

**СУТОЧНЫЕ ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ГРАДИЕНТЫ  
И ПРОЦЕССЫ ОРГАНОГЕНЕЗА В АПИКАЛЬНОЙ  
МЕРИСТЕМЕ У *Cucumis sativus* L.<sup>1</sup>**

© 2007 г. **Е. Ф. Марковская, М. И. Сысоева, Н. В. Василевская\***

Институт биологии Карельского НЦ РАН  
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11

\*Мурманский государственный педагогический университет  
183075 Мурманск, ул. Капитана Егорова, д. 16

E-mail: sysoeva@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 13.10.05 г.

Окончательный вариант получен 06.06.06 г.

Изучали влияние суточных температурных градиентов на процессы органогенеза в апикальных и пазушных меристемах побега на ранних этапах онтогенеза *Cucumis sativus* L. Уровень органогенной активности меристем определяли по числу листовых примордиев на главном и боковых побегах, числу побегов 2-го порядка, зачатков цветков разного уровня развития. На каждом из исследованных этапов онтогенеза (мезотрофный проросток, ювенильное возрастное состояние) растения выращивали в контролируемых условиях: фотопериод 12 ч, интенсивность света 100 Вт/м<sup>2</sup>, диапазон среднесуточных температур 20–30°C, суточные температурные градиенты –20...+20°. По окончании температурных воздействий часть растений на две недели возвращали в оптимальные для роста и развития условия (последействие). Показано существование трех типов реакций органогенной активности меристем в ответ на действие переменных суточных температур: стимуляция, ингибирование или отсутствие действия. Феномен стимуляции включает два подтипа: оптимизацию, когда при действии переменных температур достигается максимум воздействия, который отмечается при других постоянных температурах, и максимизацию, когда максимальные значения показателя значительно превышают таковые при постоянных температурах. Выявленные закономерности в основном сохраняются и в последствии суточных температур.

*Ключевые слова:* *Cucumis sativus* L., суточный температурный градиент, органогенез, листовые примордии, боковые побеги, зачатки цветков.

На всех широтах растения произрастают при переменных температурах, и суточная их смена в природе может достигать очень больших величин (Лархер, 1978). Кроме того, градиентные температурные режимы широко используются при разработке экологически чистых технологий выращивания сельскохозяйственных и декоративных растений в условиях защищенного грунта (Мое, Heins, 2000; Марковская, Сысоева, 2003). Подробно изучено влияние суточных температурных градиентов на ряд морфогенетических характеристик растений (высоту, длину междоузлий, площадь листьев и др.). В частности, для *Cucumis sativus* L. показано, что градиенты влияют на длину междоузлий и развитие бутонов, улучшают качество плодов, но оказывают слабое влияние на урожай (Grimstad, Frimanslund, 1993). Описаны исследования по влиянию суточных термопериодов

на скорость развития растений этого вида (Марковская и др., 1991, 2002; Sysoyeva et al., 2003), различные параметры формирования системы надземных и подземных органов (Харькина и др., 2003). Изучены биологическая (Krug, Liebig, 1980; Курец, Таланов, 1986; Палкин, 1986; Agrawal et al., 1993) и хозяйственная (Палкин, 1986; Papadopoulos, Nao, 2000) продуктивность *Cucumis sativus* L., СО<sub>2</sub>-газообмен (Курец, Таланов, 1986; Agrawal et al., 1993), распределение сухой массы по органам (Марковская, Сысоева, 1991; Neuvelink, 1989). Показана связь различных показателей вегетативного и репродуктивного развития с дневной и ночной температурами (Сысоева, Марковская, 1994), определены области оптимальной жизнедеятельности по различным показателям вегетативного и репродуктивного развития в онтогенезе (Марковская и др., 1988, 1989, 1992; Марковская, 1994). Однако проблема влияния суточных температурных градиентов на процессы

<sup>1</sup> Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 04-04-48029) и РФФИ-Карелия (проект № 05-04-97515).

органогенеза в меристемах у растений до настоящего времени не изучена.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на растениях *Cucumis sativus* L. (огурец посевной, гибрид Алма-Атинский 1) ранних этапов развития: проросток (с мезотрофным типом питания) и ювенильное (растение с первым настоящим листом) (Лантратова и др., 1986). Названия возрастных состояний растений приводятся согласно периодизации онтогенеза Работнова (1950) и Уранова (1967).

Растения выращивали в камерах искусственного климата ВКШ-73 при фотопериоде 12 ч, интенсивности света 100 Вт/м<sup>2</sup>, относительной влажности воздуха 60–70%, концентрации CO<sub>2</sub> 0.03%. Температура почвы соответствовала температуре воздуха, спектральный состав света – облучению лампами ДРЛ-400. До начала каждого исследуемого возрастного состояния растения выращивали при ранее установленных оптимальных температурных режимах: для мезотрофного проростка – 2 сут при 30°C до появления сложных семядолей над поверхностью субстрата, для ювенильного – по 2 сут при 30 и 23°C соответственно до полного раскрытия семядолей (Марковская, 1994). В каждом возрастном состоянии изучали влияние суточных температурных градиентов –20...+20°C при среднесуточных температурах 20°C (варианты 15/25, 20/20, 25/15°C), 25°C (15/35, 20/30, 25/25, 30/20, 35/15°C) и 30°C (25/35, 30/30, 35/25°C). Растения выращивали при каждом температурном режиме до завершения исследуемого возрастного состояния: в течение 4–5 сут на этапе мезотрофного проростка и 5–7 сут – в ювенильном возрасте. Прямое действие температуры на исследуемые показатели растений в двух возрастных состояниях назвали **вариантом “действие”**. По окончании температурных обработок часть растений анализировали, а остальные выставляли в оптимальные для роста и развития условия при температуре 25°C на две недели, после чего опять анализировали. Последствие температурных обработок на исследуемые показатели растений в двух возрастных состояниях назвали **вариантом “последствие”**. Всего проведено три независимых опыта в 15-кратной биологической повторности.

Морфофизиологический анализ проводили на фиксированных в 50%-ном спирте препаратах (под бинокулярной лупой МБС-9) по методике Куперман (1984). Определяли число листовых примордиев на главном и боковых побегах, число побегов 2-го порядка и зачатков цветков по этапам органогенеза. Все показатели рассчитывали на одно растение. Сравнение влияния постоянной суточной температуры и градиентной суточной температуры проводили при равных значениях

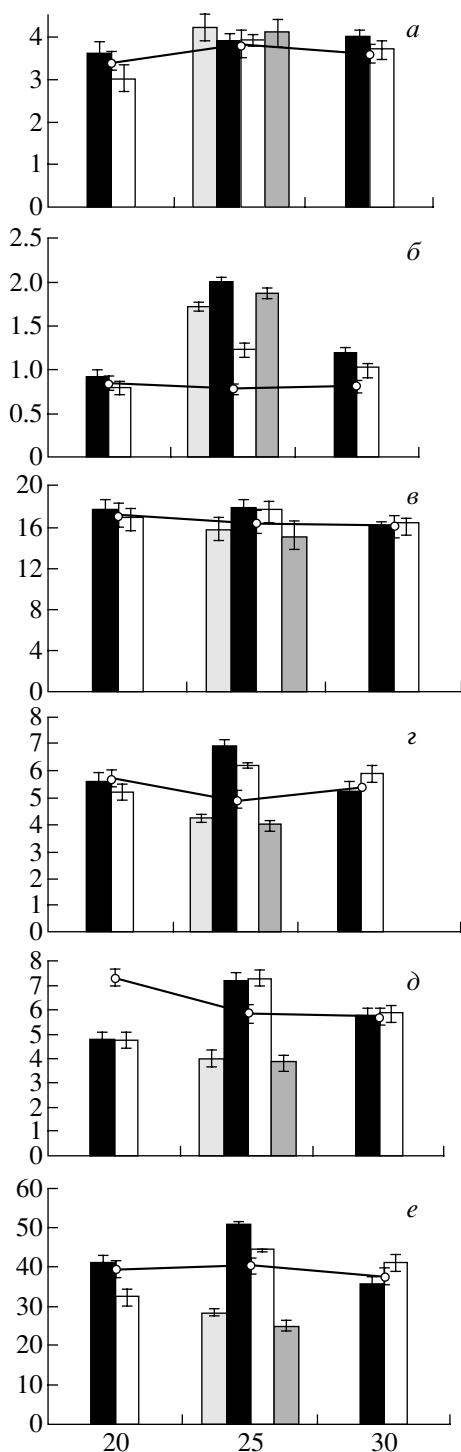
среднесуточной температуры. Данные обрабатывали методами математической статистики ( $p < 0.05$ ) с использованием пакета программ Statgraphics.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

*Мезотрофный проросток. Вариант “действие”*. Число листовых примордиев на растение в терминальной почке главного побега *Cucumis sativus* L., выращенного при действии как постоянных, так и переменных температур в течение возрастного состояния, в зависимости от температуры изменялось незначительно (от 3.0 до 4.2) (рис. 1, а). Активность пазушной меристемы (III этап органогенеза) оценивали по появлению бугорков меристемы: их число при постоянных суточных температурных режимах (20/20, 25/25 и 30/30°C) не различалось, а при действии температурных градиентов со среднесуточной температурой (ССТ) 25 и 30°C увеличивалось (рис. 1, б). Особенно выраженный эффект стимуляции (в два раза) по сравнению с постоянной суточной температурой отмечен в градиентных режимах 30/20, 35/15 и 15/35°C при ССТ 25°C.

*Мезотрофный проросток. Вариант “последствие”*. После 4–5 сут температурного воздействия изучали последствие. Через две недели оказалось, что число листьев на главном побеге увеличилось (до 15.8–17.9), но не различалось по вариантам опыта (рис. 1, в). Стимуляция образования боковых побегов при ССТ 25°C сохранилась только в последствии градиентных режимов 20/30 и 30/20°C. Такой же эффект отмечен по числу листьев на боковых побегах (рис. 1, г–д). При этом в последствии вариантов с контрастными градиентными температурными режимами 35/15, 15/35°C и 15/25, 25/15°C отмечалось уменьшение числа боковых побегов и листьев на них. Число цветковых бугорков и зачатков цветков с формирующимся околоцветником (IV–V этапы органогенеза) в последствии вариантов с постоянной суточной температурой оставалось тем же (рис. 1, е). Однако можно отметить, что в последствии градиентных режимов 20/30 и 30/20°C наблюдалась стимуляция флорального органогенеза, а в вариантах 25/15, 15/35 и 35/15°C – ингибирование образования зачатков цветков.

*Ювенильные растения. Вариант “действие”*. У растений огурца в фазе первого настоящего листа как при постоянных, так и при переменных суточных температурных режимах на терминальной меристеме главного побега заложено 9–10 листьев (рис. 2, а). Градиентные температурные условия по сравнению с соответствующей постоянной суточной температурой стимулировали закладку боковых побегов при ССТ 25°C и ингибировали этот процесс при ССТ 20 и 30°C (рис. 2, б). Оказалось, что число листьев на боковом побеге одинаково при разных постоянных су-

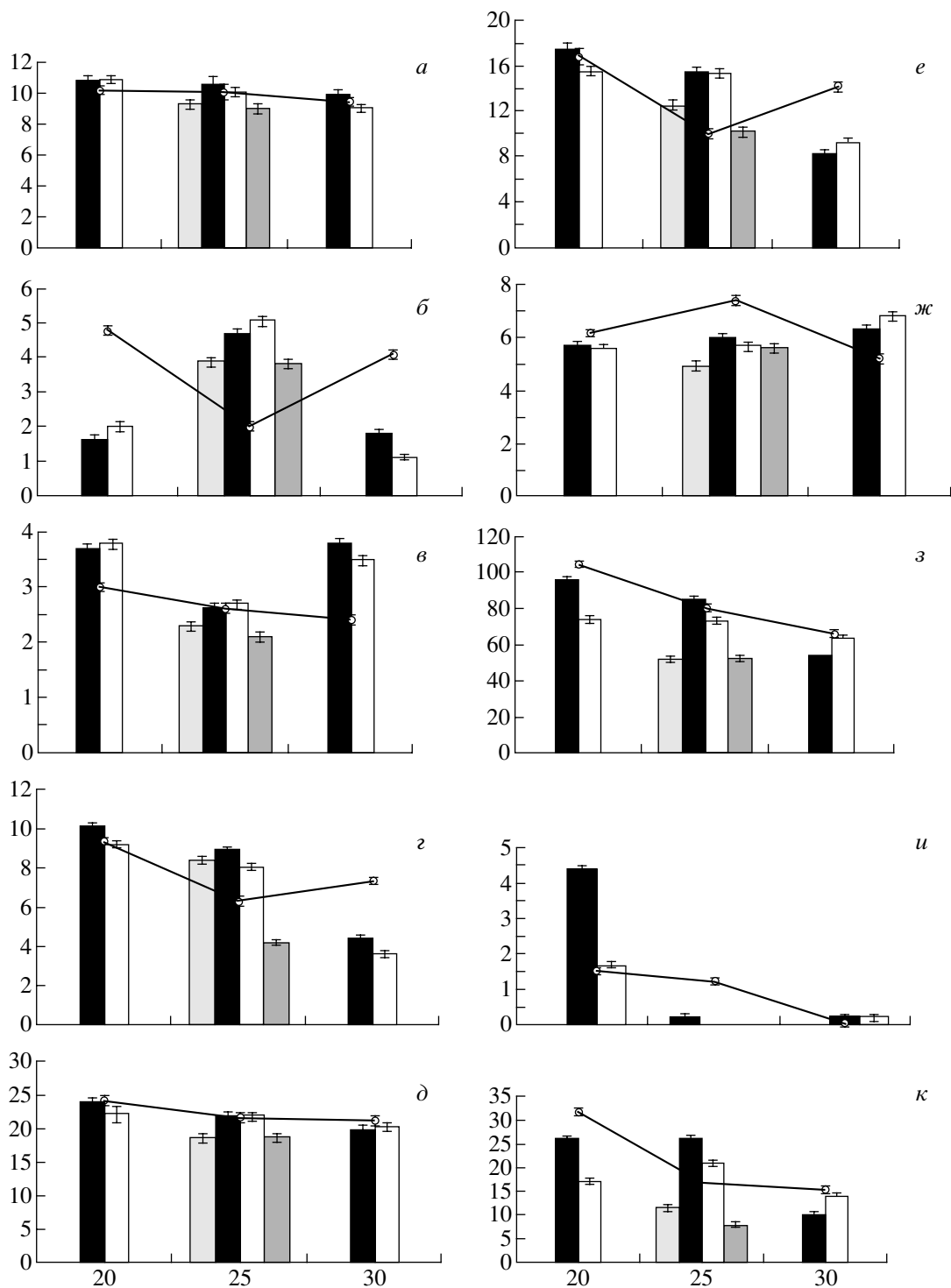


**Рис. 1.** Действие (а, б) и последствие (в–е) суточных температурных градиентов на процессы органогенеза апикальных меристем у проростка огурца с мезотрофным типом питания.

По оси абсцисс – среднесуточная температура, °С. По оси ординат – число: а – листовых примордиев на главном побеге; б – булровок меристемы; в – листьев на главном побеге; г – боковых побегов; д – листьев на одном боковом побеге; е – цветков на IV и V этапах органогенеза. Здесь и на рис. 2 – градиенты температуры, °С: 0 (—○—), -20 (□), -10 (■), +10 (□), +20 (■).

точных температурах, а градиентные режимы (15/25, 25/15, 25/35 и 35/25°С) при ССТ 20 и 30°С почти на 30% стимулировали процесс заложения листьев на боковых побегах (рис. 2, в). Градиенты с ССТ 25°С не оказали воздействия (20/30 и 30/20°С) или несколько ингибировали (15/35 и 35/15°С) образование листьев апикальными меристемами боковых побегов. Наибольшее число зачатков цветков отмечалось при более низких температурах (20/20, 15/25 и 25/15°С). При суточной постоянной температуре 25/25 и 30/30°С число зачатков цветков одинаково, градиентные режимы 15/35, 20/30 и 30/20°С стимулировали органообразовательную деятельность флоральных меристем, а режимы 35/15, 25/35 и 35/25°С ингибировали этот процесс (рис. 2, г).

*Ювенильные растения. Вариант “последствие”.* После 5–7 сут действия различных температурных режимов изучали последствие. Через 14 сут оказалось, что число листьев на главном побеге *C. sativus* в последствии увеличилось до 24 и различий между постоянными суточными температурами и градиентами не выявлено, за исключением некоторого ингибирования при больших величинах градиентов  $\pm 20^\circ$  (15/35, 35/15°С) (рис. 2, д). В последствии градиентных температур при ССТ 25°С эффект стимуляции образования боковых побегов сохранился, а при ССТ 30°С отмечено ингибирование этого процесса. Число побегов в последствии вариантов с постоянной температурой 20/20°С и градиентными режимами 15/25 и 25/15°С было одинаковым (рис. 2, е). Увеличение числа листьев на боковых побегах было отмечено и в последствии температурных режимов 25/35 и 35/25°С, в то время как в последствии всех остальных градиентных режимов отмечено их уменьшение (рис. 2, ж). Число зачатков цветков *C. sativus* уменьшилось в последствии постоянных суточных высоких температур, а последствие градиентных температурных режимов на функциональную активность флоральных меристем или не выражалось, или отмечалось в ингибировании. Особенно сильный ингибирующий эффект (30–40%) зафиксирован при действии режимов 25/15, 15/35 и 35/15°С. Число зачатков репродуктивных органов *C. sativus* больше при низкой ССТ (20°С) (рис. 2, з). Градиентные температуры (15/25 и 25/15°С) при ССТ 20°С в последствии почти в три раза увеличивали число женских цветков, а градиентные температуры (20/30 и 30/20°С) при ССТ 25°С – мужских (рис. 2, и, к). Эффект последствия остальных режимов либо не отмечался, либо отмечалось ингибирование развития тычиночных цветков.



**Рис. 2.** Действие (*а–з*) и последствие (*д–к*) суточных температурных градиентов на процессы органогенеза апикальных меристем у растений огурца в ювенильном возрастном состоянии.

По оси абсцисс – см. на рис. 1; по оси ординат – число: *а, д* – листьев на главном побеге; *б, е* – боковых побегов; *в, ж* – листьев на одном боковом побеге; *з* – цветков на IV этапе органогенеза; *ж* – цветков на IV и V этапах органогенеза; *и* – женских цветков; *к* – мужских цветков.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный анализ показал, что можно выделить следующие закономерности действия суточных температурных градиентов на процессы органообразовательной деятельности апикальной меристемы у *Cucumis sativus* L.

1. *Отсутствие различий в действии постоянных и переменных суточных температур* показано по числу листьев в терминальной меристеме как при действии, так и в последствии всех температурных вариантов опыта. Число бугорков пазушной меристемы как в действии, так и в последствии одинаково при постоянной температуре и градиентных режимах при ССТ 20 и 30°C. Нет различий в действии постоянной и переменных температур по числу листьев на боковых побегах при ССТ 25°C и числу цветков при ССТ 20°C. В последствии отсутствие различий отмечено для мезотрофного проростка по числу листьев на боковых побегах при постоянных и переменных режимах при ССТ 30°C и числу цветков при 20 и 30°C, а на ювенильных растениях – по числу боковых побегов и листьев на них, а также по числу цветков при ССТ 30°C.

2. *Суточные градиентные температуры по сравнению с постоянными оказывают стимулирующее действие*, что отмечается в варианте “действие” у мезотрофного проростка по числу бугорков пазушной меристемы при ССТ 25°C. У ювенильных растений это фиксируется по числу боковых побегов при ССТ 25°C, листьев на боковых побегах при ССТ 20 и 30°C и цветков при ССТ 25°C. В последствии на мезотрофном проростке это отмечается по всем показателям при ССТ 25°C и двух градиентных режимах (20/30 и 30/20°C). В последствии температуры у ювенильных растений стимулирующий эффект градиентных суточных температур по сравнению с постоянными отмечается по числу боковых побегов при ССТ 25°C, женских цветков при ССТ 20°C и мужских цветков при ССТ 25°C при режимах 20/30 и 30/20°C.

3. *Суточные градиентные температуры по сравнению с постоянными оказывают ингибирующее действие*, что выражается в числе боковых побегов при ССТ 20 и 30°C и числе цветков при ССТ 30°C у ювенильных растений. В варианте “последствие” такой же эффект наблюдается у растений, выращенных при разных температурах на этапе мезотрофного проростка по числу боковых побегов при режимах 15/35 и 35/15°C; по числу листьев – при этих же режимах и при ССТ 20°C; по числу цветков – при тех же режимах. Тот же эффект отмечен у растений в ювенильном возрастном состоянии по числу боковых побегов при ССТ 30°C; по числу листьев на боковых побегах на всех градиентных режимах при ССТ 25°C; по числу цветков при режиме 25/15°C (в основном

за счет мужских цветков) при ССТ 20°C, при режимах 15/35 и 35/15°C при ССТ 25°C (в основном за счет мужских цветков) и в варианте 25/35°C при ССТ 30°C также за счет мужских цветков.

Таким образом, исследование реакций растения в широком диапазоне постоянных и переменных суточных температур показало, что в зависимости от показателя, этапа развития и исследуемых температур можно получить принципиально разные отклики в ответ на действие и последствие градиентных температурных условий по сравнению с постоянными. Так, показано отсутствие различий по числу заложившихся листьев в терминальной меристеме. Ранее мы установили, что в определенном диапазоне температур величина пластохрона у *C. sativus* в развитии постоянна и существенно изменяется только при постоянных низких субоптимальных (закаливающих) температурах (Марковская и др., 1991), влияние которых в этой работе не исследовали. Кроме того, ранее показано, что в достаточно широком диапазоне постоянных и переменных температур продолжительность экспоненциальной фазы роста листьев у огурца не изменяется за исключением двух контрастных переменных режимов (15/35 и 35/15°C) (Харькина и др., 2003), которые в нашей работе также ингибировали закладку листьев на главном побеге в последствии. Все эти факты дают основание предполагать, что число листьев на главном побеге *C. sativus* в раннем онтогенезе регулируется эндогенно, что связано с индетерминатным типом роста огурца как жизненной формы лианы.

Сделана попытка оценить эффект последствия на уровне органообразовательных процессов в меристеме. Анализ полученных данных показал, что ряд закономерностей, отмеченных в действии, сохраняется. Так, в последствии у мезотрофного проростка *C. sativus* отмечается стимуляция суточными температурными градиентами функциональной активности пазушных меристем и образования боковых побегов при ССТ 25°C и связанных с этим процессом показателей – образование листьев на боковых побегах и появление зачатков цветков. Эти показатели не были зафиксированы при прямом температурном воздействии, но их детерминация могла произойти уже в период действия суточных температурных градиентов на более ранних этапах развития проростков *C. sativus*. Аналогичная закономерность выявлена и в последствии у растений в ювенильном возрастном состоянии: стимуляция градиентными температурами процесса органообразования в пазушных меристемах и образования боковых побегов в варианте при ССТ 25°C и сохранившийся эффект ингибирования в варианте при ССТ 30°C. Однако выявленные различия меньше, чем в опытах по прямому температурному воздействию. Этот результат свидетельствует

о сохранении реакции растения на действие температурного фактора в течение двух недель последствия, что подтверждает гипотезу о возможности температурной детерминации меристемы (Ефейкин, 1957). Сила эффекта зависит от типа температурного воздействия (постоянная или переменная температура) и от исследуемого показателя.

Особого внимания заслуживают данные по флоральному органогенезу. Прежде всего, полученные зависимости по числу зачатков цветков в последствии температурных обработок на этапе мезотрофного проростка показали отсутствие различий по всем вариантам опыта, кроме ингибирующего воздействия режимов 15/35 и 35/15°C. У ювенильных растений отмечается ингибирование этого процесса градиентными условиями при наличии высоких температур в градиентных режимах (ССТ 30°C). Максимальные значения, полученные при 20°C, могут свидетельствовать о тенденции низкотемпературной стимуляции процессов флорального органогенеза. Из литературных данных хорошо известно, что стимулирующий эффект низких температур связан с изменением уровня эндогенных гормонов в растениях в сторону цитокининов и женского направления сексуализации (Syono, Furua, 1971; Opartny, Opartna, 1976; Хрянин, Чайлахян, 1979; Чайлахян, Хрянин, 1982; Уорринг, Филлипс, 1984), а при высоких температурах – с повышенным синтезом гибберелинов и увеличением числа мужских цветков (Zong, Wu, 1983; Goldschmidt et al., 1985). Как показали наши исследования, в последствии эти закономерности сохраняются, хотя значимость температурных градиентов для образования зачатков цветков снижается, но градиенты, особенно отрицательные, приводят к сдвигу пола цветков в женскую сторону как на главном, так и на боковых побегах. Эти опыты подтвердили также имеющиеся в литературе данные о том, что одним из факторов, определяющих разное действие постоянных и переменных суточных температур, является гормональный статус растения (Grindal et al., 1998).

Вопрос о значимости постоянных и переменных суточных температур в жизни растений и животных особенно активно обсуждается в последние десятилетия. Описаны экспериментальные данные о преимуществе переменных суточных температур, по сравнению с постоянными, для роста и развития растений (Радченко, 1966; Мошков, 1987; Марковская, Сысоева, 2004). Режим суточной переменной температуры включен в современные технологии выращивания растений заданного габитуса в условиях защищенного грунта (Мое, Heins, 2000). Получены многочисленные свидетельства преимущества роста и развития животных организмов в суточных градиентных температурных условиях (Константинов

и др., 2000; Кузнецов, 2005); разрабатывается гипотеза о том, что оптимальными для развития пойкилотермных организмов являются не определенные константные уровни экологических факторов, а их периодические колебания в пределах нормы вида. Многие авторы (Мончадский, 1949; Заар и др., 1989; Кузнецов, 2005) считают, что в процессе эволюции адаптация шла к нестабильной среде, в том числе и в области оптимума. Писек с соавт. (Pisec et al., 1969) предложили принять за область оптимума тот диапазон факторов среды, в который входят значения исследуемого показателя на уровне 10% от максимума. Мы приняли это положение и с учетом ошибки опыта (а она в камеральных условиях в среднем и составляет это значение) ввели ее в расчеты по использованным нами квадратичным моделям (Курец и др., 1988; Курец, Попов, 1991). Только с помощью моделирования различных показателей роста и развития удалось понять разницу в участии переменных (по сравнению с постоянными) температур в области оптимальных условий. Использование математического моделирования для расчета и построения области оптимальных суточных температур жизнедеятельности растений (Pisec et al., 1969; Курец и др., 1988; Курец, Попов, 1991; Марковская, Сысоева, 2004) позволило показать, что в нее включены как переменные, так и постоянные температуры. Это однозначно подтвердило феномен суточной термопериодичности как универсального свойства растений (Went, 1944; Марковская, Сысоева, 2004). Сравнение областей температурного оптимума разных показателей и видов растений показало, что представленность постоянных или переменных температур даже при одном значении ССТ зависит от положения этой области в пространстве температур дня и ночи (Markovskaya et al., 1996). Полученные в настоящей работе результаты с использованием другого способа анализа и представления данных показали, что и на уровне разных показателей органообразовательной активности меристемы отмечается различное действие переменных и постоянных суточных температур. Поэтому одно из положений Кузнецова (2005) о том, что стабильные суточные температуры не включаются в понятие оптимума, мы считаем не совсем верными. Как и для других показателей роста и развития растений, на уровне органообразования в меристеме переменные суточные температуры могут оказывать различное действие: стимуляцию, ингибирование или отсутствие действия по сравнению с постоянными суточными значениями. Особый интерес представляет эффект стимуляции, который в работе на животных (Кузнецов, 2005) назван, как мы считаем, очень точно по его феноменологическому проявлению – оптимизацией. В нашей работе при рассмотрении каждого показателя внутри более

широкого, чем область оптимума, диапазона исследуемых условий оказалось, что максимальные его значения отмечаются в одном–двух вариантах постоянных суточных температур, а действие градиентных условий в остальных вариантах сводится к их увеличению до этого уровня, если при постоянных температурах он не достигается (эффект оптимизации). Это отмечается на ювенильных растениях в вариантах “действия” по числу боковых побегов и цветков при градиентных режимах ССТ 25°C; в варианте “последствие” при температурной обработке растений на этапе мезотрофного проростка – по числу листьев на боковых побегах на градиентных режимах 20/30 и 30/20°C при ССТ 25°C и у ювенильных растений – по числу боковых побегов.

Однако выявилось еще одно проявление стимуляции, когда максимальные значения для некоторых показателей отмечаются только при градиентных режимах (эффект максимизации). Это отмечается в варианте “действие” у растений на этапе мезотрофного проростка по числу бугорков пазушной меристемы при ССТ 25°C и в последствии – по числу боковых побегов и числу цветков при ССТ 25°C при режимах 20/30 и 30/20; у ювенильных растений в действии – по числу листьев на боковых побегах на градиентных режимах при ССТ 20 и 30°C, а в последствии – по числу женских цветков при ССТ 20 в варианте 15/25°C. Этот эффект мы отметили впервые, и его удалось выявить только при рассмотрении экспериментальных результатов этой работы.

Описанные два феномена, по-видимому, имеют разные механизмы. Для оптимизации за счет градиентных температур ведущее значение, вероятно, могут иметь системы компенсации (большой эффект низких или высоких, дневных или ночных температур в зависимости от показателя) (Went, 1944). Для эффекта максимизации это может быть связано с проявлением гиперкомпенсации в системе “общего адаптационного синдрома”, по Селье (1982), что отмечается и в работах на животных (Кузнецов, 2005). Ранее (Марковская и др., 2000) показана возможность положительного физиологического стресса (Аршавский, 1982), или эустресса (Селье, 1982), на растительный организм при использовании переменных суточных условий. Однако ограниченные проявления этих эффектов (в наших опытах использовалось кратковременное снижение температуры определенной продолжительности) на уровне целого растительного организма и их слабая изученность даже на уровне феноменологии требуют продолжения исследований.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аршавский И.А. Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития. М.: Наука, 1982. 271 с.
- Ефрейкин А.К. О роли меристемы в онтогенезе у семенных растений (к теории онтогенеза растений) // Ботан. журн. 1957. Т. 42. № 3. С. 337–362.
- Заар Э.И., Кенигсберг Э.В., Лозина-Лозинский Л.К., Рыбак В.Л. Переменные температуры как фактор повышения уровня энергетических процессов пойкилотермных организмов // Журн. общ. биологии. 1989. Т. 50. № 2. С. 529–540.
- Константинов А.С., Вечканов В.С., Кузнецов В.А., Ручин А.Б. Астатичность абиотической среды как условие оптимизации роста и развития личинок травяной лягушки // Докл. АН. 2000. Т. 371. № 4. С. 559–562.
- Кузнецов В.А. Астатичность факторов среды как экологический оптимум для гидробионтов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Саратов: Саратов. ГУ, 2005. 43 с.
- Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М.: Наука, 1984. 239 с.
- Курец В.К., Попов Э.Г. Статистическое моделирование системы связей растение–среда. Л.: Наука, 1991. 152 с.
- Курец В.К., Таланов А.В. Зависимость накопления биомассы растением огурца от баланса CO<sub>2</sub>-газообмена при различных термо- и фотопериодах // Термоадаптация и продуктивность растений. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1986. С. 90–98.
- Курец В.К., Марковская Е.Ф., Попов Э.Г. Использование многофакторного моделирования для оценки экологической характеристики сорта // Селекция и семеноводство. 1988. № 3. С. 6–10.
- Лантратова А.С., Василевская Н.В., Марковская Е.Ф. Онтогенез и возрастные особенности *Cucumis sativus* L. // Термоадаптация и продуктивность растений. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1986. С. 110–122.
- Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 185 с.
- Марковская Е.Ф. Адаптация *Cucumis sativus* L. к температурному фактору в онтогенезе // Физиология растений. 1994. Т. 41. № 4. С. 589–594.
- Марковская Е.Ф., Сысоева М.И. Накопление массы сухого вещества в органах огурца в зависимости от суточной температуры // Физиология и биохимия культур растений. 1991. Т. 23. № 3. С. 274–281.
- Марковская Е.Ф., Сысоева М.И. Особенности и закономерности распределения сухой массы по органам растений огурца (обзор) // С.-х. биология. 2003. № 5. С. 18–22.
- Марковская Е.Ф., Сысоева М.И. Роль суточного температурного градиента в онтогенезе растений. М.: Наука, 2004. 119 с.
- Марковская Е.Ф., Василевская Н.В., Сутулова В.И., Безденежных В.А. Зависимость роста и развития проростков огурца от суточного температурного режима // Влияние факторов среды и физиологически активных веществ на продуктивность и устойчивость

- растений. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1988. С. 38–48.
- Марковская Е.Ф., Василевская Н.В., Сутулова В.И. Исследование температурной зависимости процессов роста и развития огурца на ранних этапах онтогенеза // Физиология и биохимия культ. растений. 1989. Т. 21. № 47. С. 362–365.
- Марковская Е.Ф., Василевская Н.В., Сысоева М.И. Изменение температурной зависимости дифференцировки апикальной меристемы в онтогенезе индетерминантного вида // Онтогенез. 1991. Т. 22. № 6. С. 634–639.
- Марковская Е.Ф., Василевская Н.В., Сутулова В.И. Температурная зависимость флорального органогенеза у огурца // Влияние внешних факторов на устойчивость, рост и развитие растений. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 1992. С. 146–152.
- Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Харьковина Т.Г., Шерудило Е.Г. Влияние кратковременного снижения ночной температуры на рост и холодостойкость растений огурца // Физиология растений. 2000. Т. 47. № 4. С. 511–515.
- Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Харьковина Т.Г. Скорость развития проростков растений разных фотопериодических групп (сои, пшеницы и огурца) в условиях различных термо- и фотопериодов // Физиология и биохимия культ. растений. 2002. Т. 34. № 4. С. 311–316.
- Мончадский А.С. О типах реакций насекомых на изменение температуры окружающей среды // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1949. № 2. С. 171–180.
- Мошков Б.С. Актиноритмизм растений. М.: Агропромиздат, 1987. 272 с.
- Палкин Ю.Ф. Влияние температуры воздуха и грунта на рост, развитие и продуктивность огурца в контролируемых условиях фитотрона // Агрофизиологические основы овощеводства в пленочных теплицах в Восточной Сибири. Иркутск: СИФИБР, 1986. С. 64–92.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–197.
- Радченко С.И. Температурные градиенты среды и растение. М.; Л.: Наука, 1966. 390 с.
- Селье Г. Стресс без дистресса. М.: Прогресс, 1982. 125 с.
- Сысоева М.И., Марковская Е.Ф. Исследование влияния суточного термопериода на показатели роста и развития растений огурца в онтогенезе // Адаптация, рост и развитие растений. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 1994. С. 88–97.
- Уорринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. М.: Мир, 1984. 512 с.
- Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 3–9.
- Харьковина Т.Г., Марковская Е.Ф., Сысоева М.И. Влияние термопериода на рост и развитие огурца // Онтогенез. 2003. Т. 34. № 2. С. 154–159.
- Хрянин В.Н., Чайлахян М.Х. Эффект регуляторов роста в проявлении пола у растений огурцов // Докл. ВАСХНИЛ. 1979. № 1. С. 10–13.
- Чайлахян М.Х., Хрянин В.Н. Регуляция цветения высших растений. М.: Наука, 1988. 558 с.
- Agrawal M., Krizek D.T., Agrawal S.B. et al. Influence of inverse day/night temperature on ozone sensitivity and selected morphological and physiological responses of cucumber // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1993. V. 118. P. 649–654.
- Goldschmidt E.E., Aschenasi N., Nersano J. et al. A role of carbohydrate levels in the control of flowering in citrus // Sci. Hortic. 1985. V. 28. P. 159–168.
- Grimstad S.O., Frimanslund E. Effect of different day and night temperature regimes on greenhouse cucumber young plant production, flower bud formation and early yield // Ibid. 1993. V. 53. P. 191–204.
- Grindal G., Ernstsens A., Junttila O. et al. Endogenous gibberellin A<sub>1</sub> levels control thermoperiodic stem elongation in *Pisum sativum* // Physiol. Plantarum. 1998. V. 102. P. 523–531.
- Heuvelink E. Influence of day and night temperature on the growth of young tomato plants // Sci. Hortic. 1989. V. 38. P. 11–22.
- Krug H., Liebig H.-P. Diurnal thermoperiodism of the cucumber // Acta Hortic. 1980. V. 118. P. 83–94.
- Markovskaya E.F., Sysoyeva M.I., Bezdenezhnykh V.A. Thermoperiodicity of crop plants and strategies for climate control // J. Agricult. Sci. 1996. V. 127. P. 425–431.
- Moe R., Heins R. D. Thermo- and photomorphogenesis in plants // Adv. Floricult. Res. Agric. Univ. Norway. 2000. V. 6. P. 52–64.
- Opартны L., Opартна J. A cytokinin like effect of a lowered temperature on the micromorphology of *Nicotinia tobacum* L. cell strains // Biol. Plant. 1976. V. 18. № 4. P. 314–317.
- Papadopoulos A. P., Hao X. Effects of day and night air temperature on growth, productivity and energy use of long English cucumber // Can. J. Plant Sci. 2000. V. 80. P. 143–150.
- Pisec A., Larcher W., Mosor W., Pack J. Kardinal Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blatter verschiedener Spermatophyten. 3. Temperaturabshangigkeit und optimaler Temperaturbereich der Nattophotosynthese // Flora. 1969. Bd. 158. Abt. B. S. 608–630.
- Syono K., Furua T. Effect of temperature in the cytokinin requirement of tobacco calluses // Plant Cell Physiol. 1971. V. 12. P. 61–72.
- Sysoyeva M.I., Markovskaya E.F., Kharkina T.G. Temperature controls the rate of development in short-day and long-day plants during vegetative stage of ontogenesis // Acta Hortic. 2003. V. 624. P. 243–247.
- Went F.W. Plant growth under controlled conditions. 2. Thermoperiodicity in growth and a fruiting of the tomato // Am. J. Bot. 1944. V. 31. P. 135–150.
- Zong Y.U., Wu S.Y. Effect of growth regulators on the induction of flowers of lechec (No Mi Chi) // Guandong Agric. Sci. 1983. V. 5. P. 17–19.



## Daily Temperature Gradients and Processes of Organogenesis in Apical Meristem of *Cucumis sativus* L.

E. F. Markovskaya\*, M. I. Sysoeva\*, and N. V. Vasilevskaya\*\*

\* *Institute of Biology, Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, ul. Pushkinskaya 11, Petrozavodsk, 185910 Russia*

\*\* *Murmansk State Pedagogical University, ul. Kapitana Egorova 16, Murmansk, 183075 Russia*

*E-mail: sysoeva@krc.karelia.ru*

**Abstract**—We studied the influence of daily temperature gradients on organogenesis in apical and axil shoot meristems at different developmental stages in *Cucumis sativus* L. The level of organogenic activity of meristems was determined according to the number of leaf primordia on the main and lateral shoots, number of 2nd order shoots, and rudiments of flowers of different levels of development. At the studied ontogenetic stages (mesotrophic seedling or juvenile state), plants were grown under the controlled conditions: photoperiod 12 h, light intensity 100 Wt/m<sup>2</sup>, range of mean daily temperatures 20 ... 30°C, and daily temperature gradients –20 ... +20°C. After the temperature treatment, some plants were returned to the optimal, for growth and development, conditions for two weeks (aftereffect). Three types of organogenic activity of meristems in response to the influence of variable daily temperatures were described: stimulation, inhibition, or absence of effect. The phenomenon of stimulation includes two subtypes: optimization, when a maximum effect, observed at other constant temperatures, was attained under the influence of variable temperatures and maximization, when maximum values markedly exceeded those at constant temperatures. The patterns described are preserved on the whole in the aftereffect of daily temperatures.

*Key words:* *Cucumis sativus* L., daily temperature gradient, organogenesis, leaf primordia, lateral shoots, flower rudiments.