

Отзыв

официального оппонента на диссертацию Шibaевой Татьяны Геннадиевны «Реакция растений кратковременные ежесуточные понижения температуры: феноменология и физиологические механизмы», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.01.05 – физиология и биохимия растений.

Сегодня физиология целостного растения, несомненно, снова переживает Ренессанс. После ошеломляющих прорывов в области молекулярной биологии и генетики растений в течение последних двух-трех десятилетий мы на новом уровне возвращаемся к изучению фенотипического проявления физиологических регуляций и взаимодействия «генотип x среда». Успеху таких исследований способствует, в том числе, и новая высокоэффективная методология физиологических исследований, базирующаяся на разработке передовых платформ фенотипирования. Рассматриваемая диссертационная работа Т.Г. Шibaевой находится в русле подобного рода исследований. Используемый в ней богатый набор современных методов физиолого-биохимических исследований на широком наборе генотипов растений, представляющих разные биоморфы и эколого-географические группы, направлен на всестороннее изучение их реакции на пульсирующую гипотермию (кратковременные ежесуточные понижения температуры, обозначаемые термином «дроп»). Последняя, как известно, может также эффективно использоваться для искусственной регуляции роста растений в системах интенсивного культивирования, в первую очередь – в защищенном грунте. Таким образом, в работе рассматриваются как фундаментальные вопросы, касающиеся проблем стресс-физиологии и адаптации растений к низким температурам (подчеркнем, что в естественной среде растения постоянно испытывают воздействие изменяющейся в суточном цикле температуры), так и прикладные вопросы физиологического обоснования фитотехнологий. Все это свидетельствует об актуальности выполненных автором исследований.

В обзоре литературы представлена обстоятельная сводка исследований по использованию контролируемых кратковременных ежесуточных понижений температуры («дроп»-воздействия) в растениеводческой практике. Необходимость в подобной систематизации и обобщении материалов назрела в связи с накопленным к сегодняшнему дню обширным феноменологическим материалом. В то же время механизмы реакции растений на друп все еще мало изучены; именно этим вопросам посвящена

настоящая работа. Обзор начинается с рассмотрения феноменологических аспектов дроп-воздействий в зависимости от параметров последних (интенсивность и продолжительность, размещение в суточном цикле, скорость снижения температуры). Показана зависимость ответных реакций растений, в первую очередь – торможения роста, от внутренних и внешних факторов. Особенно интересен анализ разнообразия ответов у представителей разных эколого-географических групп, различающихся по уровню холодостойкости и теплотребовательности. Менее продуктивны попытки разных авторов связать эффективность дроп-воздействий с уровнем фотопериодической чувствительности растений; последнее объясняется, как правило, проведением экспериментов в рассадный период (что объяснимо с практической точки зрения), когда у ювенильных растений еще отсутствует компетенция к фотопериодическим воздействиям. В то же время изучение регуляции перехода к цветению под действием дроп и фотопериода представляет несомненный интерес.

В завершении обзора представлены имеющиеся на сегодняшний день сведения по возможным путям сигналинга в реакции растений на дроп-воздействия. Эта деликатная сфера требует особенно тщательного анализа. В частности, вопрос о низкотемпературных сенсорах необходимо рассматривать в определенном контексте: а) низкая положительная температура как сигнал в системе регуляций; б) низкотемпературное воздействие и адаптационный синдром в процессе акклимации. Насколько специфичны или неспецифичны ответные реакции растения? В тканях-мишенях в клеточном ответе важная роль отводится CBF/CRT регулону как ведущей системе в ответе на низкотемпературное воздействие. Вероятно, здесь также можно было бы больше сказать о действии пониженной температуры на пул гиббереллинов. Имеющиеся в литературе данные приводят автора диссертации к заключению о наиболее вероятной активности мультифункциональных сенсорных систем и канализации низкотемпературных сигналов.

В главе 2 «Объекты и методы исследований» представлен тщательный и хорошо обоснованный подбор растительных объектов, параметров регистрируемых ответных реакций (например, длины черешков листьев в связи с их повышенной чувствительностью) и используемых схем экспериментальных режимов. Подробно описаны многочисленные варианты температурных режимов при выращивании растений в разных экспериментальных схемах – эта сторона рассматриваемой диссертации производит особенно сильное впечатление. В работе использованы виды растений с разным уровнем экологической пластичности и пределами

выносливости к температурному фактору, что, несомненно, повысило информативную ценность полученных экспериментальных данных.

В главе 3 приведены интересные данные по характеру зависимости реакции на дроп-воздействия от интенсивности последних (минимальных температурных значений и продолжительности холодого воздействия), при этом качественное значение может иметь снижение температуры ниже критического уровня. Показана видовая специфика в эффективности применения дроп-воздействий с заданными параметрами. Это говорит о необходимости физиологического обоснования дроп-технологий выращивания растений на видовом и сортовом уровне. Показаны различия в реакции растений на быстрое или постепенное снижение температуры. Чередование периодов стрессорных дроп-воздействий с благоприятными периодами в суточном цикле приводит к относительному ингибированию ростовых процессов (растения становятся более компактными) на фоне сохраняющейся высокой активности фотосинтетического аппарата. Именно поддержание этого баланса физиологических функций «на грани фолла» позволяет получить наибольший полезный эффект от дроп-воздействий.

В 4 главе рассмотрены особенности дроп-реакций растений в зависимости от параметров холодого воздействия – интенсивности, продолжительности в суточном цикле и времени проведения, скорости снижения температуры. Показано, что при равной суммарной дозе дроп-воздействий более сильные ответные реакции у растений вызывают более интенсивные воздействия.

Глава 5 посвящена рассмотрению процессов дроп-регуляции с учетом внутренних и внешних факторов, в главе 6 рассмотрены особенности реакций разных по отношению (требовательности) к температурным и световым условиям выращивания растений. Установлены возрастные особенности в реакции листьев и уровню их чувствительности к дроп-воздействию. В листьях растений как теплолюбивого огурца, так и холодостойкой пшеницы при этом отмечено прохождение процессов акклимации.

Показано сильное действие условий светового режима на протекание реакций растений на дроп-воздействие. Также и время дроп-воздействия в суточном цикле может по-разному влиять на характер их фотосинтетической деятельности. Так, на свету низкотемпературное воздействие тормозит не только ростовые процессы, но и снижает скорость фотосинтеза (ограничения на уровне темновых реакций, оттока ассимилятов и т.п.). Здесь, видимо, уместно говорить не о том, что «свет способен усиливать негативное влияние холода на растения» (с. 132), а наоборот.

В отношении трактовки результатов взаимодействия температурного и фотопериодического факторов в регуляции физиологических процессов в растении следует, очевидно, сделать акцент не на сигнальной роли фотопериодических условий в чистом виде (у ювенильных растений еще не проявляется компетенция в фотопериодическому воздействию), а на различиях в величине интегральной суточной радиации, поступающей к растениям при разной длине дня (световое довольствие, трофическая роль света). Интересно отметить, что у светолюбивых генотипов растений огурца было отмечено наиболее сильное действие дроп на процесс акклимации.

В моделируемых условиях нарастающего водного дефицита эффект собственно дроп-воздействий у растений снижался вследствие усиливающегося действия данного стрессора.

Весьма интересны как с теоретической, так и практической точки зрения материалы по изучению реакции растений на совместное действие круглосуточного освещения и дроп (глава 7). В развитие классических работ Ф. Вента по термопериодизму у томата показана зависимость эффективности дроп-воздействий для предотвращения хлороза листьев от абсолютного значения «нижней температуры». При этом наблюдается стабилизация работы фотосинтетического аппарата. На основе данного цикла исследований запатентован «Способ выращивания рассады томата в защищенном грунте», позволяющий предотвратить хлороз листьев в условиях круглосуточного освещения.

В 8 главе и Заключение представлен комплексный анализ физиологических механизмов в основе реакций растений на дроп-воздействия. Показаны механизмы закаливающего действия у теплолюбивых растений и относительно холодостойких растений на разных уровнях организации физиолого-биохимических процессов. Применение дроп-воздействий на практике позволяет эффективно управлять ростом растений в культивационных сооружениях без использования химических ретардантов.

Замечания.

1. Использование англицизма «ДРОП» (что вполне допустимо в связи с отсутствием соответствующего термина в русском языке) предполагает скорее написание на основе строчных, а не прописных букв. Как правило, одними прописными или сочетанием прописных и строчных букв пишутся аббревиатуры.

2. В методическом разделе недостает информации по составу питательных смесей: какие именно соли были использованы? Как поддерживался нужный уровень влажности субстрата при поливе с учетом

разной скорости транспирации растений в опытных вариантах? Как осуществлялась перестановка растений на разные температурные режимы при дроп-воздействиях в ночное время (предупреждение нежелательной засветки)? Недостаточно полно описана методика измерения площади листьев (с. 48). Не описана методика получения температурных кривых фотосинтеза (с. 59).

3. Уровень холодоустойчивости оценивали по величине LT_{50} после краткосрочного промораживания высечек листьев. Но гипотермические повреждения при низких положительных и отрицательных температурах, как известно, обусловлены разными факторами.

4. В работе использованы сорта культурных растений, принадлежащих к разным экотипам и морфобиотипам. К сожалению, в подписях к рисункам названия сортов указаны не везде.

5. Не совсем понятен смысл примечания к табл. 5 - в отношении холодоустойчивости.

6. Табл. 3: непонятно, почему приведена «сумма длин черешков листьев», а не среднее.

7. В табл. 7 численные значения величин устьичной проводимости, очевидно, приведены в размерности $\text{мкмоль H}_2\text{O}/\text{м}^2 \text{с}$.

8. Рис. 14д: на оси ординат необходимо указать отрицательные значения температуры.

9. Рис. 22. Непонятно, почему расчет интенсивности фотосинтеза ведется на сухую биомассу, а не на площадь листьев?

10. Материалы разных экспериментальных исследований при изложении в разделах 4.2 и 4.3 желательно более четко разделить в тексте для лучшего восприятия.

11. В работе встречаются неудачные выражения: «растения в возрасте 7 суток» (с. 42); с. 43 – «в возрасте 3-4 настоящих листьев»; «приrost холодоустойчивости растений» (с. 72) и т.п.

Сделанные замечания носят частный характер и не влияют на общую положительную оценку рассматриваемой работы.

Диссертационная работа Т.Г. Шибасовой является капитальным научным исследованием. Это достойное продолжение славных традиций и широкомасштабных исследований Петрозаводской школы экологической физиологии растений – одного из ведущих научных центров страны в данной области. Материалы, изложенные в диссертации, представляют большой теоретический интерес и характеризуются высокой практической значимостью. Научные положения и выводы, сформулированные в

