

14. *Chepurko N.L.* Struktura i godovoj balans biomassy v lesah Hibinskogo gornogo mas-siva // Pochvy i produktivnost' rastitel'nyh soobshhestv. – M., 1972. – Вып. 1. – S. 94–116.
15. *Dzybov D.S.* O bioproduktivnosti nekotoryh mikroassociacij vysokogornyh lugov Karachaevo-Cherkesskoj avtonomnoj oblasti // Problemy botaniki. – 1979. – Т. 14. – № 1. – S. 147–151.
16. *Larcher W., Schmidt L., Grabherr G.* [et al.]. Plant biomass and production of alpine shrub heaths at Mt. Patscherkofel, Austria // Primary production and production processes, Tundra Biome. – Edmonton-Oslo, 1973. – P. 65–73.
17. *Wielgolaski F.E., Kjellvik S.* Production of plants (vascular plants and cryptogams) in alpine tundra, Hardangervidda // Primary Production and Production Processes, Tundra Biome. – Edmonton, 1975. – P. 75–86.
18. *Scott D., Billings W.D.* Effects of environmental factors on standing crop and productivity // Ecol. monographs. – 1964. – 31. – 3.
19. *Mailov A.I.* Biologicheskij krugovorot organicheskoy massy, azota i zol'nyh jelementov na gornyh poslelesnyh lugah Talyssha Azerbajdzhanskoj SSR // Flora i rastitel'nost' vysokogorij. – Novosibirsk, 1979. – S. 151–156.
20. Sezonnaja dinamika stepnyh, lugostepnyh i lugovyh soobshhestv severnogo makrosklona Kirziskogo Ala-Too. – Frunze, 1975. – S. 142–192.



УДК 581.133.8+582.5

Е.С. Шклавцова, С.А. Ушакова

НЕКОТОРЫЕ СПОСОБЫ УВЕЛИЧЕНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К ПОВЫШЕННЫМ
ТЕМПЕРАТУРАМ ВОЗДУХА В УСЛОВИЯХ БИОЛОГО-ТЕХНИЧЕСКИХ СИСТЕМ
ЖИЗНЕОБЕСПЕЧЕНИЯ НА ПРИМЕРЕ ЦЕНОЗОВ РАСТЕНИЙ ЧУФЫ (*CYPERUS ESCULENTUS L.*)*

Е.С. Shklavtsova, S.A. Ushakova

SOME WAYS OF RAISING PLANTS RESISTANCE TO INCREASED AIR TEMPERATURES
IN THE CONDITIONS OF BIOLOGICAL AND TECHNICAL LIFE SUPPORT SYSTEMS
ON THE EXAMPLE OF CHUFA CENOSES (*CYPERUS ESCULENTUS L.*)

Шклавцова Е.С. – канд. биол. наук, науч. сотр. лаб. управления биосинтезом фототрофов Института биофизики СО РАН – обособленного подразделения ФИЦ КНЦ СО РАН, г. Красноярск. E-mail: Fay_rodiss@rambler.ru

Ушакова С.А. – канд. биол. наук, вед. науч. сотр. лаб. управления биосинтезом фототрофов Института биофизики СО РАН – обособленного подразделения ФИЦ КНЦ СО РАН, г. Красноярск. E-mail: sofya-ushakova@yandex.ru

Shklavtsova E.S. – Cand. Biol. Sci., Staff Scientist, Lab. of Management of Biosynthesis of Phototrophs, Institute of Biophysics, SB RAS – Separate Division, FRC KRC SB RAS, Krasnoyarsk. E-mail: Fay_rodiss@rambler.ru

Ushakova S.A. – Cand. Biol. Sci., Leading Staff Scientist, Lab. of Management of Biosynthesis of Phototrophs, Institute of Biophysics, SB RAS – Separate Division, FRC KRC SB RAS, Krasnoyarsk. E-mail: sofya-ushakova@yandex.ru

Статья является частью работы по оценке устойчивости растительного звена искусственных экологических систем к воздействию неблагоприятных факторов среды. Цель работы – определение некоторых способов повышения устойчивости растений чуфы

(*Cyperus esculentus L.*) к повышенным температурам воздуха. В качестве объекта исследования были взяты 30-суточные ценозы растений чуфы, выращенные в условиях светокультуры с применением метода гидропоники на керамзите при интенсивности ФАР

*Работа выполнена в рамках Программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2013–2020 гг. по теме № 56.1.4 и при частичной поддержке Программы Президиума РАН «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической зоны (I.32) №0356-2016-0730».

690 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, полив осуществлялся автоматически через каждые 6 часов. Для полива использовали раствор Кнопа, температура раствора 18 °С. В первой серии экспериментов оценивали влияние температуры корнеобитаемого слоя на устойчивость растений чуфы к воздействию температуры воздуха 45 °С в течение 44 часов при освещенности 690 или 1150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Контрольные растения поливали во время теплового шока (ТШ) через каждые 6 ч при интенсивности ФАР 690 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Опытные растения поливали через каждые 3 ч. Во второй серии экспериментов оценивали возможность повышения термоустойчивости растений за счет предварительного закаливания путем ступенчатого повышения температуры с 25 до 40 °С (30; 35; 40 °С) с длительностью воздействия определенной температурой воздуха в течение одного часа. Длительность последующего ТШ составляла 20 ч при интенсивности ФАР 690 или 1150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Термоустойчивость растений чуфы оценивали по параметрам внешнего CO_2 газообмена. Проведенные эксперименты показали, что устойчивость ценозов чуфы к ТШ можно увеличить как за счет снижения температуры корнеобитаемого субстрата, так и за счет предварительного закаливания растений.

Ключевые слова: чуфа (*Cyperus esculentus* L.), термоустойчивость, фотосинтетический аппарат, тепловая закалка, газообмен.

*The study is a part of the work on the assessment of resistance of vegetative link of artificial ecological systems to influence adverse factors of the environment. The work purpose is the definition of some ways of increasing stability of plants of chufa (*Cyperus esculentus* L.) to raised air temperatures. As the object of the research 30-day cenothesis of chufa grown in the conditions of light culture with application of hydroponics method on expanded clay at PAR intensity of 690 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ was taken, every 6 hours watering was carried out automatically. Knop's solution, the solution 18 °C was used for watering. In the first series of experiments the influence of temperature of root layer on the resistance of plants of chufa to the influence of air temperature of 45 °C within 44 hours at the illumination of 690 or 1150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ was estimated. Control plants were*

watered during thermal shock (TS) every 6 hours at PAR intensity of 690 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ was estimated. Experimental plants were watered each 3 hours. In the second series of the experiments the possibility of increasing heat stability of plants at the expense of preliminary hardening by step temperature increase with 25 to 40 °C (30; 35; 40 °C) certain air temperature lasting influence of 1 hour was estimated. The duration of the subsequent TS made 20 hours at PAR intensity of 690 or 1150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Heat stability of plants of chufa was estimated in parameters of external CO_2 of gas exchange. Performed experiments showed that the resistance of chufa cenothesis to TS can be increased both due to the decrease in the temperature of root substratum and at the expense of preliminary plants' hardening.

Keywords: chufa (*Cyperus esculentus* L.), heat stability, photosynthetic device, thermal training, gas exchange.

Введение. В Институте биофизики СО РАН на протяжении длительного времени разрабатываются биолого-технические системы жизнеобеспечения (БТСЖО) человека, в которых регенерация воды, воздуха и частично пищи осуществляется за счет звена высших растений. При функционировании БТСЖО, в состав фотосинтезирующего блока которых входит звено высших растений, важно поддержание температуры в зоне оптимума [1]. Однако возможно аварийное повышение температуры воздуха (из-за отказов в системе регулирования температуры воздуха) до значений, приводящих к необратимым нарушениям фотосинтетических процессов. Поэтому необходимо оценить способы увеличения устойчивости растений к повышенным температурам воздуха.

Для удовлетворения потребности человека в растительных жирах в состав звена высших растений предполагается включить растения чуфы (*Cyperus esculentus* L.) [1, 2]. По типу фотосинтеза растения чуфы относятся к C_4 -типу. У C_4 -растений температурный оптимум фотосинтеза выше, чем у C_3 -растений [3].

В соответствии с зональной гипотезой С.Н. Дроздова, выделяют 5 температурных зон: фоновая, холодого и теплового закаливания, холодого и теплового повреждения [4]. При воздействии температур из зоны закаливания происходит генетическое перепрограммирова-

ние, и важнейшей задачей для растения в этих условиях становится повышение устойчивости, увеличивающее шансы на выживание в период действия неблагоприятных температур [5]. На проростках растений кукурузы, которые, как и чужа, относятся к C_4 -типу фотосинтеза, было показано, что высокой закалывающей температурой является $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ [3]. При этом большая часть БТШ (белки теплового шока) синтезируется уже через 2-4 ч тепловой закалки [4-6]. Происходит также активация системы антиоксидантной защиты [6-8].

Ранее нами было показано, что 20-часовая и более длительная экспозиция растений пшеницы и редиса при температуре воздуха $45\text{ }^{\circ}\text{C}$ приводила к необратимым, достаточно глубоким повреждениям фотосинтетического аппарата и к значительным нарушениям процессов роста и развития растений, вплоть до полного повреждения репродуктивных органов у пшеницы. Но комбинируя интенсивность света и температуру воздуха, можно подобрать допустимый временной период пребывания растений в неблагоприятных условиях без значительных нарушений метаболических процессов [9, 10]. Воздействие в течение 20 ч температурой воздуха $45\text{ }^{\circ}\text{C}$ на ценозы растений чужа не приводило к необратимым повреждениям фотосинтетического аппарата растений (ФАР). Более высокая интенсивность ФАР ($1150\text{ }\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$) существенно снижала повреждающее действие стресс-фактора [10, 11]. Но вопрос, как долго могут ценозы чужа переживать повышенные температуры воздуха и каким образом можно увеличить их термоустойчивость, пока остается открытым.

Цель исследования. Оценка некоторых возможностей увеличения устойчивости растений чужа к повышенным температурам воздуха (применительно к биолого-техническим системам жизнеобеспечения).

Объект и методы исследования. В качестве объекта исследования были взяты ценозы растений чужа (*Cyperus esculentus* L.) в возрасте 28-30 суток. Растения были выращены в условиях светокультуры методом гидропоники на керамзите. Интенсивность ФАР во время выращивания составила $690\text{ }\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ (150 Вт/м^2), температура воздуха $24-25\text{ }^{\circ}\text{C}$, концентрация CO_2 – $0,036\text{ }\%$. Интенсивность ФАР $690\text{ }\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ соответствует потребностям в освещении большинства

растений, используемых в биолого-технических системах жизнеобеспечения [11]. Для освещения использовали лампы ДМ-3000. Плотность посева растений чужа составляла 190 растений/м^2 , 12 растений были включены в один опыт. В качестве минерального раствора для питания растений использовали раствор Кнопа. Полив ценозов растений осуществлялся автоматически через 6 ч. Микроэлементы и цитрат железа были добавлены в соответствии с рекомендациями, приведенными в работе Gitelson et al. [1].

Условия проведения теплового шока (ТШ). В первой серии экспериментов для оценки временных границ устойчивости ценозов растений чужа к воздействию повышенной температуры воздуха и определения возможности повышения термоустойчивости за счет периодического охлаждения корнеобитаемого субстрата были проведены эксперименты, длительность которых зависела от времени выживания растений при температуре воздуха $45\text{ }^{\circ}\text{C}$ при интенсивности ФАР $690\text{ }\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. В предварительных экспериментах было установлено, что длительность ТШ может быть не более 44 ч. Ценозы растений чужа, выращенные на растворе Кнопа, подвергали воздействию температуры воздуха $45\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение 44 ч при интенсивности ФАР $690\text{ }\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ (опыт 1) или $1150\text{ }\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ (250 Вт/м^2) (опыт 2). Периодическое охлаждение корнеобитаемой зоны происходило за счет полива каждые 3 ч методом подтопления питательным раствором с температурой $18\text{ }^{\circ}\text{C}$. Контрольным вариантом служили растения, которые во время ТШ при интенсивности ФАР $690\text{ }\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ поливали питательным раствором с температурой $18\text{ }^{\circ}\text{C}$ через каждые 6 ч. Температуру корнеобитаемого субстрата измеряли с помощью электронного термометра марки ЕТР104/104А

Во второй серии экспериментов было исследовано влияние ступенчатого теплового закалывания на устойчивость растений чужа к 20-часовому воздействию повышенной температуры воздуха. Растения чужа, выращенные до 30-суточного возраста, подвергали последовательному воздействию температурами воздуха $30, 35, 40\text{ }^{\circ}\text{C}$ (время действия каждой температуры составляло 1 час) с последующим ТШ. В качестве контроля были взяты растения, под-

вергнутые тепловому стрессу без предварительного закаливания. Полив растений проводили раствором Кнопа через 3 ч. Воздействие температурой воздуха 45 °С в течение 20 ч проводили при интенсивности ФАР 690 или 1150 $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$.

В период репарации интенсивность ФАР в вариантах, в которых она в период ТШ составляла 1150 $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$, возвращали к уровню, при котором выращивали растения (то есть репарация проходила при 690 $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$).

Все эксперименты были проведены не менее чем в двух повторностях.

Методы оценки состояния растений. Термоустойчивость растений оценивали по параметрам внешнего CO_2 -газообмена. Интенсивность поглощения или выделения CO_2 оценивали по скорости изменения концентрации CO_2 в замкнутом объеме с помощью газоанализатора (LI-820, USA). Показатели видимого газообмена регистрировали в диапазоне изменения концентрации CO_2 от 0,043 до 0,035 %. Видимый фотосинтез ($P_{\text{вид.}}$) оценивали по скорости изменения концентрации CO_2 на свету, а дыхание на свету (R) – по интенсивности дыхания в первые 30 минут после выключения света [12]. Фактический фотосинтез ($P_{\text{факт.}}$) рассчитывали как сумму $P_{\text{вид.}}$ и R (интенсивность дыхания), а эффективность поглощения CO_2 по отношению $P_{\text{вид.}}/P_{\text{факт.}}$ [13].

Результаты и их обсуждение. *Влияние температуры корнеобитаемого субстрата на устойчивость растений чужды к длительному воздействию повышенной температуры воздуха.* Температура корнеобитаемого субстрата во время ТШ повышалась до 39 °С, во время полива снижалась на 10 °С, а затем, примерно за 1 ч, поднималась снова до того же уровня и держалась таковой до следующего полива. Воздействие повреждающей температуры воздуха 45 °С \pm 1° в течение 44 ч при ФАР 690 $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ и поливе растений через 6 ч (контроль) приводило к необратимым повреждениям фотосинтетического аппарата (ФСА), в результате чего происходило отмирание листьев. Однако через несколько суток после окончания ТШ от точки роста начинали отрастать новые листья, поскольку корне-

вая система растений и точка роста оставались жизнеспособными. Из-за полной гибели надземной части контрольных растений изменение интенсивности газообмена в период репарации было невозможным.

Как показано на рисунке 1, увеличение частоты полива во время воздействия повышенной температуры существенно повышало термоустойчивость растений. Интенсивность дыхания у растений, которые поливали с интервалом в 6 ч, на всем протяжении ТШ преобладала над фотосинтезом, в результате чего наблюдалось видимое выделение CO_2 . У растений опыта 1 в первый час ТШ интенсивность дыхания также преобладала над фотосинтезом, и видимое выделение CO_2 составляло 128 % по модулю от $P_{\text{вид.}}$ до ТШ. Однако через 4 часа фотосинтез стал преобладать над дыханием, и к концу ТШ интенсивность $P_{\text{вид.}}$ составила 80 % от исходного значения.

Увеличение частоты полива при интенсивности ФАР 1150 $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ во время ТШ способствовало не только повышению устойчивости растений к действию стресс-фактора, но и привело к значительной активации метаболических процессов. Так, вначале воздействия у растений опыта 2 $P_{\text{вид.}}$ упал до 40 %, затем повысился и далее держался на уровне в 2–3 раза выше исходного значения.

Интенсивность дыхания (R) через 44 ч ТШ увеличилась в обоих опытах (однако в опыте 1 изменения были недостоверны, а в опыте 2 – в 2 раза выше исходного значения), что согласуется с данными литературы: повышение температуры вызывает усиление интенсивности всей цепи реакций дыхания без его качественных изменений [14].

В результате у растений чужды в опыте 1 $P_{\text{факт.}}$ через 44 ч ТШ достоверно не отличался от исходного значения, а эффективность использования поглощенной CO_2 снизилась в 1,3 раза. У растений опыта 2 через 44 ч ТШ $P_{\text{факт.}}$ увеличился в 2,2 раза, а эффективность использования поглощенного CO_2 достоверно не отличалась от исходного значения.

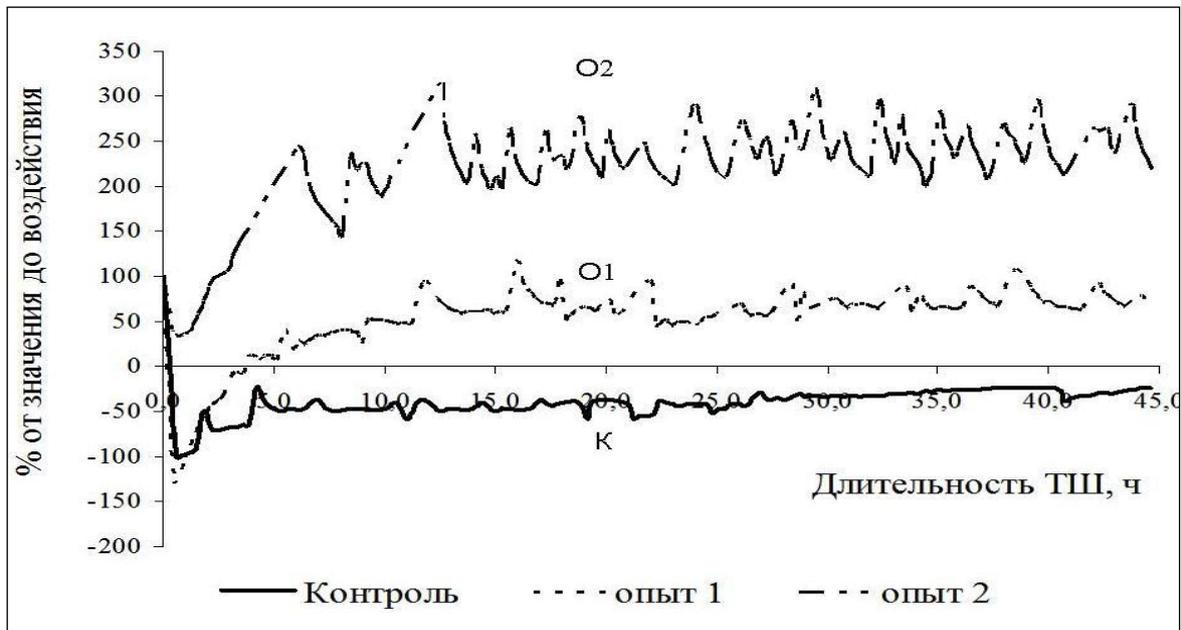


Рис. 1. Видимый газообмен растений чуфы (*Cyperus esculentus* L.) во время воздействия температуры 45 °С в течение 44 часов (% от значения до воздействия): К – контроль – полив через каждые 6 ч при интенсивности ФАР 690 $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$; О1 – опыт 1 – полив через каждые 3 ч при интенсивности ФАР 690 $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$; О2 – опыт 2 – полив через каждые 3 ч при интенсивности ФАР 1150 $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$

Интенсивность $R_{\text{вид}}$ в период репарации у растений опыта 1 не отличалась достоверно от исходного значения. У растений опыта 2 в период репарации интенсивность $R_{\text{вид}}$ оставалась выше исходного значения через 1,5 ч в 1,7 раза, через 24 ч не отличалась от исходного значения (табл.). Интенсивность R в опыте 1 через 1,5 ч репарации снизилась в 2,2 раза, что, видимо, связано или с истощением пула свободных ассимилятов во время ТШ, или с некоторыми повреждениями ферментов, ответственных за дыхание. Через 24 ч репарации интенсивность R не отличалась достоверно от значения до стресса. В опыте 2 через 1,5 и 24 ч репарации интенсивность R достоверно не отличалась от исходного значения (табл.). В результате у растений чуфы в опыте 1 $R_{\text{факт}}$ через 1,5 ч репарации стал в 1,5 раза меньше, а через 24 ч достоверно не отличался от значения до воздействия. У растений опыта 2 $R_{\text{факт}}$ в период репарации оставался несколько выше исходного значения (табл.). Эффективность использования поглощенной CO_2 в опытах 1 и 2 через 1,5 ч репарации увеличилась в 1,5 и 1,4 раза соответственно, но в первом случае – за счет снижения интенсивности R , а во втором – за счет увеличения $R_{\text{вид}}$ и незначительного снижения интенсив-

ности R . Через 24 ч репарации все показатели CO_2 газообмена опытных вариантов достоверно не отличались от значений до ТШ (табл.).

Таким образом, периодическое охлаждение корнеобитаемого субстрата, улучшая функциональное состояние корневой системы, существенно повышает устойчивость ценозов чуфы к действию повреждающей температуры воздуха. При этом на фоне повышенной интенсивности света в течение 44 ТШ наблюдалась значительная пропорциональная активация процессов фотосинтеза и дыхания.

Определение влияния ступенчатого теплового закаливания на термоустойчивость растений чуфы (*Cyperus esculentus* L.). Проведение ступенчатого 3-часового закаливания растений приводило к увеличению устойчивости растений чуфы к воздействию повреждающей температуры воздуха. Так, при интенсивности ФАР 690 $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ у растений, прошедших закаливание, $R_{\text{вид}}$ в первый час ТШ составлял около 30 % от исходного значения, а в варианте без закаливания наблюдалось выделение CO_2 , по модулю на 30 % превышающее исходное значение. Различия в поведении видимого газообмена можно видеть на протяжении всего ТШ (рис. 2).

Влияние 44 ч ТШ на показатели внешнего CO₂-газообмена ценозов чуфы, выращенных на растворе Кнопа (ммоль CO₂/ч на г сухой массы), при поливе растений через 3 ч

Стадия эксперимента	R _{вид.}	R	R _{факт.}	R _{вид./R_{факт.}}
Опыт 1 (690 μмоль·м ⁻² ·с ⁻¹)				
До ТШ	0,12 ± 0,01 ^a	0,11 ± 0,01 ^a	0,23 ± 0,02 ^a	0,52 ± 0,06 ^a
44 ч ТШ	0,09 ± 0,01 ^a	0,12 ± 0,01 ^a	0,21 ± 0,02 ^a	0,40 ± 0,05 ^b
1,5 ч репарации	0,10 ± 0,01 ^a	0,05 ± 0,01 ^b	0,15 ± 0,02 ^b	0,70 ± 0,08 ^c
24 ч репарации	0,13 ± 0,01 ^a	0,09 ± 0,01 ^a	0,22 ± 0,01 ^a	0,60 ± 0,05 ^{ac}
Опыт 2 (1150 μмоль·м ⁻² ·с ⁻¹)				
До ТШ	0,14 ± 0,01 ^a	0,14 ± 0,01 ^a	0,28 ± 0,02 ^a	0,50 ± 0,05 ^a
44 ч ТШ	0,34 ± 0,02 ^b	0,29 ± 0,02 ^b	0,63 ± 0,04 ^b	0,50 ± 0,05 ^a
1,5 ч репарации	0,24 ± 0,01 ^c	0,11 ± 0,01 ^a	0,34 ± 0,02 ^c	0,70 ± 0,05 ^b
24 ч репарации	0,17 ± 0,01 ^a	0,16 ± 0,01 ^a	0,32 ± 0,02 ^{ac}	0,50 ± 0,05 ^a

Примечание. Сравнения одного и того же показателя в пределах каждого опыта с разными надстрочными буквами имеют достоверные отличия (критерий Стьюдента, $P < 0,05$).

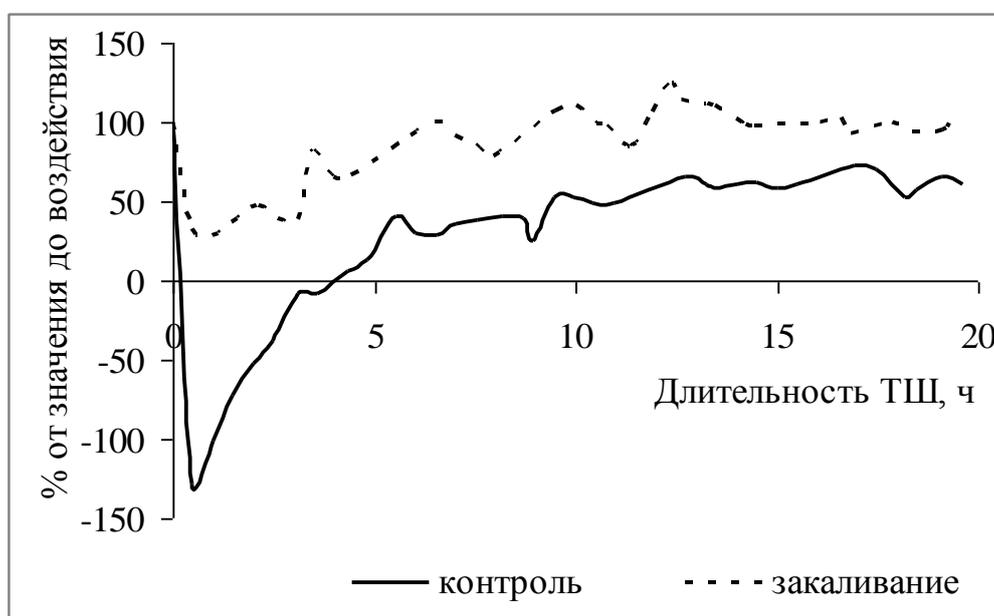


Рис. 2. Видимый CO₂-газообмен растений чуфы (*Cyperus esculentus* L.) во время воздействия температуры 45±1 °C в течение 20 ч (% от значения до воздействия) при интенсивности света 690 μмоль·м⁻²·с⁻¹; контроль — растения, подвергали действию повышенной температуры воздуха; закаливание — растения подвергали действию повышенной температуры воздуха после предварительного последовательного воздействия температурами воздуха 30, 35, 40 °C (время действия каждой температуры составляло 1 ч)

Повышение интенсивности ФАР во время ТШ у растений после закаливания уменьшило величину падения интенсивности видимого газообмена в начале ТШ. Однако через 5 ч после начала воздействия повышенной температуры

воздуха значения R_{вид.} у растений без закаливания достоверно не отличались от соответствующих значений незакаленных растений, вплоть до окончания воздействия стресс-фактора (рис. 3).

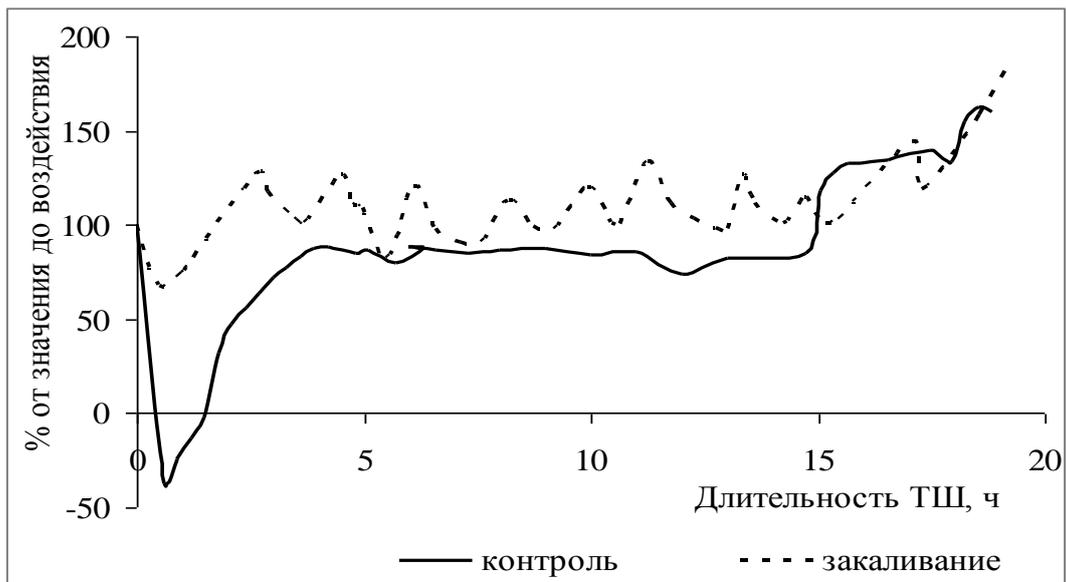


Рис. 3. Видимый CO_2 -газообмен растений чуфы (*Cyperus esculentus* L.) во время воздействия температуры 45 ± 1 °C в течение 20 ч (% от значения до воздействия) при интенсивности ФАР $1150 \mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ (обозначения см. на рис. 2)

Таким образом, эффект закаливания более ярко на всем протяжении воздействия проявлялся при интенсивности ФАР $690 \mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, а при более высокой интенсивности ФАР эффект закаливания проявился лишь в первые часы ТШ.

Выводы

1. Увеличение частоты охлаждения корнеобитаемого субстрата с помощью полива увеличивает устойчивость растений чуфы к действию супероптимальной температуры воздуха.
2. Предварительное тепловое закаливание способствует увеличению устойчивости растений чуфы к воздействию повышенной температуры воздуха.
3. Растения, подвергаемые воздействию повышенной температуры при интенсивности ФАР $690 \mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, более отзывчивы к проведению закаливания перед ТШ, чем растения, подвергаемые воздействию повышенной температуры воздуха при $1150 \mu\text{моль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ФАР.

Литература

1. Gitelson I.I., Lisovsky G.M., MacElroy R.D. Manmade Closed Ecological Systems. London – NY: Taylor&Franscis, 2003. – P.403.
2. Fu Yu., Li L., Xie B. [et al.]. How to Establish a Bioregenerative Life-Support System for Long-Term Crewed Missions to the Moon or Mars // Astrobiology. – 2016. – V.16. – № 12. – P. 925–936.
3. Halvorson W.L., Guertin P. Factsheet for: *Cyperus esculentus* L. // USGS Weeds in the West Project: Status of Introduced Plants in Southern Arizona Parks / ed. P. Guertin; US Geological Survey Southwest Biological Science Center, Sonoran Desert Field Station, University of Arizona. – Tucson, AZ, 2003. – P. 5–28.
4. Дроздов С.Н., Курец В.К., Титов А.Ф. Терморезистентность активно вегетирующих растений. – Л.: Наука, 1984. – 168 с.
5. Кузнецов В.В., Старостенко Н.В. Синтез белков теплового шока и их вклад в выживание интактных растений огурца при гипертермии // Физиология растений. – 1994. – Т 41. – № 3. – С. 374–380.
6. Данилова М.Н., Кудрякова Н.В., Дорошенко А.С. [и др.]. Молекулярные и физиологические ответы растений *Arabidopsis thaliana*, дефектных по генам рецепции и метаболизма АБК и цитокининов, на тепловой шок // Физиология растений. – 2016. – Т. 63. – № 3. – С. 327–338.
7. Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. [и др.]. Влияние модификации NO-статуса, закаливающего прогрева и пероксида во-

- дорода на активность антиоксидантных ферментов в проростках пшеницы // Физиология растений. – 2015. – Т 62. – № 3. – С. 317–323.
8. Полесская О.Г. Растительная клетка и активные формы кислорода: учеб. пособие / под ред. И.П. Ермакова. – М., 2007. – 140 с.
 9. Tikhomirov A.A., Ushakova S.A. Manipulating light and temperature to minimize environmental stress in the plant component of bioregenerative life support systems // Adv. Space Res. – 2001. – V. 27. – № 9. – P. 1535–1539.
 10. Shklavtsova E.S., Ushakova S.A., Shikhov V.N. [et al.]. Tolerance of chufa (*Cyperus esculentus*) plants, representing the higher plant compartment in bioregenerative life support systems, to super optimal air temperatures // Adv. Space Res. – 2013. – Vol. 51. – P. 124–132.
 11. Светокультура растений: биофизические и биотехнологические основы: учеб. пособие / А.А. Тихомиров, В.П. Шарупич, Г.М. Лисовский. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2000. – С. 15–22.
 12. Быков О.Д. К анализу кинетики газообмена растений на свету (теория вопроса) // Физиология растений. – 1962. – Т. 9. – С. 325–333.
 13. Семихатова О.А., Чиркова Т.В. Физиология дыхания растений: учеб. пособие. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2001. – 224 с.
 - University of Arizona. – Tucson, AZ, 2003. – P. 5–28.
 4. Drozdov S.N., Kurec V.K., Titov A.F. Termorezistentnost' aktivno vegetirujushhih rastenij. – L.: Nauka, 1984. – 168 s.
 5. Kuznecov V.V., Starostenko N.V. Sintez belkov teplovogo shoka i ih vklad v vyzhivanie intaktnyh rastenij ogurca pri gipertermii // Fiziologija rastenij. – 1994. – Т 41. – № 3. – С. 374–380.
 6. Danilova M.N., Kudrjakova N.V., Doroshenko A.S. [i dr.]. Molekuljarnye i fiziologicheskie otvety rastenij Arabidopsis thaliana, defektnyh po genam recepcii i metabolizma ABK i citokininov, na teplovoj shok // Fiziologija rastenij. – 2016. – Т. 63. – № 3. – С. 327–338.
 7. Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. [i dr.]. Vlijanie modifikacii NO-statusa, zakalivajushhego progrevu i peroksida vodoroda na aktivnost' antioksidantnyh fermentov v prorostkah pshenicy // Fiziologija rastenij. – 2015. – Т 62. – № 3. – С. 317–323.
 8. Poleskaja O.G. Rastitel'naja kletka i aktivnye formy kisloroda: ucheb. posobie / pod red. I.P. Ermakova. – М., 2007. – 140 s.
 9. Tikhomirov A.A., Ushakova S.A. Manipulating light and temperature to minimize environmental stress in the plant component of bioregenerative life support systems // Adv. Space Res. – 2001. – V. 27. – № 9. – P. 1535–1539.
 10. Shklavtsova E.S., Ushakova S.A., Shikhov V.N. [et al.]. Tolerance of chufa (*Cyperus esculentus*) plants, representing the higher plant compartment in bioregenerative life support systems, to super optimal air temperatures // Adv. Space Res. – 2013. – Vol. 51. – P. 124–132.
 11. Svetokul'tura rastenij: biofizicheskie i biotekhnologicheskie osnovy: ucheb. posobie / A.A. Tikhomirov, V.P. Sharupich, G.M. Lisovskij. – Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2000. – С. 15–22.
 12. Bykov O.D. K analizu kinetiki gazoobmena rastenij na svetu (teorija voprosa) // Fiziologija rastenij. – 1962. – Т. 9. – С. 325–333.
 13. Semihatova O.A., Chirkova T.V. Fiziologija dyhanija rastenij: ucheb. posobie. – SPb.: Izd-vo S.-Peterb.un-ta, 2001. – 224 s.

Literatura

1. Gitelson I.I., Lisovsky G.M., MacElroy R.D. Manmade Closed Ecological Systems. London – NY: Taylor&Francis, 2003. – P.403.
2. Fu Yu., Li L., Xie B. [et al.]. How to Establish a Bioregenerative Life-Support System for Long-Term Crewed Missions to the Moon or Mars // Astrobiology. – 2016. – V.16. – № 12. – P. 925–936.
3. Halvorson W.L., Guertin P. Factsheet for: *Cyperus esculentus* L. // USGS Weeds in the West Project: Status of Introduced Plants in Southern Arizona Parks / ed. P. Guertin; US Geological Survey Southwest Biological Science Center, Sonoran Desert Field Station,