введение

Хорошо известно, что каждый вид растений способен существовать и осуществлять свою обычную (нормальную) жизнедеятельность только в определенном диапазоне действующих температур, выход за пределы которого приводит к торможению их роста и развития (вплоть до полной остановки) или даже к гибели растений [Лархер, 1978]. Частые и значительные по амплитуде колебания температуры, наблюдаемые во многих регионах планеты, потребовали от растений выработки в процессе их эволюции различных защитно-приспособительных реакций и адаптационных механизмов, благодаря которым они способны переносить как кратковременные, так и продолжительные отклонения температуры от фоновых (физиологически нормальных) значений. В работах, направленных на изучение устойчивости и адаптации растений к холоду, как правило, исследуют постоянное действие низкой температуры и достаточно длительные экспозиции (сутки и более). Хотя в естественных условиях растения очень часто сталкиваются с ситуацией, когда температура понижается в суточном цикле всего на несколько часов (обычно это происходит ночью), а затем повышается до оптималь-

ных (или близких к ним) значений. В подобной обстановке оказываются не только холодоустойчивые растения, произрастающие в условиях умеренного климата, но и теплолюбивые, выращиваемые в открытом грунте умеренной зоны. Причем в начале и в конце вегетационного сезона они могут испытывать кратковременный холодовой стресс многократно. К примеру, это происходит при ранней высадке рассады томатов (*Solanum lycopersicum* L.) [Dufault, Melton, 1990], дыни (*Cucumis melo* L.), арбузов (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. & Nakai) [Korkmaz, Dufault, 2001a, b, 2004], которая практикуется во многих регионах для получения ранней продукции теплолюбивых культур. Если учесть, что для растений семейства *Cucurbitaceae* (арбуз, дыня) температурный оптимум для роста находится в диапазоне от 20 до 32 °С с минимумом и максимумом соответственно при 18 и 35 °С, то вполне очевидно, что при высадке в марте растения многократно подвергаются действию субоптимальных температур с последующим их повышением до оптимального уровня. Увеличение же количества часов с температурой ниже оптимальной обычно приводит к снижению урожая [Korkmaz, Dufault, 2001a, b, 2004]. Для такого вида, к примеру, как хлопчатник (*Gossypium hirsutum* L.), для которого нестрес-

совыми являются температуры от 23 до 32 °С, избежать повторяющегося холодового стресса в начале или в конце сезона сложно из-за длинного (около 150 дней) вегетационного периода, т. к. в ряде мест традиционного выращивания этой культуры высадка растений обычно производится около 15 мая, а технической зрелости требуется достичь до первых заморозков, которые наблюдаются уже в конце октября [Holaday et al., 2016]. Исследования на холодостойких культурах, таких как морковь (*Daucus carota* subsp. *Sativus* (Hoffm.) Arcang.), салат (*Lactuca sativa* L.) [Currah, 1978], свекла (*Beta vulgaris* L.) [Hegarty, Thompson, 1974] и лук (*Allium* L.) [Henriksen, 1978], также показали, что стресс во время раннего развития снижает урожай.

Помимо ситуаций, наблюдаемых в естественных условиях и описанных выше, теплолюбивые растения могут испытывать кратковременное ежесуточное действие низких температур в теплицах, так как агротехнический прием под названием «temperature drop» (в Европе) и «temperature dip» или «cool morning pulse» (в США) широко применяют с целью управления ростом и получения компактной и более жизнеспособной рассады овощных культур, клумбовых и цветочных растений. Для этого температуру обычно снижают на 5–15 °С на 2–3 ч в конце ночи. Во многих случаях это позволяет полностью или хотя бы частично отказаться от применения химических веществ, обладающих ретардантным эффектом [Мое, 1991; Heins, Erwin, 1991; Erwin, Heins, 1995].

Таким образом, и холодостойкие, и теплолюбивые растения довольно часто оказываются в ситуации ежесуточно повторяющихся непродолжительных понижений температуры (ДРОП-воздействий, от англ. *drop* – «падение»). С одной стороны, ранние сроки посадки предпочтительны для получения более ранней продукции, имеющей более высокую реализационную цену, а с другой, они же увеличивают риск попадания растений под воздействие холодовых стрессов, которые могут иметь серьезные отдаленные последствия, в том числе на урожай. Поэтому изучение влияния ДРОП-воздействий на растения, помимо теоретического, представляет большой практический интерес с точки зрения выявления эффективных и недорогих способов управления ростом растений.

В настоящей статье представлен обзор имеющихся в литературе и собственных данных о зависимости реакции растений на ежесуточные понижения температуры (до значений выше 0 °С) от их интенсивности и продолжи-

тельности в суточном цикле, поскольку выявление наиболее эффективных вариантов ДРОП-воздействий чаще всего связано с этими двумя параметрами ДРОП. В практических целях ДРОП-воздействия применяют как альтернативу ретардантам на протяжении нескольких недель, как правило, в рассадный период или до цветения, а в природе их количество варьирует в широких пределах.

Влияние интенсивности ДРОП-воздействий

Существующие в литературе данные о влиянии ДРОП-воздействий разной интенсивности на растения главным образом касаются влияния на морфогенез растений и сроки цветения, что связано с использованием приема «temperature drop» в практике растениеводства для управления ростом растений [Мое, 1991; Heins, Erwin, 1991; Erwin, Heins, 1995]. Считается, что ДРОП-воздействия со снижением температуры на 5–8 °С (до 14–16 °С) оказывают небольшой (около 10 %) морфогенетический эффект (уменьшение высоты растений/длины междоузлий, длины черешков листьев и цветочных ветвей, усиление бокового ветвления, изменение ориентации листьев и побегов) на многие виды растений [Myster, Мое, 1995; Мое, Heins, 2000]. Снижение температуры до 2–9 °С на 2 ч значительно увеличивает эффективность ДРОП-воздействий, снижая высоту растений до 50 % по сравнению с контрольными растениями, что было показано на фуксии (*Fuchsia* L.), герани (*Pelargonium* L'Her. Ex Ait.), бегонии (*Begonia* L.) и пуансеттии (*Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotzsch) [Ueber, Hendriks, 1992, 1995; Мое et al., 1995; Jennerich, Hendriks, 1997]. Усиление эффекта ДРОП-воздействий за счет использования более низких температур (12–13 °С по сравнению с 16–19 °С) было также показано на огурце (*Cucumis sativus* L.) [Grimstad, 1993] и бегонии [Grindal, Мое, 1994]. Однако снижение температуры до 8 °С на более продолжительное время (4 ч) приводило к пожелтению листьев и значительной задержке цветения у пуансеттии [Ueber, Hendriks, 1992]. Поэтому сделан вывод, что снижение температуры более чем на 8–9 °С требует специального изучения, прежде чем может быть рекомендовано к практическому применению. У изученных нами видов (огурец, томат, сладкий перец (*Capsicum annuum* L.)) морфологические признаки, характеризующие линейный рост (высота, длина междоузлий и черешков, площадь листьев), уменьшаются с понижением температуры (в диапазоне от 12 до 1 °С), используемой для ДРОП-воздействий [Икконен

и др., 2018; Шибеева и др., 2018]. Предполагается, что влияние ДРОП-воздействий на линейный рост растений обусловлено температурной зависимостью метаболизма гиббереллинов [Moe, Grindal, 2000; Patil et al., 2003]. Другой (или еще одной) возможной причиной торможения роста в длину при ДРОП-воздействиях является их влияние на водный режим растений [Ueber, Hendriks, 1997]. Под воздействием низкой температуры в клетках листьев и стебля падает тургор вследствие снижения скорости поглощения воды корнями и транспирации (но не полного ее прекращения). Пониженный тургор сохраняется не только во время действия низкой температуры, но и в последующий теплый период.

Реакция растений на ДРОП-воздействия по физиолого-биохимическим показателям в большей степени зависит от того, происходят ли нарушения водного режима и развивается ли в результате действия низкой температуры стресс-реакция. Для развития стресс-реакции принципиально важно, опускается ли температура ниже критического уровня (10 °C для видов тропического и субтропического происхождения), т. е. до температуры, при которой у теплолюбивых растений происходит фазовый переход мембран из жидкокристаллического в гель-состояние, приводящий к увеличению проницаемости мембран, нарушению обменных процессов, накоплению токсических веществ, остановке движения цитоплазмы и пр. [Lyons, 1973; Raison, Lyons, 1986; Theocharis et al., 2012; Jones, 2014]. При этом важным фактором является и продолжительность низкотемпературного воздействия. Результаты исследований показали, что применение для ДРОП-воздействий температур из зоны холодого закаливания в диапазоне 8–12 °C оказывается эффективным только в плане уменьшения размеров растений (по отношению к контролю) и увеличения их холодоустойчивости, но практически не сказывается на водном режиме, содержании хлорофилла, фотосинтетической активности, накоплении биомассы [Sysoeva et al., 1999; Марковская и др., 2013; Икконен и др., 2018; Шибеева и др., 2018]. В то же время постоянное круглосуточное действие тех же температур (например, 9 °C) в течение 6 сут практически полностью тормозит рост и развитие растений огурца, инактивирует работу фотосинтетического аппарата (ФСА), увеличивает относительный выход электролитов (ОВЭ) и усиливает перекисное окисление липидов (ПОЛ) [Шибеева и др., 2018]. Постоянное действие температуры 12 °C также вызывает значительное тормо-

жение роста растений в высоту и увеличения площади листьев и снижает, но не инактивирует работу ФСА. Нам представляется, что это связано с тем, что режим выращивания с применением ДРОП-воздействий включает относительно кратковременное (2–3 ч) охлаждение растений с последующим продолжительным (21–22 ч) периодом действия в суточном цикле оптимальной температуры, в течение которого происходит восстановление возможных отклонений и/или нарушений в ФСА, вызванных холодом. Это, в частности, подтверждается данными о снижении величины потенциального (F_v/F_m) и реального ($\Delta F/F_m'$) квантового выхода фотохимической активности ФС II непосредственно во время охлаждения растений и быстром (в течение 1–3 ч) ее восстановлении до уровня контроля после возвращения растений в условия оптимальной температуры. Известно, что инактивация реакционных центров ФС II, приводящая к снижению значений F_v/F_m , может быть обратимой [Gómes et al., 1998]. Также известно, что физиологические нарушения, возникающие в результате изменений, вызванных низкой температурой (фазовый переход липидов мембран, остановка движения цитоплазмы и др.), могут быть обратимыми (reversed) или восстановимыми (repaired), если возврат температуры к норме происходит до того, как произойдут необратимые нарушения и/или повреждения [Lieberman et al., 1958; Creencia, Bramlage, 1971; Jones, 2014]. Интересно, что такого рода обратимость часто наблюдается в естественных условиях, где, к примеру в высокогорных районах тропиков или в Средиземноморье, после каждой холодной ночи наступает теплый день [Franco, 1990; Larcher et al., 2010], а также зафиксирована в лабораторных экспериментах при смене низких и высоких температур в течение короткого периода времени [Wang, Baker, 1979]. Добавим, что прием «периодического нагревания» (intermediate warming) успешно применяется не только для предотвращения холодого повреждения фруктов и овощей при их хранении в условиях низкой температуры [Lyons, 1973; Wang, 1982, 1993; Wang et al., 2012; Aghdam, Vodbodak, 2014], но и препятствует появлению холодого повреждения и снижению скорости фотосинтеза и транспирации у проростков теплолюбивых растений [Koscielniak, Biesaga-Koscielniak, 2000; Skrudlik et al., 2000]. Следовательно, хотя воздействие низкой температурой и способно вызывать многочисленные функциональные и структурные отклонения и/или нарушения, это далеко не всегда приводит к видимым проявлениям произошедших повреждений или ин-

гибированию роста и развития растений, потому что значительная часть этих нарушений могут быть обратимыми или восстановимыми. Кроме того, в период нахождения в условиях оптимальной температуры охлажденные перед этим клетки и ткани листа способны метаболизировать и/или нейтрализовать токсические вещества, которые могли появиться под влиянием ДРОП-воздействий.

Одной из основных причин повреждения теплолюбивых растений при охлаждении, как известно, является активация свободнорадикальных процессов [Лукаткин, 2002]. Усиленная генерация АФК может активировать процесс ПОЛ, который сопровождается накоплением одного из конечных продуктов ПОЛ – малонового диальдегида (МДА). Наши эксперименты показали, что содержание МДА под влиянием ДРОП-воздействий (даже при использовании температур 4 и 1 °С) не увеличивалось. Отсутствие усиления ПОЛ указывает на то, что в данном случае не происходит смещения прооксидантно-антиоксидантного равновесия. ОВЭ из листьев растений, подвергавшихся ДРОП-воздействиям с температурой 8–12 °С, достоверно не отличающийся от контрольных, также свидетельствует об отсутствии нарушения и/или быстром восстановлении целостности мембран клеток при ДРОП-воздействиях умеренной интенсивности [Шибеева и др., 2018]. Кроме того, в случае ДРОП-воздействий растения располагают достаточным временем для накопления энергетических и пластических ресурсов, необходимых для формирования повышенной устойчивости. Поэтому холодоустойчивость листьев при ДРОП-воздействиях с использованием температур от 8 до 12 °С повышалась у всех изученных видов (томат, огурец, сладкий перец, баклажан (*Solanum melongena* L.)).

Применение ДРОП с более низкой температурой (4 и 1 °С) приводило не только к более значительному снижению высоты растений и площади листьев, но и к снижению биомассы растений у огурца [Икконен и др., 2018], тогда как LMA (leaf mass per area) у растений томата и перца даже при этих температурах ДРОП-воздействий не отличались достоверно от контроля. При действии ДРОП с температурой 4 °С у огурца и томата отмечено лишь незначительное снижение содержания хлорофилла, в то время как при действии ДРОП с температурой 1 °С у огурца наблюдалось снижение содержания пигментов на 27 %. Относительное содержание воды (ОСВ) в листьях огурца не отличалось достоверно от контроля при применении ДРОП с температурой 4 °С, но сниже-

ние температуры до 1 °С вызывало небольшое уменьшение ОСВ. Использование таких низких температур (4 и 1 °С) хотя и оказалось менее эффективным в отношении увеличения холодоустойчивости листьев, тем не менее в этих вариантах опыта также наблюдалось повышение холодоустойчивости листьев по сравнению с контролем, т. е. когда температура понижалась на 2–3 ч до повреждающих значений, определенных ранее [Дроздов и др., 1984] как ниже 7 °С для огурца и перца и ниже 5 °С для томата. Очевидно, что при ДРОП-воздействиях абсолютные значения повреждающих температур отличаются от тех, которые вызывают повреждение растений при их постоянном длительном действии.

Отклик растений на ДРОП-воздействия в диапазоне от 12 до 1 °С, оцениваемый по скорости фотосинтеза и дыхания, зависел не только от температуры, используемой для ДРОП-воздействий, но и от видовой принадлежности растений. У огурца тенденция к снижению скорости фотосинтеза при насыщающем фотосинтезе прослеживалась начиная с температуры ДРОП-воздействий 8 °С [Икконен и др., 2018]. Но достоверное снижение у всех исследованных видов (огурец, томат, сладкий перец) отмечено только при более низкой температуре ДРОП (4 °С) и составило по отношению к контролю 23, 22 и 10 % для огурца, томата и перца соответственно. Отметим также, что ДРОП инициировал закрывание устьиц в большей степени у растений огурца, чем у томата и перца, при этом степень снижения устьичной проводимости находилась в прямой зависимости от температуры, используемой для ДРОП-воздействий [Икконен и др., 2018]. В отличие от томата растения огурца и перца реагировали на ДРОП-воздействия снижением видимого квантового выхода фотосинтеза, но более выраженным у огурца [Икконен и др., 2018]. У огурца и томата ДРОП-воздействия вызвали последовательное повышение величины светового компенсационного пункта (СКП) по мере снижения температуры воздействия с 12 до 1 °С. Ее увеличение могло быть связано с ростом интенсивности дыхания листьев под влиянием ДРОП.

Анализ изменения соотношения темного дыхания листьев (R_d) к gross-фотосинтезу (A_g) (R/A) (показатель сбалансированности у растения основных физиологических процессов [Рахманкулова, 2002]), уменьшение которого является предпосылкой накопления фотоассимилятов [Климов, 2003]) под влиянием ДРОП-воздействий, показал, что оно увеличивается у растений огурца и томата, при этом величина

изменения у огурца возрастает с усилением интенсивности ДРОП, то есть со снижением значения действующей на растения температуры [Икконен и др., 2018]. Увеличение под влиянием ДРОП-воздействий величины R_d/A_g 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 длительном воздействии температуры приводят к фотоингибированию и возрастанию скорости дыхания, а следовательно, к росту R/A . В целом ряде работ показано, что в диапазоне умеренных температур (15–25 °C) адаптационные изменения ведут к восстановлению соотношения R/A [Gifford, 1995; Dewar et al., 1999; Loveys et al., 2002, 2003; Atkin et al., 2005, 2006], но при действии температур за пределами этого диапазона постоянство соотношения R/A не сохраняется [Campbell et al., 2007]. 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), оказывается значительно шире, чем в случае постоянного длительного действия низких температур.

Хорошо известно, что у каждого вида есть свой диапазон оптимальных температур, причем для разных процессов (рост, цветение, плодоношение и др.) имеются свои диапазоны оптимума. Так, например, для индукции цветения и ранних процессов развития у пуансеттии такой диапазон включает температуры от 16 до 22 °C. Поэтому умеренное снижение температуры до 16 °C на 2 или 4 ч в сутки не оказывает влияния на сроки цветения [Ueber, Hendriks, 1992]. В то же время длина стебля у пуансеттии линейно увеличивается в диапазоне от 14 до 26 °C. Поэтому даже снижение температуры до 16 °C на 2 ч, приводящее к снижению дневной температуры на 1,6 °C и среднесуточной температуры всего на 0,7 °C, оказывает на высоту растений хоть и небольшой (9 %), но ожидаемый эффект [Ueber, Hendriks, 1992]. В противоположность этому, объяснить эффекты ДРОП-воздействий большой интенсивности с помощью дневных и среднесуточных температур не удастся. Так, 2- и 4-часовые ДРОП-воздействия с температурой 8 °C по расчетам, основанным на снижении среднесуточной температуры, должны были бы привести к уменьшению длины стебля на 11 и 21 % соответственно, а в действительности снижение составляло гораздо больше – 44 и 72 % [Ueber, Hendriks,

1992]. При большем снижении температуры, когда происходит выход за пределы того диапазона, где возможно сохранение сбалансированности процессов, возникают побочные негативные эффекты, которые не могут быть компенсированы в течение последующего теплого периода [Levitt, 1980].

Результаты наших исследований, проведенных на холодостойких растениях – пшенице (*Triticum aestivum* L.) и цветной капусте (*Brassica oleracea* L. var. *Botrytis* L.), показали, что более выраженные эффекты ДРОП наблюдаются при действии более низких закалывающих температур, близких к повреждающим не только у теплолюбивых, но и у холодостойких растений. Так, у пшеницы действие ДРОП с температурой 12 °C не вызывает достоверных изменений ни морфологических, ни физиолого-биохимических показателей. В то же время под влиянием ДРОП с температурой 2 °C у пшеницы наблюдалось торможение скорости роста растений в высоту, уменьшение сухого веса растений, содержания хлорофилла, F_v/F_m , и при этом снижались значения ОВЭ, усиливалось митохондриальное дыхание листьев и повышалась холодоустойчивость листьев. Следует, однако, отметить, что уже через 1 сут после окончания ДРОП-воздействий значения F_v/F_m не различались у контрольных растений и тех, которые были подвержены ДРОП-воздействиям. Прирост холодоустойчивости листьев пшеницы был выше при действии ДРОП с температурой 4 °C, чем 12 °C. У растений цветной капусты ДРОП-воздействия с температурой 4 и 1 °C оказывали морфогенетический эффект, вызывая сокращение длины черешков и площади листьев, приводили к уменьшению ОВЭ и увеличению холодоустойчивости, но не влияли на содержание хлорофилла и значения F_v/F_m . Заметим, что некоторые клумбовые растения откликаются уменьшением высоты и компактностью только на очень сильные ДРОП-воздействия (снижение температуры до 2–4 °C), что ограничивает их практическое применение ввиду трудности достижения столь низкой температуры в теплице [Мое, Heins, 2000]. При кратковременном применении повреждающих (отрицательных) температур для холодостойких растений не обнаруживается повышения их холодо- или морозоустойчивости [Марковская и др., 2013].

Влияние продолжительности ДРОП-воздействий

Считается, что воздействие низких положительных температур на растение должно быть

достаточно длительным, чтобы поврежденными оказались клетки у большинства даже самых чувствительных к холоду растений. Чаще всего для проявления симптомов холодового повреждения требуются дни или даже недели низкотемпературного воздействия, хотя для некоторых растений (*Episcia*, *Achimenes*, *Gloxinia*) описаны симптомы холодового повреждения после всего нескольких часов нахождения растений при температуре от 1 до 5 °C [Levitt, 1980].

В работах, посвященных изучению эффектов ДРОП-воздействий на растения, чаще всего используют 2-часовые воздействия. Увеличение продолжительности ДРОП-воздействий до 4 ч и более, как показывают исследования, приводит к разным результатам. В ряде работ показано усиление эффектов низкой температуры (а именно большее торможение роста, уменьшение площади листьев, биомассы растений, задержка цветения и снижение урожайности) с увеличением продолжительности воздействия [Ueber, Hendriks, 1992; Мое, 1992; Tutty et al., 1994; Ihlebekk et al., 1995; Vogelezang, 1995; Korkmaz, Dufault, 2001a, b, 2004], при этом степень влияния усиливается с понижением температуры, используемой для ДРОП-воздействий. Так, высота растений пуансеттии уменьшалась на 9–26 % в зависимости от продолжительности снижения (2, 4 или 8 ч) при снижении температуры с 24 до 16 °C и на 44–81 % при снижении температуры до 8 °C. При этом при 2- и 4-часовых ДРОП-воздействиях с использованием температуры 16 °C не выявлено изменений площади и количества листьев, сырого и сухого веса растений. При использовании температуры 8 °C изменения этих же показателей были достоверными уже при 2-часовых ДРОП-воздействиях, и их эффект усиливался с увеличением продолжительности до 8 ч [Ueber, Hendriks, 1992]. Интересно, что развитие стрессовой реакции в ответ на ДРОП-воздействия с температурой 8 °C наблюдали сразу же после перенесения растений на холод – они начинали вянуть, а у растений, подвергавшихся холоду более 4 ч, желтели листья. Но по окончании ДРОП-воздействий цвет листьев восстанавливался [Ueber, Hendriks, 1992]. Высота герани не менялась при снижении температуры с 18 до 12 °C на 2 ч [Hendriks, 1991], но уменьшалась при 3-часовом воздействии [Мое, 1992]. Также не изменялась скорость роста стебля под влиянием 2-часовых ДРОП-воздействий (снижение с 18,3 до 8,3 °C) у хризантемы (*Dendranthema grandiflorum* (Ramat.) Kitam.), но снижалась при увеличении их продолжительности до 4, 6, 8

или 11 ч [Tutty et al., 1994]. У фуксии и герани 8-часовой ДРОП был более эффективным, чем 4-часовой [Vogelezang, 1995].

В ряде работ показано, что усиление эффектов низкой температуры с увеличением продолжительности ее действия происходит только до определенного предела, выше которого увеличение продолжительности периодов действия пониженной температуры не приводит к соответствующим изменениям. Например, высота растений колокольчика (*Campanula isophylla* Moretti) равномерно уменьшалась по сравнению с контролем при увеличении продолжительности ДРОП-воздействий от 3 до 9 ч при сохранении постоянной среднесуточной температуры, но дальнейшее увеличение низкотемпературного воздействия до 12 ч не приводило к большему торможению роста [Ihlebekk et al., 1995]. У бегонии (*Begonia* × *hiemalis* Fotsch.) и бальзамина (*Impatiens shawkeri* W. Bull) высота растений уменьшалась примерно одинаково при 4- и 8-часовом снижении температуры в дневное время [Vogelezang, 1995]. У томата и огурца, напротив, увеличение продолжительности ДРОП-воздействий с 2 до 4 и 6 ч вело к меньшему влиянию на длину стебля [Grimstad, 1995; Sysoeva et al., 1997]. Аналогично у петунии (*Petunia* Juss) и каланхоэ (*Kalanchoe blossfeldiana* Poelln.) при увеличении продолжительности ДРОП-воздействий с 1,5 до 3 ч эффект снижался [Mortensen, Мое, 1992].

Таким образом, в зависимости от продолжительности ДРОП-воздействий скорость роста растений может снижаться, не меняться или даже увеличиваться. По мнению ряда исследователей [Мое et al., 1995], столь разная реакция разных видов растений на продолжительность ДРОП-воздействий может быть связана с их принадлежностью к разным фотопериодическим группам. Как показали исследования, у большинства короткодневных растений, таких как пуансеттия, бегония и др., ДРОП-воздействия небольшой продолжительности (2–3 ч) эффективно тормозят рост растений в высоту, тогда как длиннодневным растениям (колокольчик, петуния, Melissa (*Melissa officinalis* L.) и др.) для уменьшения высоты нужны более длительные (6–9 ч) низкотемпературные воздействия [Mortensen, Мое, 1992; Мое et al., 1995]. Хотя и в этом случае есть исключения. Например, короткодневное растение каланхоэ имело наименьшую высоту в варианте опыта с одинаковой дневной и ночной температурой, а при действии градиентных температур (17/20 °C) или ДРОП-воздействий (с 20 до 14 °C на 2 ч) высота растений была больше [Mortensen, Мое, 1992]. Кроме того,

эксперименты, проведенные на 19 различных видах и сортах растений (*Begonia* × *hiemalis*, *Begonia* × *tuberhybrida pendula*, *Calceolaria* × *herbeohybrida*, *Fuchsia* × *hybrida*, *Impatiens walleriana*, *Kalanchoe blossfeldiana*, *Pelargonium* × *hortorum*, *Petunia* × *hybrida* (3 сорта), *Rosa* sp. (4 сорта), *Salvia splendens*, *Senecio cruentus*, *Sinningia speciosa*, *Tagetes patula nana*, *Verbena elegans*), показали, что эффективность ДРОП-воздействий может в значительной мере зависеть от фотопериода. Так, в условиях длинного фотопериода (16 ч) 1,5- и 3-часовые ДРОП-воздействия (12 °С) слабо влияли на высоту изучаемых растений [Mortensen, Moe, 1992].

В отношении возможного влияния продолжительности ДРОП-воздействий на накопление сухой биомассы растений имеющиеся данные весьма противоречивы и варьируют в зависимости от вида, сорта, а также сопутствующих условий, в частности фотопериода. В условиях длинного фотопериода у *Pelargonium* × *hortorum* L. H. Bailey сухая масса снижалась под влиянием 1,5-часового ДРОП, но увеличивалась при 3-часовых ДРОП-воздействиях у растений одного сорта, размноженных путем черенкования, а у растений другого сорта, выращенных из семян, и 1,5- и 3-часовые ДРОП-воздействия снижали биомассу. У розы 1,5-часовой ДРОП увеличивал накопление биомассы, в то время как 3-часовой ДРОП снижал ее [Mortensen, Moe, 1992]. У колокольчика 3-часовой ДРОП не изменял биомассу растения (рассчитанную на 1 см высоты растения), а увеличение продолжительности холодового воздействия до 6–12 ч приводило к ее увеличению по сравнению с контролем [Ihlebeek et al., 1995; Moe et al., 1995]. У дыни и арбуза увеличение продолжительности ДРОП-воздействий (2 °С) с 3 до 6 и 9 ч приводило к большему уменьшению сухого веса и площади листьев, задержке цветения и снижению урожая [Korkmaz, Dufault, 2001a, b, 2004]. У растений огурца 2–3-ч снижение температуры до 12 °С приводило к небольшому уменьшению биомассы растений, тогда как при снижении температуры на 4–6 ч биомасса растений была сопоставима с контролем, а при снижении температуры на 12 ч биомасса значительно уменьшалась [Sysoeva et al., 1997; Марковская и др., 2013].

Что касается влияния ДРОП-воздействий на сроки цветения, то такого рода данные также противоречивы. У пуансеттии при снижении температуры с 24 до 16 °С на 2 или 4 ч изменений сроков цветения не происходило, а 8-часовые снижения задерживали появление бутонов на 4 дня. При этом если температуру снижали более чем на 4 ч до 8 °С, наблюдалась сильная

задержка цветения и хлороз листьев [Ueber, Hendriks, 1992]. У растений колокольчика 3-часовые ДРОП-воздействия несколько (на 3 сут) сокращали время до начала цветения, а более длительные понижения температуры (6, 9, 12 ч) приводили к задержке цветения на 3–6 сут, при том, что в этих экспериментах во всех вариантах опыта сохранялась одинаковая среднесуточная температура [Ihlebeek et al., 1995; Moe et al., 1995]. У некоторых видов (*Begonia* × *tuberhybrida pendula*, *Impatiens walleriana*, *Kalanchoe blossfeldiana*, *Pelargonium* × *hortorum*, *Petunia* × *hybrida*), напротив, 1,5-часовые ДРОП-воздействия (12 °С) сокращали время до цветения на 3–9 дней по сравнению с контролем, а 3-часовые ДРОП-воздействия не оказывали подобного эффекта [Mortensen, Moe, 1992]. У томата снижение температуры на 6 и 9 °С вызывало задержку цветения, но только тогда, когда продолжительность ДРОП-воздействий достигала 4–5 ч. Если же ДРОП-воздействия были короче или температура выше, то уменьшение высоты растений не сопровождалось задержкой цветения [Grimstad, 1993]. На растениях хризантемы (*Chrysanthemum carinatum* Schoubs), бархатцев (*Tagetes erecta* L.) и петунии (*Petunia* × *hybrida*) было показано, что для ускорения цветения у короткодневного (хризантема) и нейтральнодневного (бархатцы) видов было достаточно 2-часовых ДРОП-воздействий, а для длиннодневного (петуния) цветение ускорялось 6-часовыми ДРОП-воздействиями [Марковская и др., 2013].

Опыты с ДРОП-воздействиями разной продолжительности (2, 4 и 12 ч) с сохранением суммы температур (2 ч 6-кратно, 4 ч 3-кратно и 12 ч однократно) показали, что результат влияния снижения температуры на биометрические показатели и холодоустойчивость листьев огурца больше зависит от количества низкотемпературных воздействий, чем от их продолжительности (по крайней мере в диапазоне от 2 до 12 ч) [Шибарева и др., 2018]. Так, высота и сухой вес растений, длина черешков и площадь листьев снижались, а холодоустойчивость повышалась больше в результате 6-кратного 2-часового понижения температуры по сравнению с 3-кратным 4-часовым или однократным 12-часовым. Различия в реакции растений на низкотемпературные воздействия разной продолжительности, как показывает этот опыт, не определяются обычной зависимостью «доза-эффект», так как «общая (суммарная) доза» низкой температуры во всех вариантах опыта была одинаковой. Большую роль играет характер температурного воздействия (длительное или кратковременное, постоянное однократное

или периодически повторяющееся). По всей видимости, это объясняется существованием суточной ритмики чувствительности растений к холоду, выявленной в ряде работ на теплолюбивых видах, в том числе на огурце [King et al., 1982; Alscher et al., 1988; Rietze, Wiebe, 1989; Grimstad, 1993]. Установлено, что в суточном цикле периоды максимальной скорости роста и наибольшей чувствительности к холоду весьма непродолжительны и не совпадают по времени. Поэтому за счет однократного снижения температуры на 12 ч ночью нельзя достичь того же эффекта, как при 6-кратном ее снижении на 2 ч.

В литературе нет единого мнения относительно механизмов, определяющих различные результаты влияния ДРОП-воздействий разной продолжительности на те или иные биометрические или физиологические показатели растений. Часть эффектов можно объяснить снижением среднесуточной температуры и суммы температур при применении ДРОП-воздействий. Поскольку удлинение стебля и время до начала цветения у многих культур находятся в прямой зависимости от среднесуточной температуры [Myster, Moe, 1995], то, вероятно, это может объяснить задержку цветения у эуфорбии при длительных (8 ч) снижениях температуры до 16 °С и еще большую задержку при непродолжительных (4 ч), но интенсивных (до 8 °С) снижениях температуры [Ueber, Hendriks, 1992]. Однако из полученных нами данных и анализа результатов опытов с сохранением одинаковой среднесуточной температуры следует, что объяснить влияние ДРОП-воздействий на линейный рост, накопление биомассы и время до начала цветения только снижением среднесуточной температуры невозможно. Например, у растений колокольчика задержка цветения происходила при снижении температуры на 3, 6, 9 и 12 ч при одинаковой среднесуточной температуре во всех вариантах опыта [Ihlebekk et al., 1995; Moe et al., 1995]. Кроме того, у некоторых культур, например томата, скорость развития цветков увеличивается в определенном диапазоне с понижением среднесуточной температуры [Ohyama et al., 2005]. В наших опытах на огурце мы наблюдали торможение линейного роста и накопления биомассы растений при понижениях температуры на 2, 4 и 6 ч при одинаковой среднесуточной температуре [Sysoeva et al., 1997].

Когда с увеличением продолжительности низкотемпературных воздействий возрастает их эффект, то это вполне ожидаемо и объяснимо. В частности, предполагается, что это связано с особенностями температурной за-

висимости метаболизма гиббереллинов [Мое, Grindal, 2000; Patil et al., 2003] и/или с нарушениями водного режима растений [Ueber, Hendriks, 1997], так как одной из причин торможения роста в длину при ДРОП-воздействиях является их влияние на водный режим растений (падение тургора вследствие снижения скорости поглощения воды и уменьшения, но не полного прекращения транспирации, сохраняющееся не только во время действия низкой температуры, но и в последующий теплый период). Гораздо сложнее объяснить те случаи, когда более кратковременные ДРОП-воздействия оказываются более эффективными, например, в отношении торможения роста, чем более длительные. Одним из возможных объяснений такого явления может быть ситуация, когда в тканях растений создается резерв поделившихся, но не растянувшихся клеток [Harrison et al., 1998]. Дело в том, что клетки на разных фазах роста отличаются по чувствительности к холоду. Процесс растяжения клеток более чувствителен к низкой температуре, чем деление клеток [Miedema, 1982; Лукаткин и др., 2010]. Поэтому при снижении температуры скорость растяжения клеток снижается быстрее, чем скорость их деления. Таким образом, при повышении температуры до значений, позволяющих возобновиться растяжению клеток, может происходить «вспышка роста» за счет накопившихся нерастянувшихся клеток. Возможно, это и происходит при ДРОП-воздействиях в определенных условиях, что приводит к неожиданному отсутствию негативного влияния понижений температуры на конечные размеры растений и даже к некоторым фактам «парадоксального» увеличения высоты растений после низкотемпературных воздействий.

Продолжительность ДРОП-воздействия в суточном цикле определяет еще и время, которое остается на восстановление и репарацию. Чем больше период действия низкой температуры, тем, соответственно, меньше времени растение находится в теплых условиях, когда возможен возврат к оптимальному (обычному) метаболизму. Скорость ингибирования и восстановления у разных процессов неодинаковая и сильно варьирует между видами. Так, например, показано, что после инактивации комплексов ФС II у хлопчатника при действии температуры 15 °С на свету полное восстановление значений F_v/F_m может занимать при температуре 28 °С 2 сут [Perera et al., 1995]. В то же время имеются работы, где описано отсутствие изменений в значениях F_v/F_m и скорости фотосинтеза у огурца в первые 2 ч действия температуры 4 °С на свету и в первые 12 ч ее действия в тем-

ноте. Правда, в дальнейшем происходит резкий спад – скорость фотосинтеза падает на 50 и 90 % соответственно через 4 и 6 ч на свету и до тех же значений через 24 и 48 ч в темноте [Sonoike, 2006]. На примере *Dendranthema grandiflorum* показано, что восстановление скорости роста после снижения температуры с 18,3 до 8,3 °С на 2 ч происходит примерно за 1 ч после завершения низкотемпературного воздействия [Tutty et al., 1994]. В целом известно, что чем более сильные нарушения/повреждения наблюдаются в результате холодового стресса, тем медленнее происходит возобновление роста в последующий теплый период [Stoddart et al., 1986]. Как уже отмечалось, во время теплого периода в суточном цикле растения могут восстанавливать возникшие под влиянием кратковременного охлаждения нарушения и/или повреждения, метаболизировать и/или нейтрализовать накопившиеся под действием холода токсические вещества. Кроме того, в этом случае растения располагают достаточным временем для пополнения энергетических и пластических запасов, необходимых для формирования повышенной устойчивости. Например, показано, что если молодые растения кукурузы (*Zea mays* L.), растущие при температуре 5 °С, помещать хотя бы на 1 ч (а лучше на 4 ч) в сутки в условия субоптимальной температуры 14 °С, то это значительно снижает степень индуцированных холодом нарушений водного режима, уменьшение фотохимической эффективности ФС II, ингибирование фотосинтеза и относительную скорость роста, а также сокращает выход электролитов [Koscielniak, Biesaga-Koscielniak, 2000]. Отсюда следует вывод, что в весенний период даже непродолжительные периоды тепла на фоне низких температур в суточном цикле позволяют растениям, в частности кукурузе, избежать неблагоприятных последствий холода, и это в результате благоприятно сказывается на урожае.

В естественных условиях многие теплолюбивые культуры, выращиваемые в районах с умеренным климатом на огромных площадях в открытом грунте (кукуруза, рис (*Oryza sativa* L.), хлопчатник, дыня, арбуз и др.), довольно часто в начале сезона, а иногда и в его конце, оказываются в ситуации ежедневно повторяющихся непродолжительных понижений температуры. Изучение влияния ДРОП-воздействий различной продолжительности необходимо, так как служит важным ориентиром для определения оптимального времени посадки многих культур. Например, многолетние наблюдения (с 2003 по 2015 гг.) при выращивании хлопчат-

ника в центральной части США (в штате Техас) показали, что на орошаемых полях на плато Высокие равнины (High Plains) (33°35' с. ш. 101°53' з. д.) при посадке в апреле растения испытывают холодовой стресс (температура ниже 12 °С) в среднем в течение 2,7–9,2 ч/сут в первый месяц (всего 81–276 ч), при посадке в мае – 0,8–3,6 ч/сут (всего 24–113 ч), а при посадке в июле – 0,2–0,5 ч/сут (всего 0–17 ч) [Holaday et al., 2016]. При этом растения, посаженные в апреле, в конце вегетационного сезона подвергаются действию температур ниже 12 °С в среднем в течение 0–0,2 ч/сут (всего 0,5–5,6 ч), в мае – 0–1,1 ч/сут (всего 0–35 ч), в июне – 3,5–9,6 ч/сут (всего 107–290 ч). Поэтому очевидно, что сроки посадки растений зависят от того, какой длительности понижения температуры растения могут переносить в начале и в конце вегетационного сезона без ущерба для урожая. Этому вопросу посвящены многочисленные исследования на разных культурах [Bradow, 1991; Payton et al., 2001; Korkmaz, Dufault, 2001a, b, 2004; Bange, Milroy, 2004; Sofalian et al., 2013], хотя применение результатов, полученных в контролируемых условиях, по мнению агрономов [Holaday et al., 2016], имеет большие ограничения для прогнозирования реакции растений на холод в полевых условиях.

Заключение

Как показывают результаты исследований, влияние ежесуточных непродолжительных понижений температуры на морфологические и физиолого-биохимические показатели теплолюбивых и холодостойких растений в значительной степени зависит от нижних значений, до которых при этом опускается температура. Морфогенетический эффект ДРОП-воздействий, фиксируемый по линейным ростовым показателям (высота растений, длина междоузлий и черешков листьев, размеры листьев), усиливается с понижением температуры, в то время как реакция растений, оцениваемая по другим физиолого-биохимическим параметрам (накопление биомассы, содержание хлорофилла, фотосинтетическая активность, ОСВ, ОВЭ, интенсивность ПОЛ, холодоустойчивость) в большей степени зависит от того, опускается ли температура ниже критического уровня и развивается ли под ее влиянием стресс-реакция. Более выраженные эффекты ДРОП-воздействий (торможение роста и накопления биомассы, повышение холодоустойчивости, снижение скорости фотосинтеза и усиление дыхания растений) наблюдаются при исполь-

зовании низких закаливающих температур, близких к повреждающим или даже относящихся к повреждающим (в случае их непрерывного и достаточно продолжительного действия на растения). При этом важно иметь в виду, что при ДРОП-воздействиях ответная реакция растения в большей степени зависит от абсолютного значения, до которого понижается температура, и продолжительности холодового воздействия, чем от градиента температур, так как именно этим определяется, запускается ли в данном случае комплекс изменений, характерных для стресс-реакции.

Границы температурных зон (зоны холодового закаливания и зоны холодового повреждения), установленные ранее в опытах с постоянным продолжительным (несколько суток) действием низких температур [Дроздов и др., 1984; Drozdov et al., 1984a, b; Акимова и др., 1985; Титов и др., 1987, 2003], не являются абсолютными, а зависят, как подчеркивают авторы этих работ, от многих факторов (фазы развития растений, их физиологического состояния, параметров внешней среды). Под влиянием ДРОП-воздействий эти границы могут существенно смещаться в область более низких температур, что необходимо учитывать при выборе значений температуры в экспериментах, направленных на решение тех или иных задач. Важно и то, что при ДРОП-воздействиях диапазон, в пределах которого растения способны поддерживать соотношение R/A на определенном уровне (что отражает сбалансированность у растения основных физиологических процессов и способность накапливать в достаточных количествах фотоассимиляты), оказывается значительно шире, чем в случае постоянного длительного действия на них низких температур.

При одинаковой «суммарной дозе» ДРОП-воздействий более короткие, но интенсивные ежесуточные воздействия (например, 8 °С в течение 2 ч) оказывают более сильный эффект на морфологические и физиолого-биохимические показатели, чем более продолжительные умеренные (например, 16 °С в течение 8 ч). Это связано с тем, что падение температуры до значений ниже критического уровня вызывает дополнительные эффекты, связанные с продолжительным последствием на растения охлаждения, которые не могут быть быстро компенсированы в теплых условиях. Кроме того, в большинстве случаев различия в реакции растений на низкотемпературные воздействия разной продолжительности не определяются обычной зависимостью «доза-эффект», так как помимо продолжительности

в этом случае большую роль играет сам характер температурного воздействия (длительное или кратковременное, постоянное однократное или периодически повторяющееся).

Продолжительность ДРОП-воздействий приобретает особенно важную роль при снижении температуры до значений, выходящих за пределы оптимума для конкретного процесса/показателя. При этом зоны температурного оптимума для разных процессов/показателей (например, рост растений в высоту и время до начала цветения) могут существенно различаться, что определяет эффективность влияния ДРОП-воздействий с определенными параметрами на те или иные процессы/показатели. Наконец, следует иметь в виду, что эффективность применения ДРОП-воздействий с заданными параметрами в практических целях (в растениеводстве и цветоводстве) во многом зависит и от видовой принадлежности растений (т. е. их биологических особенностей), и это предполагает проведение специальных исследований, направленных на выявление оптимальных параметров ДРОП-воздействий применительно к каждому конкретному объекту.

Добавим, что помимо двух указанных выше параметров ДРОП-воздействий – интенсивность и продолжительность, которым посвящена данная статья, эффективность их применения может также изменяться в зависимости от скорости снижения температуры [Шиббаева и др., 2016] и времени суток, когда они применяются [Grindal, Moe, 1995; Grimstad, 1995; Sisoeva et al., 1997, 1999].

В целом совокупность собственных и литературных данных позволяет считать, что реакция растений на кратковременные ежесуточные понижения температуры – ДРОП-воздействия – обладает своей очевидной спецификой, которая прежде всего обусловлена тем, что при данном типе низкотемпературных воздействий периоды, когда охлаждение запускает в клетках и тканях растений программу адаптационных изменений, сопряженную с торможением роста и развития, чередуются в суточном цикле с более продолжительными периодами действия оптимальной температуры, при которой происходит переключение программ и возобновляется рост и реализация онтогенетической программы [Шиббаева и др., 2018]. Поэтому при правильном подборе температуры для ДРОП-воздействий, их продолжительности в суточном цикле и количестве повторов (кратности) появляется возможность с помощью данного приема управлять ростом тепличных растений и улучшать их качество.

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., Дроздов С. Н., Умаров Х. У., Курец В. К. Влияние температуры на формирование холодо- и теплоустойчивости хлопчатника // Докл. АН Узб. ССР. 1985. № 4. С. 53–54.
- Дроздов С. Н., Курец В. К., Титов А. Ф. Терморезистентность активно вегетирующих растений. Л.: Наука, 1984. 168 с.
- Икконен Е. Н., Шибаева 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. doi: 10.7868/S0015330318010050
- Климов С. В. Холодовое закаливание растений – результат поддержания повышенного отношения фотосинтез/дыхание при низких температурах // Известия АН. Сер. биол. 2003. № 1. С. 57–62.
- Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 185 с.
- Лукаткин А. С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2002. 208 с.
- Лукаткин А. С., Шаркаева Э. Ш., Апарин С. В. Ростовые реакции клеток конуса нарастания теплолюбивых растений при действии и последствии пониженных температур // Физиология и биохимия культ. растений. 2010. Т. 42, № 3. С. 256–269.
- Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. Кратковременная гипотермия и растение. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 194 с.
- Рахманкулова З. Ф. Взаимосвязь фотосинтеза и дыхания целого растения в норме и при неблагоприятных внешних условиях // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63. № 3. С. 44–53.
- Титов А. Ф., Дроздов С. Н., Акимова Т. В., Таланова В. В. Исследование реакции растений сои на действие температуры. Границы температурных зон // Физиология растений. 1987. Т. 34, № 2. С. 350–355.
- Титов А. Ф., Акимова Т. В., Балагурова Н. И., Таланова В. В., Топчиева Л. В., Шерудило Е. Г. Устойчивость активно вегетирующих растений к низким и высоким температурам. I. Закономерности варьирования устойчивости // Наземные и водные экосистемы Северной Европы: управление и охрана: Матер. между. конф., посвящ. 50-летию ИБ КарНЦ РАН. Петрозаводск, 2003. С. 138–144.
- Шибаева Т. Г., Шерудило Е. Г., Титов А. Ф. Особенности реакции растений *Cucumis sativus* L. на ДРОП в зависимости от скорости снижения температуры // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 7. С. 121–127. doi: 10.17076/eb489
- 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
- Aghdam M. S., Bodbodak S. Postharvest heat treatment for mitigation of chilling injury in fruits and vegetables // Food Bioprocess Technol. 2014. Vol. 7. P. 37–53. doi: 10.1007/s11947-013-1207-4
- Alscher G., Rietze E., Wiebe H.-J. Diurnal chilling sensitivity of some vegetable crops // Biotronics. 1988. Vol. 17. P. 17–20
- Atkin O. K., Bruhn D., Hurry V. M., Tjoelker M. G. The hot and the cold: unraveling the variable response of plant respiration to temperature // Funct. Plant Biol. 2005. Vol. 32. P. 87–105. doi: 10.1071/FP03176
- Atkin O. K., Scheurwater I., Pons T. L. High thermal acclimation potential of both photosynthesis and respiration in two lowland *Plantago* species in contrast to an alpine congeneric // Global Change Biology. 2006. Vol. 12. P. 500–515. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01114
- Bange M. P., Milroy S. P. Growth and dry matter partitioning of diverse cotton genotypes // Field Crops Res. 2004. Vol. 87, no. 1. P. 73–87. doi: 10.1016/j.fcr.2003.09.007
- Bradov J. M. Cotton cultivar responses to suboptimal postemergent temperatures // Crop. Sci. 1991. Vol. 31. P. 1595–1599. doi: 10.2135/cropsci1991.0011183X003100060043x
- Campbell C., Atkinson L., Zaragoza-Castells J., Lundmark M., Atkin O., Hurry V. Acclimation of photosynthesis and respiration is asynchronous in response to changes in temperature regardless of plant functional group // New Phytol. 2007. Vol. 176, no. 2. P. 375–389. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02183.x
- Creencia R. P., Bramlage W. J. Reversibility of chilling injury to corn seedlings // Plant Physiol. 1971. Vol. 47. P. 389–392. doi: 10.1104/pp.47.3.389
- Currah I. Plant uniformity at harvest related to variation between emerging seedlings // Acta Hort. 1978. Vol. 72. P. 57–68. doi: 10.17660/ActaHortic.1978.72.6
- Dewar R. C., Medlyn B. E., McMurtrie R. E. Acclimation of the respiration photosynthesis ratio to temperature: insights from a model // Global Change Biology. 1999. Vol. 5. P. 615–622.
- Drozhdov S. N., Titov A. F., Talanova V. V., Kritenko S. P., Sherudilo E. G., Akimova T. V. The effect of temperature on cold and heat resistance of growing plants. I. Chilling-sensitive species // J. Exp. Bot. 1984a. Vol. 35, no. 11. P. 1595–1602. doi: 10.1093/jxb/35.11.1595
- Drozhdov S. N., Titov A. F., Balagurova N. I., Kritenko S. P. The effect of temperature on cold and heat resistance of growing plants. II. Cold resistance species // J. Exp. Bot. 1984b. Vol. 35, no. 11. P. 1603–1608. doi: 10.1093/jxb/35.11.1603
- Dufault R. J., Melton R. R. Cyclic cold stress before transplanting influence tomato seedling growth, but not fruit earliness, fresh-market yield, or quality // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1990. Vol. 115, no. 4. P. 559–563.

- Erwin J. E., Heins R. D. Thermomorphogenic responses in stem and leaf development // Hort. Science. 1995. Vol. 30, no. 5. P. 940–949.
- Franco T. Effects of stressful and unstressful low temperature on vegetable crops: morphological and physiological aspects // Acta Hort. 1990. Vol. 287. P. 67–76. doi: 10.17660/ActaHortic.1991.287.6
- Gifford R. M. Whole plant respiration and photosynthesis of wheat under increased CO₂ concentration and temperature: Long-term vs short-term distinctions for modeling // Global Change Biology. 1995. Vol. 1. P. 385–396. doi: 10.1111/j.1365-2486.1995.tb00037.x
- Gómez I., Pérez-Rodríguez E., Viñebla B., Figueroa F., Karsten U. Effects of solar radiation on photosynthesis, UV-absorbing compounds and enzyme activities of the green alga *Dasycladus vermicularis* from Southern Spain // J. Photochem. Photobiol. B. Biol. 1998. Vol. 47. P. 46–57. doi: 10.1016/S1011-1344(98)00199-7
- 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
- Harrison J., Nicot C., Ougham H. The effect of low temperature on patterns of cell division in developing second leaves of wild-type and slender mutant barley (*Hordeum vulgare* L.) // Plant Cell Environ. 1998. Vol. 21. P. 79–86. doi: 10.1046/j.1365-3040.1998.00250.x
- Hegarty T., Thompson R. Red beet: production and processing // Ann. Rept. Scottish Res. Inst. 1974. P. 26–27.
- Heins R. D., Erwin J. E. The history of DIF and the use of a morning temperature dip to control plant height // Minnesota Commercial Flower Grower Ass. Bull. 1991. Vol. 40, no. 6. P. 1–4.
- Hendriks L. Diffbei Beet – und Balkonpflanzen // Greenhouse Grower. 1991. Vol. 39. P. 1883–1889.
- Henriksen K. Sowing depth and N-fertilizing in relation to yield and uniformity in onion crops // Acta Hort. 1978. Vol. 72. P. 69–75. doi: 10.17660/ActaHortic.1978.72.7
- Holaday A. S., Mahan J. R., Payton P. Molecular biology and physiology: Effects of chilling temperatures on photosynthesis // J. Cotton Sci. 2016. Vol. 20. P. 220–231.
- Ihlebekk H., Eilertsen S., Junttila O., Grindal G., Moe R. Control of plant height in *Campanula isophylla* by temperature alternations; involvement of GAS // Acta Hort. 1995. Vol. 394. P. 347–355. doi: 10.17660/ActaHortic.1995.394.38
- Jennerich L., Hendricks L. Temperatur regellstrategien. Berrnhard Thalaker Verlag GmbH &Co. KG, Braunschweig. 1997. 167 p.
- Jones H. G. Plant and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge University Press. 2014. 423 p.
- 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
- Korkmaz A., Dufault R. J. Developmental consequences of cold temperature stress at transplanting on seedling and field growth and yield. I. Watermelon // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 2001a. Vol. 126, no. 4. P. 404–409.
- Korkmaz A., Dufault R. J. Developmental consequences of cold temperature stress at transplanting on seedling and field growth and yield. II. Muskmelon // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 2001b. Vol. 126, no. 4. P. 410–413.
- Korkmaz A., Dufault R. J. Differential cold stress duration and frequency treatment effects on muskmelon seedling and field growth and yield // Europ. J. Hort. Sci. 2004. Vol. 69, no. 1. P. 12–20.
- Koscielniak J., Biesaga-Koscielniak J. The effect of short warm breaks during chilling on water status, intensity of photosynthesis of maize seedlings and final grain yield // J. Agron. Crop Sci. 2000. Vol. 184, no. 1. P. 1–12. doi: 10.1046/j.1439-037x.2000.00365.x
- Larcher W., Kainm Ch., Wagner J. Survival types of high mountain plants under extreme temperatures // Flora. 2010. Vol. 205. P. 3–18. doi: 10.1016/j.flora.2008.12.005
- Levitt J. Responses of plants to environmental stresses: chilling, freezing and high temperature stresses. New York: Academic Press, 1980. 497 p.
- Lieberman M., Craft C. C., Audia W. V., Wilcox M. S. Biochemical studies of chilling injury in sweet potatoes // Plant Physiol. 1958. Vol. 33. P. 307–311. doi: 10.1104/pp.33.5.307
- Loveys B. R., Scheurwater I, Pons T. L., Fitter A. H., Atkin O. K. Growth temperature influences the underlying components of relative growth rate: an investigation using inherently fast- and slow-growing plant species // Plant Cell Environ. 2002. Vol. 25. P. 975–987. doi: 10.1046/j.1365-3040.2002.00879.x
- Loveys B. R., Atkinson L. J., Sherlock D. J., Roberts R. L., Fitter A. N., Atkin O. K. Thermal acclimation of leaf and root respiration: an investigation comparing inherently fast- and slow-growing plant species // Global Change Biol. 2003. Vol. 9. P. 895–910. doi: 10.1046/j.1365-2486.2003.00611.x
- 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
- Miedema P. The effects of low temperature on *Zea mays* // Advances in Agronomy. 1982. Vol. 35. P. 93–128. doi: 10.1016/S0065-2113(08)60322-3
- Moe R. Using temperature to control plant height // Flora Culture International. 1991. Vol. 1, no. 2. P. 26–27.
- Moe R., Willumsen K., Ihlebekk I. H., Stupa A. I., Glomsrud N. M., Mortensen L. M. DIF and temperature drop responses in SDP and LDP, a comparison // Acta Hort. 1995. Vol. 378. P. 27–33. doi: 10.17660/ActaHortic.1995.378.2
- Moe R. Effect of temperature and light on growth, morphogenesis, and flowering in geraniums // Proc. Third Intern. Geranium Conf. 1992. P. 265–277.

Moe R., Grindal G. Control of stem elongation: phytochrome and gibberellins involvement // J. Kor. Soc. Hort. Sci. 2000. Vol. 41. P. 662–667.

Moe R., Heins R. D. Thermo- and photomorphogenesis in plants. In Stroemme, E. (ed.) // Adv. Floricult. Res. 2000. Agric. Univ. of Norway, Aas, Norway. No. 6. P. 52–64.

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, no. 4. P. 205–215. doi: 10.1016/0304-4238(95)00783-P

Ohyama K., Omura Y., Kozai T. Effects of air temperature regimes on physiological disorders and floral development of tomato seedlings grown under continuous light // HortSci. 2005. P. 1304–1306.

Patil G. G., Alm V., Moe R., Juntila O. Interaction between phytochrome B and gibberellins in thermoperiodic responses of cucumber // J. Am. Soc. Hortic. Sci. 2003. Vol. 128. P. 642–647.

Payton P., Webb R., Kornyejev D., Allen R., Holaday A. S. Protecting cotton photosynthesis during moderate chilling at high light intensity by increasing chloroplastic antioxidant enzyme activity // J. Exp. Bot. 2001. Vol. 52. P. 2345–2354. doi: 10.1093/jexbot/52.365.2345

Perera N. H., Hartmann E., Holaday A. S. Regulation of cotton photosynthesis during moderate chilling // Plant Sci. 1995. Vol. 111. P. 133–143. doi: 10.1016/0168-9452(95)04225-J

Raison J. K., Lyons J. M. Chilling injury: a plea for uniform terminology // Plant Cell and Environ. 1986. Vol. 9, no. 6. P. 685–686. doi: 10.1111/j.1365-3040.1986.tb02098.x

Rietze E., Wiebe H.-J. Diurnal rhythm of chilling sensitivity of cucumbers in light // Sci. Hortic. 1989. Vol. 38. P. 231–237. doi: 10.1016/0304-4238(89)90070-8

Skrudlik G., Baczek-Kwinta R., Koscielniak J. The effect of short warm breaks during chilling on photosynthesis and of antioxidant enzymes in plants sensitive to chilling // J. Agron. Crop Sci. 2000. Vol. 184, no. 4. P. 233–240. doi: 10.1046/j.1439-037x.2000.00377.x

Sofalian O., Azimy S., Jahanbakhsh S., Khomari S., Dezhsetan S. Evaluating genetic diversity of chilling stress in cotton genotypes // Plant Breed. Seed Sci. 2013. Vol. 68. P. 77–87. doi: 10.2478/v10129-011-0082-2

Sonoike K. Photoinhibition and protection of photosystem I // Photosystem I: the Light-driven Plastocyanin: Ferredoxin Oxidoreductase, Series Advances in Photosynthesis and Respiration / Ed. J. H. Golbeck (Dordrecht: Springer). 2006. P. 657–668. doi: 10.1007/978-1-4020-4256-0_38

Stoddart J. L., Thomas H., Lloyd E. J., Pollock C. J. The use of a temperature-profiled position transducer for the study of low-temperature growth in Gramineae // Planta. 1986. Vol. 167. P. 359–363. doi: 10.1007/BF00391339

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. 23. P. 135–139.

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.

Theocharis A., Clément C., Barka E. A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperatures // Planta. 2012. Vol. 235, no. 6. P. 1091–1105. doi: 10.1007/s00425-012-1641-y

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

Ueber E., Hendriks L. Effect of a short duration temperature drop on water status and elongation growth of ornamental plants // Acta Hort. 1997. Vol. 435. P. 25–32. doi: 10.17660/ActaHortic.1997.435.1

Vogelezang J. V. M. Effects of timing and duration of a temperature drop in relation to sunset on shoot elongation of potplants and bedding plants // Acta Hort. 1995. Vol. 378. P. 46–46. doi: 10.17660/ActaHortic.1995.378.5

Wang C. Y. Physiological and biochemical responses of plants to chilling stress // Hort. Sci. 1982. Vol. 17, no. 2. P. 173–186.

Wang C. Y. Approaches to reduce chilling injury of fruit and vegetables // Horticulture Review. 1993. Vol. 15. P. 63–95.

Wang C. Y., Baker Y. E. Effects of two free radical scavengers and intermittent warming on chilling injury and polar lipid composition of cucumber and sweet pepper fruits // Plant Cell Physiol. 1979. Vol. 20, no. 1. P. 243–251.

Wang H., Zhang Z., Xu L., Huang X., Pang X. The effect of delay between heat treatment and cold storage on alleviation of chilling injury in banana fruit // J. Sci. Food Agric. 2012. Vol. 92. P. 2624–2629. doi: 10.1002/jsfa.5676

Поступила в редакцию 24.06.2018

References

Akimova T. V., Drozdov S. N., Umarov H. U., Kurets V. K. Vliyanie temperatury na formirovanie kholodoi teploustoichivost' khlopchatnika [Impact of the temperature on the formation of cold and heat tolerance

of the cotton-plant]. Dokl. AN Uzb. SSR [Proceed. AS of Uzbekistan]. 1985. No. 4. P. 53–54.

Drozdov S. N., Kurets V. K., Titov A. F. Termorezistentnost' aktivno vegetiruyushchikh rastenii [Thermore-

sistance of actively growing plants]. Leningrad: Nauka, 1984. 168 p.

Klimov S. V. Kholodovoe zakalivanie rastenii – rezul'tat podderzhaniya povyshennogo otnosheniya fotosintez/dykhaniya pri nizkikh temperaturakh [Cold hardening of plants is a result of maintenance of an increased photosynthesis/respiration ratio at low temperatures]. *Izvestiya AN. Seriya biol.* [Proceed. RAS. Ser. Biol.]. 2003. No. 1. P. 57–62.

Larcher W. *Ekologiya rastenii* [Ecology of plants]. Moscow: Mir, 1978. 185 p.

Lukatkin A. S. Kholodovoe povrezhdenie teplolyubivyykh rastenii i okislitel'nyi stress [Cold-induced damage to thermophilic plants and oxidative stress]. Saransk: Izd-vo Mordov. un-ta, 2002. 208 p.

Lukatkin A. S., Sharkaeva E. S., Aparin S. V. Rostovye reaktsii kletok konusa narastaniya teplolyubivyykh rastenii pri deistvii i posledeystvii ponizhennykh temperatur [Growth processes in apical cone cells of chilling-sensitive plants at effect and aftereffect of chilling]. *Fiziol. i biokhim. kul't. rastenii* [Physiol. and Biochem. of Cultivated Plants]. 2010. Vol. 42, no. 3. P. 256–269.

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

Rakhmankulova Z. F. Vzaimosvyaz' fotosinteza i dykhaniya tselogo rasteniya v norme i pri neblagopriyatnykh vneshnikh usloviyakh [Correlation between photosynthesis and respiration of an intact plant in normal and unfavorable external conditions]. *Zhurn. obshchei biol.* [Biol. Bull Reviews]. 2002. Vol. 63, no. 3. P. 44–53.

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Titov A. F. Osobennosti reaktsii rastenii *Cucumis sativus* L. na DROP v zavisimosti ot skorosti snizheniya temperatury [The effect of cooling rate on cucumber plant response to a daily short-term temperature drop]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2016. No. 7. P. 121–127. doi: 10.17076/eb489

Titov A. F., Drozdov S. N., Akimova T. V., Talanova V. V. Issledovanie reaktsii rastenii soi na deistvie temperatury. Granitsy temperaturnykh zon [Study of soybean plants reaction to temperature. Limits of temperature zones]. *Fiziol. rastenii* [Plant Physiol.]. 1987. Vol. 34, no. 2. P. 350–355.

Titov A. F., Akimova T. V., Balagurova N. I., Talanova V. V., Topchieva L. V., Sherudilo E. G. Ustoichivost' aktivno vegetiruyuschikh rastenii k nizkim i vysokim temperaturam. I. Zakonomernosti var'irovaniya us-toichivosti [Tolerance of actively growing plants to low and high temperatures. I. Tolerance variation patterns]. *Nazemnye i vodnye ekosistemy Severnoi Evropy: upravlenie i okhrana: Mater. mezhd. konf., posvyashch. 50-letiyu IB KarRC RAN* [Terrestrial and aquatic ecosystems of Northern Europe: management and protection. Proceed. Int. Conf. dedicated to the 50th Anniv. of Inst. of Biol. KarRC RAS]. Petrozavodsk, 2003. P. 138–144.

Aghdam M. S., Bodbodak S. Postharvest heat treatment for mitigation of chilling injury in fruits and vegetables. *Food Bioprocess Technol.* 2014. Vol. 7. P. 37–53. doi: 10.1007/s11947-013-1207-4

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

Atkin O. K., Bruhn D., Hurry V. M., Tjoelker M. G. The hot and the cold: unraveling the variable response of plant respiration to temperature. *Funct. Plant Biol.* 2005. Vol. 32. P. 87–105. doi: 10.1071/FP03176

Atkin O. K., Scheurwater I., Pons T. L. High thermal acclimation potential of both photosynthesis and respiration in two lowland *Plantago* species in contrast to an alpine congeneric. *Global Change Biology.* 2006. Vol. 12. P. 500–515. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01114

Bange M. P., Milroy S. P. Growth and dry matter partitioning of diverse cotton genotypes. *Field Crops Res.* 2004. Vol. 87, no. 1. P. 73–87. doi: 10.1016/j.fcr.2003.09.007

Bradov J. M. Cotton cultivar responses to sub-optimal postemergent temperatures. *Crop Sci.* 1991. Vol. 31. P. 1595–1599. doi: 10.2135/cropsci1991.0011183X003100060043x

Campbell C., Atkinson L., Zaragoza-Castells J., Lundmark M., Atkin O., Hurry V. Acclimation of photosynthesis and respiration is asynchronous in response to changes in temperature regardless of plant functional group. *New Phytol.* 2007. Vol. 176, no. 2. P. 375–389. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02183.x

Creencia R. P., Bramlage W. J. Reversibility of chilling injury to corn seedlings. *Plant Physiol.* 1971. Vol. 47. P. 389–392. doi: 10.1104/pp.47.3.389

Currah I. Plant uniformity at harvest related to variation between emerging seedlings. *Acta Hort.* 1978. Vol. 72. P. 57–68. doi: 10.17660/ActaHortic.1978.72.6

Dewar R. C., Medlyn B. E., McMurtrie R. E. Acclimation of the respiration/photosynthesis ratio to temperature: insights from a model. *Global Change Biology.* 1999. Vol. 5. P. 615–622.

Drozdov S. N., Titov A. F., Talanova V. V., Kritenko S. P., Sherudilo E. G., Akimova T. V. The effect of temperature on cold and heat resistance of growing plants. I. Chilling-sensitive species. *J. Exp. Bot.* 1984a. Vol. 35, no. 11. P. 1595–1602. doi: 10.1093/jxb/35.11.1595

Drozdov S. N., Titov A. F., Balagurova N. I., Kritenko S. P. The effect of temperature on cold and heat resistance of growing plants. II. Cold resistance species. *J. Exp. Bot.* 1984b. Vol. 35, no. 11. P. 1603–1608. doi: 10.1093/jxb/35.11.1603

Dufault R. J., Melton R. R. Cyclic cold stress before transplanting influence tomato seedling growth, but not fruit earliness, fresh-market yield, or quality. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1990. Vol. 115, no. 4. P. 559–563.

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

Franco T. Effects of stressful and unstressful low temperature on vegetable crops: morphological and physiological aspect. *Acta Hort.* 1990. Vol. 287. P. 67–76. doi: 10.17660/ActaHortic.1991.287.6

Gifford R. M. Whole plant respiration and photosynthesis of wheat under increased CO₂ concentration and temperature: Long-term vs short-term distinctions for modeling. *Global Change Biology.* 1995. Vol. 1. P. 385–396. doi: 10.1111/j.1365-2486.1995.tb00037.x

Gómez I., Pérez-Rodríguez E., Viñegla B., Figueroa F., Karsten U. Effects of solar radiation on photosynthesis, UV-absorbing compounds and enzyme ac-

- tivities of the green alga *Dasycladus vermicularis* from Southern Spain. *J. Photochem. Photobiol. B. Biol.* 1998. Vol. 47. P. 46–57. doi: 10.1016/S1011-1344(98)00199-7
- 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
- Harrison J., Nicot C., Ougham H. The effect of low temperature on patterns of cell division in developing second leaves of wild-type and slender mutant barley (*Hordeum vulgare* L.). *Plant Cell Environ.* 1998. Vol. 21. P. 79–86. doi: 10.1046/j.1365-3040.1998.00250.x
- Hegarty T., Thompson R. Red beet: production and processing. *Ann. Rept. Scottish Res. Inst.* 1974. P. 26–27.
- Heins R. D., Erwin J. E. The history of DIF and the use of a morning temperature dip to control plant height. *Minnesota Commercial Flower Grower Ass. Bull.* 1991. Vol. 40, no. 6. P. 1–4.
- Hendriks L. Diffbei Beet – und Balkonpflanzen. *Greenhouse Grower.* 1991. Vol. 39. P. 1883–1889.
- Henriksen K. Sowing depth and N-fertilizing in relation to yield and uniformity in onion crops. *Acta Hort.* 1978. Vol. 72. P. 69–75. doi: 10.17660/ActaHortic.1978.72.7
- Holiday A. S., Mahan J. R., Payton P. Molecular biology and physiology: Effects of chilling temperatures on photosynthesis. *J. Cotton Sci.* 2016. Vol. 20. P. 220–231.
- Ihlebekk H., Eilertsen S., Junttila O., Grindal G., Moe R. Control of plant height in *Campanula isophylla* by temperature alternations; involvement of GAS. *Acta Hort.* 1995. Vol. 394. P. 347–355. doi: 10.17660/ActaHortic.1995.394.38
- Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Titov A. F. Influence of daily short-term temperature drops on respiration to photosynthesis ratio in chilling-sensitive plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 2018. Vol. 65, no. 1. P. 78–83. doi: 10.1134/S1021443718010041
- Jennerich L., Hendricks L. Temperatur regellstrategien. Berrnhard Thalaker Verlag GmbH and Co. KG, Braunschweig. 1997. 167 p.
- Jones H. G. Plant and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge University Press. 2014. 423 p.
- 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
- Korkmaz A., Dufault R. J. Developmental consequences of cold temperature stress at transplanting on seedling and field growth and yield. I. Watermelon. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 2001a. Vol. 126, no. 4. P. 404–409.
- Korkmaz A., Dufault R. J. Developmental consequences of cold temperature stress at transplanting on seedling and field growth and yield. II. Muskmelon. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 2001b. Vol. 126, no. 4. P. 410–413.
- Korkmaz A., Dufault R. J. Differential cold stress duration and frequency treatment effects on muskmelon seedling and field growth and yield. *Europ. J. Hort. Sci.* 2004. Vol. 69, no. 1. P. 12–20.
- Koscielniak J., Biesaga-Koscielniak J. The effect of short warm breaks during chilling on water status, intensity of photosynthesis of maize seedlings and final grain yield. *J. Agron. Crop Sci.* 2000. Vol. 184, no. 1. P. 1–12. doi: 10.1046/j.1439-037x.2000.00365.x
- Larcher W., Kainm Ch., Wagner J. Survival types of high mountain plants under extreme temperatures. *Flora.* 2010. Vol. 205. P. 3–18. doi: 10.1016/j.flora.2008.12.005
- Levitt J. Responses of plants to environmental stresses: chilling, freezing and high temperature stresses. New York: Academic Press, 1980. 497 p.
- Lieberman M., Craft C. C., Audia W. V., Wilcox M. S. Biochemical studies of chilling injury in sweet potatoes. *Plant Physiol.* 1958. Vol. 33. P. 307–311. doi: 10.1104/pp.33.5.307
- Loveys B. R., Scheurwater I., Pons T. L., Fitter A. H., Atkin O. K. Growth temperature influences the underlying components of relative growth rate: an investigation using inherently fast- and slow-growing plant species. *Plant, Cell and Environ.* 2002. Vol. 25. P. 975–987. doi: 10.1046/j.1365-3040.2002.00879.x
- Loveys B. R., Atkinson L. J., Sherlock D. J., Roberts R. L., Fitter A. N., Atkin O. K. Thermal acclimation of leaf and root respiration: an investigation comparing inherently fast- and slow-growing plant species. *Global Change Biol.* 2003. Vol. 9. P. 895–910. doi: 10.1046/j.1365-2486.2003.00611.x
- 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
- Miedema P. The effects of low temperature on *Zea mays*. *Advances in Agronomy.* 1982. Vol. 35. P. 93–128. doi: 10.1016/S0065-2113(08)60322-3
- Moe R. Using temperature to control plant height. *Flora Culture International.* 1991. Vol. 1, no. 2. P. 26–27.
- Moe R., Willumsen K., Ihlebekk I. H., Stupa A. I., Glomsrud N. M., Mortensen L. M. DIF and temperature drop responses in SDP and LDP, a comparison. *Acta Hort.* 1995. Vol. 378. P. 27–33. doi: 10.17660/ActaHortic.1995.378.2
- Moe R. Effect of temperature and light on growth, morphogenesis, and flowering in geraniums. *Proc. Third Intern. Geranium Conf.* 1992. P. 265–277.
- Moe R., Grindal G. Control of stem elongation: phytochrome and gibberellins involvement. *J. Kor. Soc. Hort. Sci.* 2000. Vol. 41. P. 662–667.
- Moe R., Heins R. D. Thermo- and photomorphogenesis in plants. *Adv. Floricult. Res. Report.* No. 6. 2000. Agric. Univ. of Norway, Aas, Norway. P. 52–64.

- 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, no. 4. P. 205–215. doi: 10.1016/0304-4238(95)00783-P
- Ohyama K., Omura Y., Kozai T. Effects of air temperature regimes on physiological disorders and floral development of tomato seedlings grown under continuous light. *HortSci.* 2005. P. 1304–1306.
- Patil G. G., Alm V., Moe R., Junttila O. Interaction between phytochrome B and gibberellins in thermoperiodic responses of cucumber. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 2003. Vol. 128. P. 642–647.
- Payton P., Webb R., Korniyev D., Allen R., Holaday A. S. Protecting cotton photosynthesis during moderate chilling at high light intensity by increasing chloroplastic antioxidant enzyme activity. *J. Exp. Bot.* 2001. Vol. 52. P. 2345–2354. doi: 10.1093/jexbot/52.365.2345
- Perera N. H., Hartmann E., Holaday A. S. Regulation of cotton photosynthesis during moderate chilling. *Plant Sci.* 1995. Vol. 111. P. 133–143. doi: 10.1016/0168-9452(95)04225-J
- Raison J. K., Lyons J. M. Chilling injury: a plea for uniform terminology. *Plant, Cell and Environ.* 1986. Vol. 9, no. 6. P. 685–686. doi: 10.1111/j.1365-3040.1986.tb02098.x
- 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
- 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. 286–294. doi: 10.1134/S1021443718020061
- Skrudlik G., Baczek-Kwinta R., Koscielniak J. The effect of short warm breaks during chilling on photosynthesis and of antioxidant enzymes in plants sensitive to chilling. *J. Agron. Crop Sci.* 2000. Vol. 184, no. 4. P. 233–240. doi: 10.1046/j.1439-037x.2000.00377.x
- Sofalian O., Azimy S., Jahanbakhsh S., Khomari S., Dezhsetan S. Evaluating genetic diversity of chilling stress in cotton genotypes. *Plant Breed. Seed Sci.* 2013. Vol. 68. P. 77–87. doi: 10.2478/v10129-011-0082-2
- Sonoike K. Photoinhibition and protection of photosystem I. *Photosystem I: the Light-driven Plastocyanin: Ferredoxin Oxidoreductase, Series Advances in Photosynthesis and Respiration.* Dordrecht: Springer, 2006. P. 657–668. doi: 10.1007/978-1-4020-4256-0_38
- Stoddart J. L., Thomas H., Lloyd E. J., Pollock C. J. The use of a temperature-profiled position transducer for the study of low-temperature growth in Gramineae. *Planta.* 1986. Vol. 167. P. 359–363. doi: 10.1007/BF00391339
- 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. 23. P. 135–139.
- 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.
- Theocharis A., Clément C., Barka E. A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperatures. *Planta.* 2012. Vol. 235, no. 6. P. 1091–1105. doi: 10.1007/s00425-012-1641-y
- 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
- Ueber E., Hendriks L. Effect of a short duration temperature drop on water status and elongation growth of ornamental plants. *Acta Hort.* 1997. Vol. 435. P. 25–32. doi: 10.17660/ActaHortic.1997.435.1
- Vogelezang J. V. M. Effects of timing and duration of a temperature drop in relation to sunset on shoot elongation of potplants and bedding plants. *Acta Hort.* 1995. Vol. 378. P. 46–46. doi: 10.17660/ActaHortic.1995.378.5
- Wang C. Y. Physiological and biochemical responses of plants to chilling stress. *Hort. Sci.* 1982. Vol. 17, no. 2. P. 173–186.
- Wang C. Y. Approaches to reduce chilling injury of fruit and vegetables. *Horticulture Review.* 1993. Vol. 15. P. 63–95.
- Wang C. Y., Baker Y. E. Effects of two free radical scavengers and intermittent warming on chilling injury and polar lipid composition of cucumber and sweet pepper fruits. *Plant Cell Physiol.* 1979. Vol. 20, no. 1. P. 243–251.
- Wang H., Zhang Z., Xu L., Huang X., Pang X. The effect of delay between heat treatment and cold storage on alleviation of chilling injury in banana fruit. *J. Sci. Food Agric.* 2012. Vol. 92. P. 2624–2629. doi: 10.1002/jsfa.5676

Received June 24, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

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

Икконен Елена Николаевна

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: likkonen@gmail.com

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

Титов Александр Федорович

руководитель лаб. экологической физиологии растений,
главный научный сотрудник отдела комплексных научных
исследований КарНЦ РАН, 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

Ikkonen, Elena

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: likkonen@gmail.com

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