

ФОРМАЛИЗАЦИЯ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ НА НИЗКОТЕМПЕРАТУРНЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ

**Безденежных В. А., Марковская Е. Ф., Сысоева М. И.,
Шерудило Е. Г.**

(Россия, Петрозаводск)

На основании предположения о различных механизмах влияния длительных и кратковременных (периодических) многосуточных низкотемпературных воздействий выделены две составляющие устойчивости: периодическая и аperiodическая. Построены модели зависимости составляющих устойчивости от продолжительности низкотемпературного воздействия и проведена оптимизация параметров модели.

Эффект влияния температуры на растения определяется величиной и продолжительностью ее воздействия в суточном цикле. Преимущественно эта зависимость имеет нелинейный характер и не укладывается в обычные представления «доза–эффект» [1,5]. Наряду с параболической формой отклика многих биологических процессов на действие факторов среды в литературе указывается на двухфазную (эффект гормезиса) [8] и трехфазную зависимость [1].

Хорошо известно, что при длительном круглосуточном действии низкой положительной (закаливающей) температуры холодоустойчивость (ХУ) растений возрастает [7,10]. Увеличение ХУ растений получено нами и в ответ на кратковременные ежесуточные воздействия низкой температурой, но реакция имеет трехфазный характер, и прирост ХУ в 2–3 раза выше по сравнению с длительным низкотемпературным действием [9]. На основании предположения о разных механизмах этих воздействий на растения нами выдвигается гипотеза о существовании двух составляющих устойчивости: «периодической» или «резонансной», связанной с кратковременным (периодическим) действием

температуры и «аперiodической» или «адаптивной», связанной с постоянным действием низкой температуры в сутках.

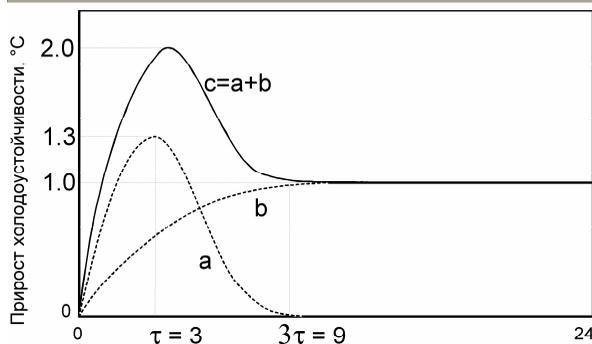
Цель работы — проверка гипотезы о двух составляющих устойчивости при помощи метода моделирования и оптимизация параметров модели.

Работа выполнена на растениях огурца, гороха и пшеницы на ранних этапах онтогенеза в условиях короткого (10/14 ч) и длинного (16/8 ч) фотопериодов в камерах искусственного климата. При кратковременных (периодических) воздействиях температуру снижали до 12°C на 2, 4, 6 и 8 ч в конце ночи в течение 6 суток. В остальное время поддерживалась оптимальная температура 20°C. При постоянном низкотемпературном воздействии растения выдерживали 6 суток при закалывающей температуре 12°C. Контрольные растения выращивали при оптимальной для роста и развития температуре 20°C. Холодоустойчивость растений оценивали по методу ЛТ₅₀ [6].

В основу модели положены следующие предположения:

- процессы жизнедеятельности растения ориентированы на циркадный (околосуточный) ритм (около 24 ч);
- 24-часовое снижение температуры является предельным случаем кратковременных (периодических) воздействий;
- результирующая функция холодоустойчивости включает периодическую (кратковременное периодическое действие низкой температуры) и аперiodическую (постоянное действие низкой температуры) составляющие;
- обе составляющие связаны с адаптацией физиологических процессов к резкому изменению температурных условий, для которого постоянная времени адаптации составляет около 3–4 ч [3].

Результирующую кривую устойчивости (ХУ) (кривая *c*, рис. 1), имеющую сложный двухфазный характер, можно разложить на две составляющие: «аперiodическую» и «периодическую». «Аперiodическая» или «адаптивная» составляющая (ХУ_а) (кривая *b*) связана с постоянным действием низкой закалывающей температуры в суточном цикле, а «периодическая» или «резонансная» составляющая (ХУ_п) (кривая *a*) — с кратковременным (периодическим) действием температуры.



Продолжительность экспозиции при низкой температуре, ч
Рис. 1. Периодическая (*a*) и аperiodическая (*b*) составляющие устойчивости; *c* — результирующая функция устойчивости. τ — постоянная времени адаптации, ч.

На основании предположения о связи двух составляющих устойчивости через постоянную времени адаптации результирующая кривая устойчивости (XU) может быть описана регрессионным уравнением:

$$XU = XU_a + XU_n, \quad (1)$$

где XU_n — периодическая составляющая устойчивости ($^{\circ}C$); XU_a — аperiodическая составляющая устойчивости ($^{\circ}C$); XU — результирующая функция устойчивости ($^{\circ}C$). Аperiodическая составляющая (XU_a) является классической функцией, широко используемой для описания переходных процессов динамических систем [2]:

$$XU_a = b(1 - e^{-T/\tau}), \quad (2)$$

при этом постоянная времени адаптации τ определяется как длительность воздействия низкой температуры, при которой исследуемый процесс выходит на уровень 0.63 от своего стационарного значения.

Периодическая составляющая (XU_n) имеет максимум, который достигается при определенной длительности низкотемпературного воздействия (T) в суточном цикле. Для ее описания

можно использовать экспоненту, умноженную на длительность низкотемпературного импульса:

$$XY_n = aTe^{-T/\tau}, \quad (3)$$

при этом постоянная времени адаптации τ определяется как длительность воздействия низкой температуры, при которой исследуемый процесс достигает своего максимального значения.

В уравнениях (2) и (3) T — длительность низкотемпературного воздействия в суточном цикле (ч); a , b , τ — коэффициенты.

По экспериментальным данным, представленных точками на рис. 2, для всех изученных видов растений были рассчитаны коэффициенты регрессионных уравнений (моделей) (табл. 1). Все уравнения значимы и имеют высокий уровень достоверности.

Таблица 1. Коэффициенты уравнений регрессии

Вид	Фотопериод, (день/ночь), ч	Коэффициенты			R ²	Стандартная ошибка
		a	b	τ		
Огурец	10/14	1.36	0.99	1.97	0.96	0.15
	16/8	1.13	0.50	6.10	0.96	0.31
Горох	10/14	1.57	0.41	4.62	0.98	0.22
	16/8	2.14	0.56	3.76	0.96	0.36
Пшеница	10/14	1.67	0.92	2.51	0.98	0.18
	16/8	2.10	0.88	2.19	0.89	0.38

Анализ модельных кривых показал, что не все они выходят на стационарный уровень в пределах суток. Так, у огурца стационарный уровень достигался только на коротком фотопериоде, у гороха — на длинном, а у пшеницы — на обоих фотопериодах. Это может означать, что для завершения процессов адаптации в некоторых условиях растениям требуется более длительное время, чем календарные сутки, что подтверждает представления о существовании околосуточной ритмики физиологических процессов [4].

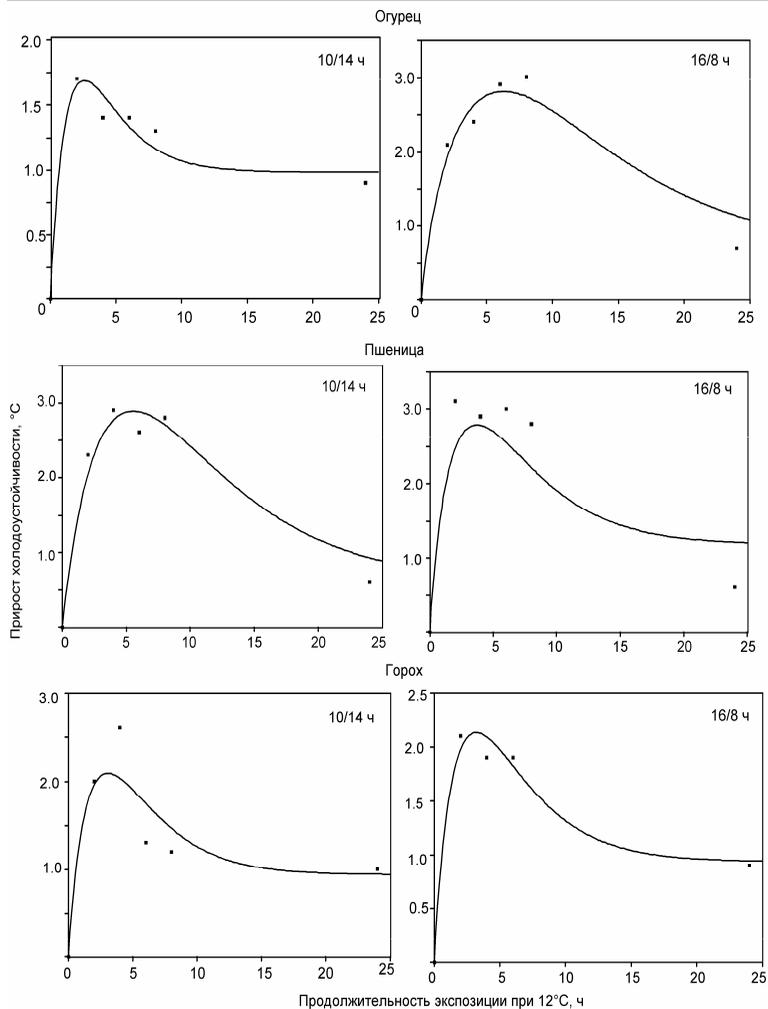


Рис. 2. Устойчивость растений (экспериментальные данные — точки, модельные — кривая) в зависимости от длительности низкотемпературного воздействия в суточном цикле при коротком (10/14 ч) и длинном (16/8 ч) фотопериодах

Оптимизация параметров регрессионного уравнения (модели) выполнялась по следующим формулам:

$$T_{\text{опт}} = \tau + b/a,$$

$$XY_{\text{а_max}} = b,$$

$$XY_{\text{п_max}} = XY_{\text{а_max}} + \tau a \exp(-T_{\text{опт}}/\tau),$$

где $T_{\text{опт}}$ — оптимальная длительность низкотемпературного воздействия, ч; $XY_{\text{а_max}}$ — максимум прироста холодоустойчивости при постоянном 24-ч действии низкой температуры, °С; $XY_{\text{п_max}}$ — максимум прироста при кратковременном действии низкой температуры в суточном цикле, °С.

Таблица 2. Результаты оптимизации параметров модели

Вид	Фотопериод, (день/ночь), ч	$T_{\text{опт}}$, ч	τ , ч	$XY_{\text{п_max}}$, °С	$XY_{\text{а_max}}$, °С	XY_{max}/XY_{24} , отн. ед.
Огурец	10/14	2.7	2.0	1.7	1.0	1.7
	16/8	6.5	6.1	3.3	0.5	6.6
Горох	10/14	4.9	4.6	2.9	0.4	7.3
	16/8	4.0	3.8	4.0	0.6	6.7
Пшеница	10/14	3.1	2.5	3.1	0.9	3.4
	16/8	2.6	2.2	2.3	0.9	2.6

Максимальный, рассчитанный по модели прирост холодоустойчивости, превышающий в 7 раз его значение при постоянном действии низкой температуры, отмечен у растений гороха (табл. 2). Оптимальная длительность воздействия низкой температуры в суточном цикле сильно варьировала в зависимости от объекта и фотопериодических условий выращивания. Постоянная времени адаптации изменялась от 2 до 6.1 ч при среднем значении 3.7 ч, которое сопоставимо с величиной постоянной времени адаптации при непрерывном низкотемпературном воздействии [3]. Следует отметить, что рассчитанные по модели значения оптимальной длительности снижения температуры ($T_{\text{опт}}$) отличаются не более чем на 1 час от постоянной времени адаптации (τ).

Исследование показало, что адаптационные процессы у растений имеют выраженный колебательный характер. Если аperiodическая составляющая холодоустойчивости связана с про-

цессом адаптации к среднесуточной температуре, то ее периодическая — с возникновением внутренних колебательных процессов, индуцированных резким изменением температурных условий в течение суток. Период этих колебаний зависит от постоянной времени адаптации. При согласованности длительности низкотемпературного воздействия с периодом индуцированного колебательного процесса достигается максимальный прирост холодоустойчивости, что позволяет говорить о резонансном характере этого эффекта.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (№ 04-04-48029, 05-04-97515).

Список литературы:

1. Александров В.Я. Клетки, макромолекулы и температура. — Л.: Наука, 1975. 330с.
2. Антомонов Ю.Г. Моделирование биологических систем. Справочник. — Киев: Наукова Думка, 1977. 260с.
3. Безденежных В.А. К вопросу о формализации процесса адаптации растений // Влияние факторов внешней среды и физиол. активных веществ на терморезистентность и продукт. растений. Петрозаводск, 1982. С.94–104.
4. Бюннинг Э. Суточные ритмы и измерение времени при фотопериодических реакциях // Биологические часы. М.: Мир, 1964. С.409–421.
5. Веселова Т.В., Веселовский В.А., Чернавский Д.С. Стресс у растений (Биофизический подход). — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1993. 144с.
6. 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.: 1976. С.222–228.
7. Дроздов С.Н., Курец В.К., Титов А.Ф. Терморезистентность активно вегетирующих растений. — Л.: Наука, 1984. 168с.
8. Кузин А.М. Стимулирующее действие ионизирующего излучения на биологические процессы. — М.: Атомиздат, 1977. 133 с.

9. Markovskaya E.F., Sherudilo E.G., Sysoyeva M.I. Influence of long-term and short-term temperature drops on acclimation and de-acclimation in cucumber cold resistance // *Acta Hort.* 2003. V.618. P.233–236.
10. Гуманов И.И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. — М.: Наука, 1979. 350с.

FORMALIZATION OF PLANT RESPONSE TO THE LOW TEMPERATURES

**Bezdenzhnykh V. A., Markovskaya E. F., Sysoyeva M. I.,
Sherudilo E. G.**

(Russia, Petrozavodsk)

On the base of hypothesis about different plant cold resistance mechanisms in response to long-term and short-term (periodical) effects of low temperature, the existence of two constituents of cold resistance: aperiodic (adaptive) and periodic (resonance) resistance is assumed. Mathematical model was constructed and optimised.