

УДК 581.18.01.02:633.5

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИНИЙ И ГИБРИДОВ КУКУРУЗЫ С РАЗЛИЧНОЙ ХОЛОДОСТОЙКОСТЬЮ

С. Н. МАСЛОБРОД, Е. Ф. ПИРОЖОК, В. Н. ЛЫСИКОВ

(Кафедра физиологии растений, Ин-т экологической генетики МолдССР)

На примере нескольких линий и гибридов кукурузы, контрастных по холодостойкости, дана детальная электрофизиологическая характеристика этого признака по амплитуде электрической реакции проростков на температурные воздействия и включение и выключение света. Выявлены оптимальные для тестирования температурный режим (перепад 5°C и выше со скоростью 1°/мин) и возраст объектов (15-дневные проростки). У холодостойких линий меньше амплитуда реакции и выше способность сохранять амплитуду при повторных воздействиях. Амплитуда реакции у отчлененных листьев выше, чем у неотчлененных, и у старого листа выше, чем у молодого. Объекты, взятые из разных экологических зон (Молдавия и Украина), электрофизиологически не различаются. Температурная закалка, увеличивая холодостойкость, одновременно снижает амплитуду реакции проростка на температурные и световые воздействия. Характер различий между проростками линий, контрастных по холодостойкости, по показателям, полученным с помощью датчиков биопотенциалов температуры листа и разности температур лист — воздух, примерно одинаков, но более четко выражен для биопотенциалов.

Признак холодостойкости растений генетически и экологически проявляется, как правило, на ранних фазах развития растений — у прорастающих семян и проростков. Это облегчает задачу разработки метода быстрой оценки признака, так как получаемые в лабораторных экспериментах с семенами и проростками данные можно отнести к характеристикам процессов, так или иначе связанных с исследуемым признаком. По нашим [7] и литературным данным [2, 10], идентифицировать генотипы сельскохозяйственных растений контрастных по холодостойкости, можно путем регистрации поверхностных биоэлектрических потенциалов (БЭП), точнее — путем регистрации электрической реакции растений на стрессовые температурные воздействия. Природа этого признака (как и других признаков устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды) полигенна и одновременно различна в разные фазы онтогенеза [3, 11]. Следует отметить также, что в результате эволюции и селекции некоторые из признаков устойчивости стали сопряженными [3]. Ввиду указанной сложности вопроса целесообразно его исследование проводить по этапам, ограничившись вначале каким-то одним возрастным периодом растения и определенным наиболее оптимальным техническим приемом регистрации отклика объекта на стресс. Приводимые в настоящей работе результаты электрофизиологического изучения линий и гибридов кукурузы с различной холодостойкостью, как и в прежних работах [6], получены на основе использования макроэлектродного отведения БЭП от листьев растений и являются экспериментальной предпосылкой для создания электрофизиологического экспресс-метода оценки холодостойкости генотипов кукурузы.

Мы отдаем себе отчет, что для более успешного решения поставленной задачи необходим комплексный одновременный учет различных, желательных динамических, параметров растений, отражающих не только электрофизиологическую компоненту процессов в организме, но и ростовую, гормональную, водно-ионную, структурно-морфологическую и т. д. Однако на первом этапе исследования электрофизиологический подход вполне оправдан, так как БЭП интегрально отражает жизнеспособность растительного организма [6].

Методика

Опыты проводили с холодостойкими линиями кукурузы F₂, F₇, C₇, нехолодостойкими — сложными гибридами, полученными из ВНИИ кукурузы (г. Днепропетровск), а также с холодостойкими линиями F₂, F₇, Р 346, Р 502, ВИР 44 и их простыми и же с холодостойкими линиями F₂, F₇,

МК 167, Со 125, нехолодостойкими (засухоустойчивыми) линиями ВИР 44, W 153R, А 632, МК 169 и их гибридами, полученными из МолдНИИ кукурузы и сорго¹.

Семена высаживали в вегетационные сосуды с почвой (обыкновенный чернозем), помещали в климатические камеры ВКШ и КТЛК-1250 биотрона Института экологической генетики АН МолдССР, Дневная тем-

пература в камере 26 °С, ночная — 22 °С, влажность — 70 %, свет (20 клк) — 16 ч, темнота — 8 ч. 7—30-дневные проростки помещали в ванну с водопроводной водой и проводили измерение поверхностных БЭП с каждого второго листа; референтный электрод находился в ванне. Для регистрации БЭП использовали многоканальную установку либо автономную [6], либо встроенную в систему автоматизированного съема научной информации (АСНИ) с выводом на ЭВМ [1]. В специальных опытах дополнительно одновременно или параллельно измеряли температуру листьев (ТЛ), разность температур лист — воздух (РТ) и изменение водного потока (ВП) стебля [1, 7]. Средние значения показателей вычисляли не менее чем по 10 повторностям. В статье проанализированы восьмилетние данные.

¹ Мы благодарим за любезно предоставленные для наших опытов семена линий и гибридов кукурузы доктора сельскохозяйственных наук А. Н. Ивахненко (ВНИИ кукурузы), доктора сельскохозяйственных наук В. Е. Мику и кандидата сельскохозяйственных наук М. И. Боровского (МолдНИИ кукурузы и сорго).

Биологическое тестирование объектов

В прежних экспериментах [7] мы ориентировались прежде всего на значения холодостойкости генотипов, которые были установлены селекционерами в полевых условиях. Как правило, селекционеры проводят комплексный учет холодостойкости в течение всего онтогенеза и судят о ней по продуктивности растений в конце вегетации. В данных опытах мы давали собственную оценку холодостойкости на уровне проростков. Поэтому необходимо было определить этот признак прямым методом — путем выявления жизнеспособности проростков (выживаемости и ростовой активности) после низкотемпературного стресса.

Биологическому тестированию подвергали небольшой набор генотипов, которые были выбраны в качестве основных объектов исследования — контрастные по холодостойкости линии F₂, F₇, ВИР 44 и А 632. 15-дневные проростки выдерживали в климатической камере в течение 24 ч при 0 °С, затем возвращали к исходной температуре (24 °С) на 5 дней.

Сравнивая высоту проростков до воздействия («контроль»), спустя сутки после воздействия («стресс»), спустя 5 сут после воздействия («репарация») и в варианте без воздействия в течение всего опыта («общий контроль»), можно заключить: температурный стресс не сказался на росте проростков линии F₇, определил некоторое его торможение у проростков F₂ и практически подавил рост проростков ВИР 44 и А 632. В общем контроле скорость роста у всех генотипов была примерно одинакова (рис. 1). Таким образом, по данным биологического тестирования, линии F₇ и F₂ являются холодостойкими, линии ВИР 44 и

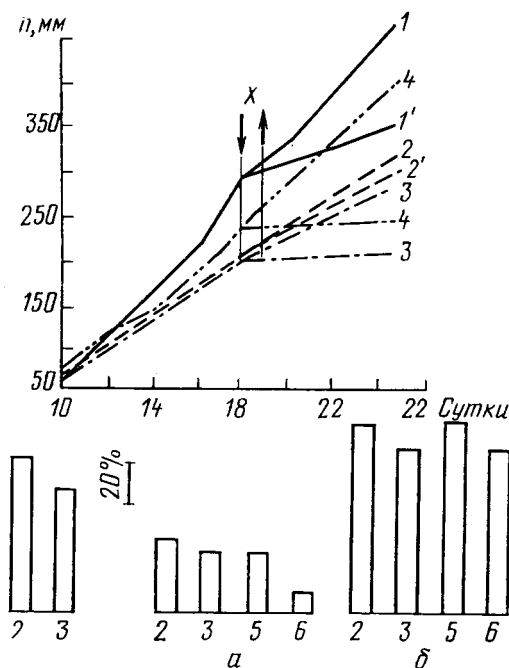


Рис. 1. Результаты биологического тестирования холодостойкости линий и гибридов кукурузы. Воздействие — холодовой стресс (0 °С в течение 24 ч).

Вверху — высота проростков линий F₂ (1 и 1' — соответственно контроль и опыт), F₇ (2 и 2'), ВИР 44 (3 и 3'), А 632 (4 и 4'); внизу слева — процент выживших растений; справа — процент проросших семян при 10 (а) и 14 °С (б); 5 — F₇×ВИР 44; 6 — ВИР 44×F₇.

А 632 — нехолодостойкими. По другому критерию — проценту выживших растений — линия F₇ также была более холодостойкой, чем ВИР 44.

Мы провели дополнительную биологическую проверку холодостойкости уже на прорастающих семенах по методике учета процента семян, проросших при 10 и 14 °С [8]. Этот прием дает возможность оценить только контрастные варианты. И в данном опыте линия F₇ оказалась более холодостойкой, чем ВИР 44, а гибрид между этими линиями был более холодостойким в случае использования линии F₇ в качестве материнской формы (рис. 1). Следовательно, выбранные нами объекты действительно являются контрастными по холодостойкости.

Термоиндуцированная электрическая реакция проростков

Выбор режима температурного воздействия. При сравнительном изучении объектов их подвергают обычно физиологической нагрузке с тем, чтобы получить более четкие различия. Нагрузка или внешнее воздействие (в том числе и температурное) эффективны в том случае, если обеспечивается достаточно высокая скорость нарастания фактора наряду с увеличением его амплитуды. Для термоиндуцированной электрической реакции (ТЭР) это исследовано С. А. Стадником [9]. По амплитуде ТЭР при резком изменении температуры корней проростков пшеницы можно оценивать сорта пшеницы по морозостойкости [2]. В то же время известно, что для некоторых культур (например, огурца) можно использовать постепенное снижение температуры корней проростков, при котором по достижении некоторого температурного порога происходит «срыв» БЭП, наблюдаемый у холодостойкой формы позднее, чем у нехолодостойкой [10].

Мы проверили обе возможности на проростках линий и гибридов кукурузы. В опыте использовали листья, отделенные от проростка. Листья основанием помещали в ванну с водопроводной водой при 18 °С. Затем теплую воду быстро заменяли водой с температурой 0 °С (в потоке). Оказалось, что при таком температурном воздействии у холодостойких форм (F₂, F₇, МК 167) амплитуда (А) электрической реакции меньше, чем у нехолодостойких (ВИР 44, А 632, W 153R) (аналогичные данные получены на пшенице [2]). При повышении температуры получается обратная электрическая картина (рис. 2). Нельзя ли будет, кроме того, использовать этот прием для идентификации засухоустойчивых (жаростойких) форм?

Другой опыт на отдельных листьях линий и гибридов кукурузы был проведен в холодной комнате, где обеспечивалось постепенное снижение и повышение температуры воздуха со скоростью 4°/ч. Анализ устойчивых значений БЭП (метаболических, а не потенциалов возбуждения) показал, что они не различались до и после воздействия у всех генотипов (табл. 1). В варианте «восстановление» (возвращение к исходной температуре) наблюдаемые различия у некоторых форм находятся вне связи с их холодостойкостью; скорее всего, здесь сказывается эндогенная ритмика БЭП.

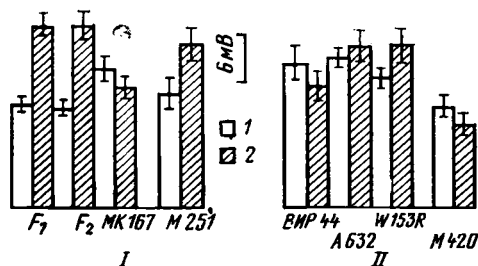


Рис. 2. Амплитуды электрической реакции отчлененных листьев 15-дневных проростков кукурузы с различной холодостойкостью (I) и засухоустойчивостью (II) при температурном перепаде у основания листа 18—0° (1) и 0—18° (2).

Метаболические потенциалы (мВ) отделенных листьев 15-дневных проростков линий и гибридов кукурузы при температуре воздуха 20 °С (I), спустя 3 ч после снижения температуры до 8 °С (II), спустя 5 ч после возвращения к исходной температуре (III)

Генотип	Количество повторностей	Длина листа, мм	БЭП, мВ		
			I	II	III
F ₇ (холодостойкий)	12	190±9,6	-18,9±2,9	-16,3±1,8	-20±2,5
МК 167 (холодостойкий)	35	233±7,8	-10,4±1,1	-14,1±1,5	-10±1,6
А 632 (нехолодостойкий)	12	277±9,8	-14,4±2,5	-11,3±1,1	-4,1±1
W 153R (нехолодостойкий, засухоустойчивый)	12	196±8,2	-2,2±4,5	-10,1±2,2	-12±4,0
МК 159 (среднехолодостойкий, средnezасухоустойчивый)	12	223±11,7	-4,3±2,0	-4,2±2,9	-3,7±2,8
ВИР 44 (среднехолодоустойчивый, засухоустойчивый)	12	184±10,2	-9,9±2,3	-10,9±3,8	-20,6±5,0
F ₇ ×F ₂ (холодостойкий)	46	266±7,0	-6,5±2,5	-11,8±1,0	-14±2,0
ВИР 44×МК 159 (среднехолодостойкий, засухоустойчивый)	36	271±7,9	-10,1±1,6	-10,1±1,5	-10,8±2
W 153 R×МК 159 (среднехолодостойкий, засухоустойчивый)	24	275±5,3	-12,7		

Прием постепенного нарастания температуры окружающей среды для диагностики холодостойкости кукурузы оказался неэффективным (что подтверждено и на неотделенных листьях). Все генотипы характеризуются определенными значениями БЭП, которые не коррелируют с размерами листьев. У нехолодостойких линий значения БЭП в контроле чаще ниже, чем у холодостойких (у первых более низкая энергетика).

В последующем эксперименты проводились в климатических камерах, где температура воздуха изменялась со скоростью 1°/мин. Следует упомянуть, что в одном из опытов нами совместно с С. А. Стадником была использована его методика раздражения растений термомпульсами; результаты оказались качественно одинаковыми с полученными в климокамерах [4]. Параметр скорости изменения температуры в камере нельзя регулировать, поэтому варьировали температурный фактор только по величине перепада, начиная с 3 °С. Временной промежуток между повторяющимися воздействиями — 2 ч. Перепад в 3° не позволил выявить различия между контрастными по холодостойкости растениями, а в 5° — уже начал эти различия выявлять: у проростков F₇ А реакции была меньше, чем у проростков ВИР 44 (рис. 3). При увеличении температурной ступеньки различия становились еще более четкими (см. ниже). Полученные нами результаты не противоречат данным литературы [2, 9]. При дальнейшей работе был найден дополнительный критерий холодостойкости — степень устойчивости А реакции при повторяющихся однотипных термовоздействиях, о чем подробно будет сказано ниже.

Влияние возраста растения. Нами проводились специальные эксперименты с целью определения оптимального для данных исследований возраста проростков. Для этого были взяты проростки от 7- до 30-дневного возраста. Фактор воздействия — температурный пере-

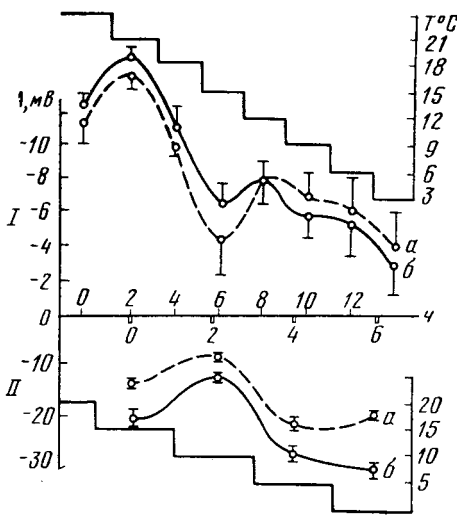


Рис. 3. Амплитуды электрической реакции листьев 15-дневных проростков линий кукурузы F_7 (а) и ВИР 44 (б) при температурном перепаде на 3 (I) и 5°C (II) в темноте.

листьях гибридов, поскольку гомеостаз гибридов выше, чем у линий. У неотделенных листьев линий и гибридов снижения A реакции не было. Интересно, что на способность «удержания» A реакции при повторных воздействиях влияет и возраст объекта: у листьев взрослых растений эта способность выше, чем у молодых (рис. 5). Вместе с тем характер электрофизиологических различий между контрастными по холодостойкости линиями у отделенных и неотделенных листьев сохранился.

Свет и темнота как фоновые факторы терморезакции. На свету A термоиндуцированной электрической реакции (ТЭР) листьев линий и гибридов кукурузы существенно выше, чем в темноте (рис. 6). Следовательно, в эту реакцию вносит положительный вклад процесс фотосинтеза, точнее — активированная светом H^+ -помпа [12]. Характер электрофизиологических различий между линиями F_7 и ВИР 44 на свету и в темноте одинаков, но на свету падение A реакции при повторных воздействиях наступает раньше, чем в темноте.

Повторяющиеся воздействия. Этот прием уже был описан выше. Поскольку его можно было бы апробировать для идентификации

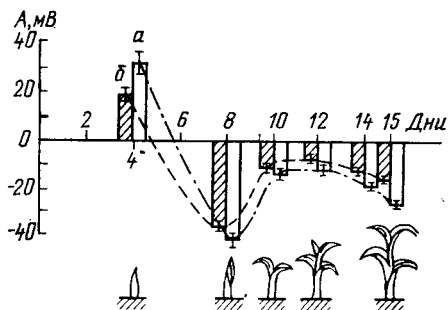


Рис. 4. Амплитуды электрической реакции первых листьев проростков линий кукурузы ВИР 44 (а) и F_7 (б) разного возраста при снижении температуры от 20 до 0°C в темноте.

пад в 20°C на свету (климокамера КТЛК-1250). Наиболее четкие различия получены на 15-дневных проростках. При этом холодостойкая линия F_7 вновь была электрически менее активна, чем нехолодостойкая (ВИР 44, рис. 4). В дальнейшем во всех экспериментах использовались проростки этого возраста, как и в наших ранних опытах [6].

Влияние целостности объекта исследования. Амплитуда реакции отделенных от растения листьев изучаемых линий кукурузы выше, чем у неотделенных (рис. 5), по-видимому, из-за отсутствия стабилизирующего влияния биоэлектрического поля целого организма. Повторное однотипное воздействие существенно ослабляет A реакции отделенных листьев линий и не сказывается на

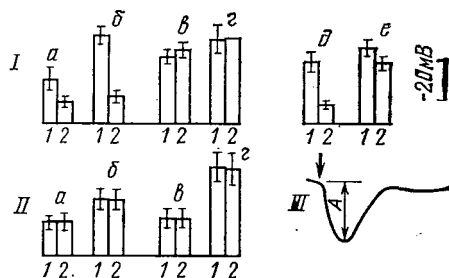
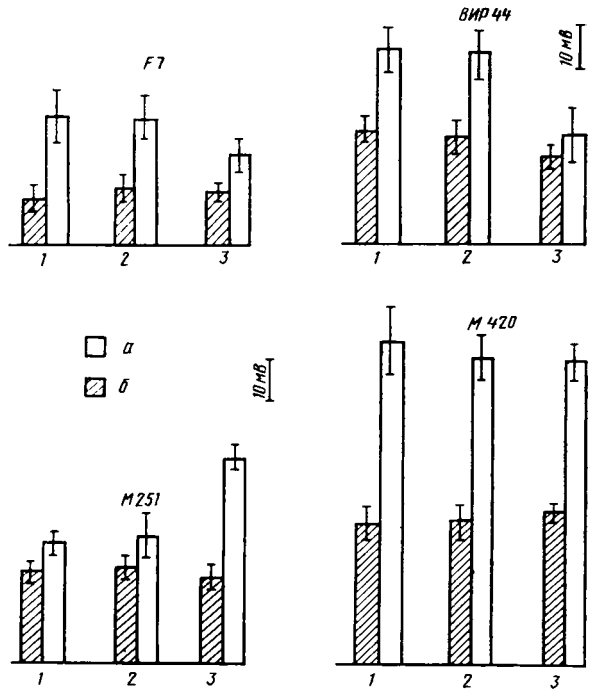


Рис. 5. Амплитуды электрической реакции листьев кукурузы на снижение температуры от 20 до 0°C в темноте.

I — отчлененные листья; II — неотчлененные листья; III — форма реакции; 1, 2 — номера воздействий; а — F_7 ; б — ВИР 44; в — гибрид М 251; г — гибрид М 420; д, е — F_7 соответственно 15- и 90-дневные растения.

Рис. 6. Амплитуды электрической реакции листьев 15-дневных проростков кукурузы при периодическом снижении температуры от 20 до 0°C на свету (а) и в темноте (б).
1—3 — номер воздействий.



термоустойчивых генотипов, мы провели специальный опыт, в котором увеличили количество воздействий, взяв проростки разного возраста. Повторные воздействия низкой температурой привели к снижению А реакции у линий, причем «обрыв» А наступал раньше у нехолодостойкой линии ВПР 44 (на 3 воздействия), чем у F₇ (на 5 воздействий), что особенно отчетливо проявилось у 15-дневных проростков. У гибридов снижения А реакции практически не наблюдалось (рис. 7). Гибриды гетерогенны, их адаптивные возможности выше, чем у гомогенных линий [3].

Влияние экологии выращивания объектов. Устойчивость генотипов к неблагоприятным факторам среды включает в себя как генетическую (генотипическую), так и модификационную (экологическую) компоненты [3]. Поэтому представляло интерес изучить электрофизиологическое поведение линии F₇, полученной из разных экологических зон страны — Украины и Молдавии. Оценивая А реакции на повторные термо-воздействия, сопряженные с выключением света (тогда А реакции наибольшая, табл. 2), можно заключить, что оба объекта не отличаются друг от друга, т. е. их генетическая компонента адаптивного потенциала (холодостойкости) является доминирующей. То же отмечено и для линии F₂ и гибрида F₇ × F₂ (см. ниже).

Сопоставление откликов линий и гибридов.

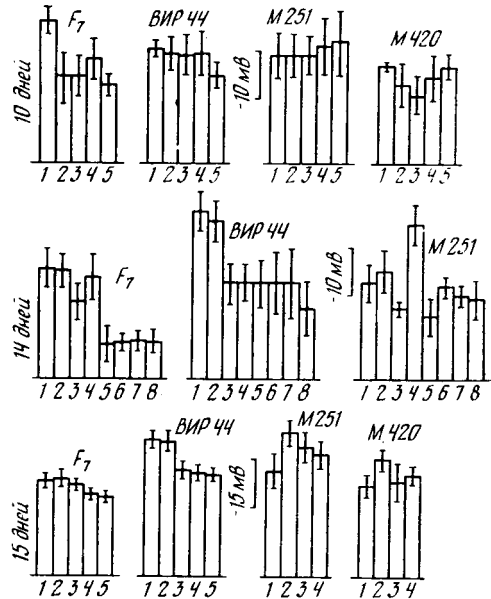


Рис. 7. Амплитуды электрической реакции листьев целых проростков линий и гибридов кукурузы разного возраста на повторные температурные воздействия (1—7).

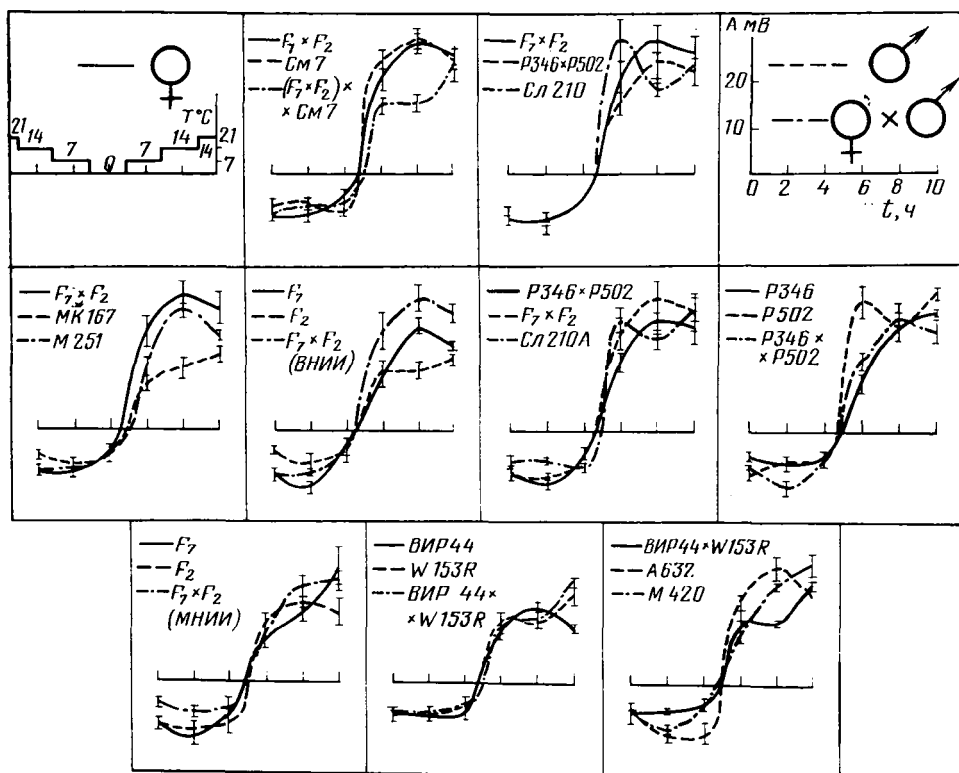


Рис. 8. Амплитуды электрической реакции листьев целых 15-дневных проростков линий и гибридов кукурузы при периодическом изменении температуры на 7°C в темноте.

При анализе результатов этого эксперимента (рис. 8) можно сделать следующие выводы: 1) простые и сложные гибриды занимают промежуточное положение по сравнению с родительскими формами (это согласуется с данными [5]); 2) рецiproчные гибриды (Славутич 210 и Славутич 210а) не отличаются друг от друга; 3) подтверждено отсутствие влияния экологических условий (линии F₇, F₂ и гибрид F₇×F₂); 4) холодостойкие гибриды не отличаются от нехолодостойких.

Фотоиндуцированная электрическая реакция (ФЭР)

Повторяющиеся световые воздействия на разных температурных фонах. Амплитуда ФЭР проростков линий и гибридов кукурузы на выключение света на фоне 20°C выше, чем на фоне 0°C, что объясняется отключением активной компоненты мембранного потенциала клетки при 0°C [12]. У гибридов снижение A реакции при

Таблица 2

A реакции (мВ) листьев 15-дневных проростков линий F₇ из разных зон возделывания при одновременном снижении температуры воздуха (от 10 до 0°C) и выключении света (10 клк)

Зона возделывания	Воздействие			
	1-е	2-е	3-е	4-е
Украина	35±2,5	34±1,2	29±2,4	26±3,0
Молдавия	38±2,8	36±2,9	30±2,8	28±2,3

Украина 35±2,5 34±1,2 29±2,4 26±3,0
Молдавия 38±2,8 36±2,9 30±2,8 28±2,3

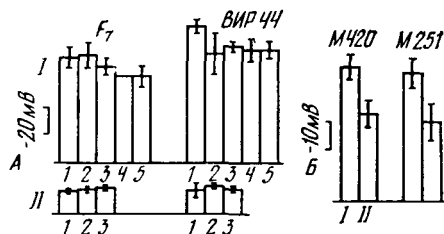
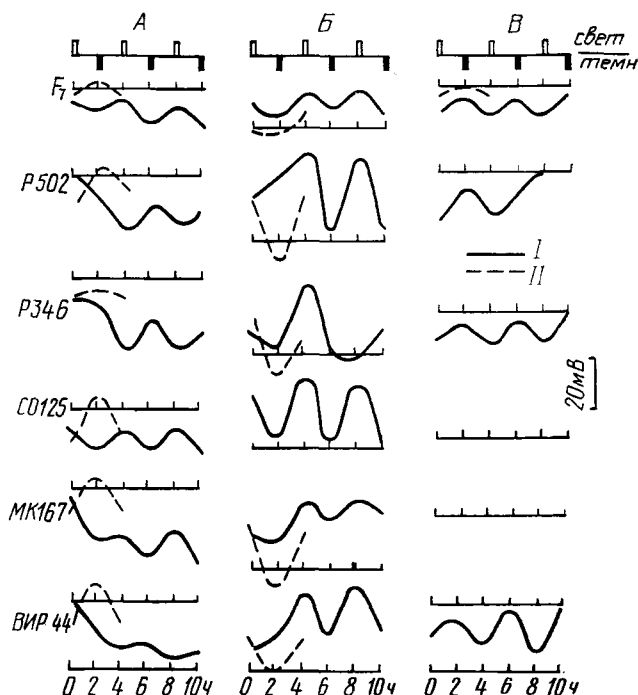


Рис. 9. Амплитуды электрической реакции листьев 15-дневных проростков линий (А) и гибридов (Б) кукурузы на включение света при 20 (I) и 0°C (II) при повторном воздействии (1-5).

Рис. 10. Электрическая реакция листьев 15-дневных проростков линий кукурузы на включение света (светлые столбики) и выключение света (темные столбики) при 20 (I) и 0°C (II), А, Б, В — фазы электрической реакции.



0°C выражено слабее, чем у линий. При 20°C А реакции у F₇ меньше, чем у ВИР 44. Это совпадает с результатами термоиндуцированного электрического тестирования. Повторные воздействия не приводят к падению А. Различия между линиями выравниваются при 0°C (рис. 9). По-видимому, информативным может оказаться дополнительный параметр — степень снижения А ФЭР при переходе от нормального температурного фона к низкому. Опыт был расширен за счет привлечения новых линий, учитывались А всех фаз ФЭР на включение (ТС-реакция) и выключение (СТ-реакция) света на фоне 20 и 0°C, световые воздействия повторялись (рис. 10). Была подтверждена более высокая электрофизиологическая отзывчивость линий ВИР 44 по сравнению с линией F₇ не только по А первой фазы ФЭР, но и по А последующих фаз на фоне 20 и 0°C. Остальные линии мы расположили между этими крайними формами по степени убывания А реакции. Мы полагаем, что в какой-то мере в таком же порядке убывает и холодостойкость линий при приближении к ВИР 44. Для уточнения необходимо провести биологическое тестирование этих линий. Вместе с тем следует признать сложность вопроса, поскольку более интенсивной ФЭР соответствует более высокий уровень фотосинтеза у растений [6], а этот уровень чаще присущ более термоустойчивой форме, но какой в большей степени — холодостойкой или жаростойкой?

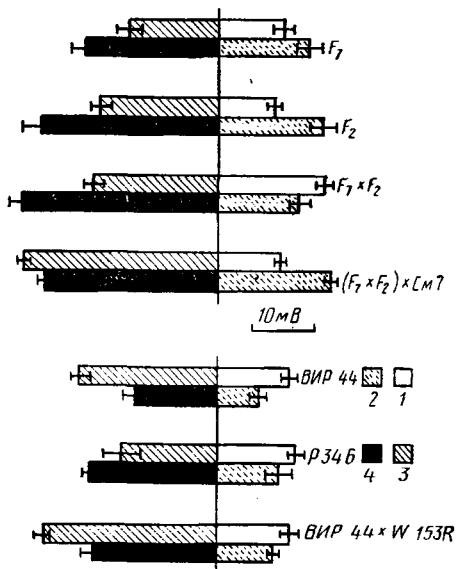


Рис. 11. Амплитуды электрической реакции листьев 15-дневных проростков линий и гибридов кукурузы на включение (1, 3) и выключение (2, 4) света. 1, 3 — норма, 2, 4 — холодовая обработка проростков (8°C в течение 24 ч).

Изменение разности температур лист — воздух (РТ) и водного потока стебля (ВП) 15-дневных проростков линий F₇ (в числителе) и ВИР 44 (в знаменателе) на повторяющиеся температурные воздействия (I, II, III) на свету и свето-темновые переходы при 25 °С

Фактор воздействия	РТ, °С			ВП, относительные единицы		
	I	II	III	I	II	III
Температурный						
26→10 °С	$-2,13 \pm 0,44$	$-2,2 \pm 0,31$	$-1,75 \pm 0,31$	$-1,01 \pm 0,16$	$-0,87 \pm 0,11$	$-0,45 \pm 0,10$
10→26 °С	—	—	—	$1,14 \pm 0,16$	$0,33 \pm 0,06$	$0,67 \pm 0,11$
Свето-темновой						
СТ	$-2,47 \pm 0,47$	$-0,77 \pm 0,4$	$-1,42 \pm 0,36$	$-0,30 \pm 0,04$	$-0,54 \pm 0,14$	$-0,80 \pm 0,14$
ТС	$1,13 \pm 0,33$	$1,1 \pm 0,12$	$1,13 \pm 0,17$	$0,67 \pm 0,17$	$0,69 \pm 0,70$	$0,91 \pm 0,18$
	$1,27 \pm 0,04$	$1,40 \pm 0,09$	$1,67 \pm 0,20$	$0,70 \pm 0,13$	$0,67 \pm 0,2$	$0,67 \pm 0,80$

Влияние низкотемпературной закладки. Обычно с помощью низкотемпературной закалки повышается исходная холодостойкость генотипа. Ожидалось, что нехолодостойкая форма будет более восприимчивой к закалке, чем холодостойкая. По логике предыдущего эксперимента у линии F₇ А ФЭР не должна измениться, по крайней мере уменьшиться, а у ВИР 44 она должна существенно уменьшиться. В самом деле, закалка не привела к уменьшению А ТС- и СТ реакции линии F₇ и даже повысила ее, у линии ВИР 44, напротив, А понизилась (рис. 11). Можно полагать, это явилось следствием повышения холодостойкости линии ВИР 44. В то же время повышение А реакции у холодостойкой формы после закалки нельзя, по-видимому, объяснить уменьшением ее холодостойкости.

Сопоставление динамики ТЛ, РТ, ВП проростков

Опыт проводили в системе АСНИ биотрона. Согласно данным табл. 3, различия по РТ между контрастными объектами несущественны. Намечается тенденция к более сильному охлаждению листьев ВИР 44 при выключении света и нагреванию при его включении, чем листьев F₇, пока водный поток не изменит их температуру. По ВП различия также несущественны, но у ВИР 44 ВП по стеблю имеют тенденцию к ускорению в акропетальном направлении при включении света и в базипетальном направлении при его выключении в большей степени, чем у F₇. По-видимому, необходимо увеличить количество повторностей. Кроме того, следует учесть, что датчики РТ и ВП являются индикаторами и не дают точных количественных показателей [1]. Все же позволено говорить, что электрическая активность проростка пропорционально связана с интенсивностью его водного и температурного режимов. Насколько это имеет отношение к холодостойкости? Нельзя исключать зависимость другого рода, ведь ВИР 44 — эталон засухоустойчивости. Избыток воды в растениях губительно сказывается на их устойчивости к пониженным температурам, в то же время у засухоустойчивых форм должна быть более экономной система водной регуляции, которая в критических ситуациях не должна допустить ни перегрева, ни обезвоживания растения [11].

В нашем эксперименте такой ситуации не наблюдалось, дополнительная информация была получена при использовании датчиков ТЛ, дающих количественную меру эффекта (в градусах) [1]. И в

этом случае проростки ВИР 44 имели более высокие А реакции на включение и выключение света, а также при температурных перепадах 25→15°C на фоне света и темноты (табл. 4). При переходе с нормального фона температуры (25°C) на низкий (15°C) ТЛ при ТС- и СТ-реакциях у ВИР 44 снижалась более резко, чем у F₇. Следовательно, устьичный аппарат у ВИР 44 действительно работает более эффективно. Отметим еще, что изменение ТЛ на включение света выражено сильнее, чем на выключение, а на температурный стресс — отклик больший в темноте у ВИР 44 и одинаковый в темноте и на свету у F₇. Все это также свидетельствует о более активной функции устьиц у ВИР 44.

Таблица 4
Изменение температуры листьев (°C) 15-дневных проростков линий F₇ и ВИР 44 при температурном и свето-темновом воздействии

Характер воздействия	F ₇	ВИР 44
Температурное воздействие		
15 → 25 °C		
на свету	8,65±0,03	9,84±0,15
в темноте	7,49±0,12	10,25±0,75
25 → 15 °C:		
на свету	-8,31±0,21	-10,26±0,75
в темноте	-8,32±0,09	-10,26±0,75
Свето-темновое воздействие		
СТ:		
при 15 °C	-1,19±0,08	-1,43±0,05
» 25 °C	-1,20±0,03	-1,93±0,08
ТС:		
при 15 °C	1,80±0,08	1,94±0,06
» 25 °C	2,31±0,14	2,70±0,14

Заключение

Серия экспериментов, проведенных нами с целью электрофизиологической идентификации линий и гибридов кукурузы с различной холодостойкостью, показала, с одной стороны, перспективность использования электрофизиологического метода для диагностики холодостойкости, по крайней мере в отношении линий. С другой стороны, она дополнительно высветила сложность вопроса, необходимость более тщательного биологического учета исходного состояния объекта и привязки конкретных биофизических параметров к этому состоянию, использования комплексных характеристик и, наконец, широкого набора генотипов. Закономерности, полученные на небольшом числе контрастных по холодостойкости форм, явно недостаточны для того, чтобы делать окончательные выводы. Вместе с тем однозначность данных уже сейчас позволяет делать апробацию электрофизиологической методики для идентификации холодостойкости линий по амплитуде термоиндуцированной электрической реакции 15-дневных проростков с температурным перепадом не менее чем в 5 °C при скорости его нарастания порядка 1°/мин, а также по степени сохранения амплитуд реакции при повторных однотипных воздействиях. Для целей диагностики могут быть апробированы и параметры фотоиндуцированной электрической реакции проростков.

ЛИТЕРАТУРА

1. Биотрон Института экологической генетики АН МССР. — Кишинев: Штиинца, 1985. — 2. Гунар И. И., Паничкин Л. А. Маслов А. П. Биоэлектрич. ответная реакция проростков пшеницы. — ДАН ССРС, 1970, т. 195, с. 186—188. — 3. Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений. — Кишинев: Штиинца, 1980. — 4. Кузнецова И. И., Стадник С. А. Сравнительная электрофизиологическая оценка проростков культурных и предковых форм кукурузы при различных способах температурного воздействия на объекты. — В сб.: Первая республиканская конференция по биофизике. — Кишинев: Штиинца, 1984, с. 97—99. — 5. Милаев Я. И. Физиологические и биофизические особенности гибридов кукурузы и их родительских форм. — Автореф. докт. дис., Харьков, 1968. — 6. Маслоброд С. Н. Электрофизиологическая полярность растений. — Кишинев: Штиинца, 1973. — 7. Маслоброд С. Н., Кузнецова И. И., Пирожок Е. Ф., Балденкова С. И. Оценка стрессоустойчивости генотипов кукурузы и томатов с помощью динамических параметров целого растения. — В сб.: Применение проблемно-ориентированных информационно-измерительных комплексов в эколого-генетических исследованиях. — Кишинев: Штиинца, 1986, с. 19—20. — 8. Практикум по физиологии растений. —

М.: Колос, 1982. — 9. Стадник С. А., Боберский Г. А. Биоэлектрические реакции растений на импульсное температурное воздействие. — Бюл. Никитск. бот. сада, 1976, вып. I(29), с. 43—48. — 10. Тхакахов А. К. Зависимость биоэлектрических потенциалов растений от понижения температуры корней. — Физиол. растений, 1972, т. 19, вып. 6, с. 1211—1214. — 11.

Удовенко Г. В. Механизм адаптации растений к стрессам. — Физиол. и биохим. культурных растений, 1979, т. 11, № 2, с. 90—107. — 12. Spanswier R. M. — Ann Rev. Plant Physiol., 1981, vol. 32, p. 267—289.

Статья поступила 5 января 1989 г.

SUMMARY

Using several corn lines and hybrids that are contrast in their cold resistance, a detailed electrophysiological characteristic of this factor is given based on the amplitude of electric response of sprouts to the effect of temperature and switching on and off the light. The optimum temperature conditions (drop of 5°C and higher with the speed of 1°/min) and age of the objects (15 days old sprouts) for testing have been defined. In cold resistant lines the amplitude of the response is smaller, and the ability to keep this amplitude under repeated effects is higher. The response amplitude in detached leaves is higher than in non-detached ones and in the old leaf is higher than in the young one. The objects from different ecological areas (Moldavia and Ukraine) do not differ electrophysiologically. Increasing cold resistance, temperature hardening at the same time decreases the amplitude of the sprout's response to temperature and light effects. The nature of differences between sprouts of the indications obtained by means of sensors for biopotentials, leaf temperature and leaf-air temperature differences is almost the same, but is more clearly expressed for biopotentials.