УДК 633.1:581.14:57.043:51-76

МОДЕЛИ ЛИНЕЙНОГО РОСТА РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ОКИСЛИТЕЛЬНОГО СТРЕССА, ВЫЗВАННОГО ДЕЙСТВИЕМ УФ-В РАДИАЦИИ

И.М. МИХАЙЛЕНКО, Е.В. КАНАШ, В.Н. ТИМОШИН

Уменьшение скорости роста в ответ на действие многих неблагоприятных факторов среды, в частности УФ-В радиацию, представляет собой защитный механизм, с помощью которого растения минимизируют отрицательное действие возникших повреждений, что может быть связано с сокращением числа клеточных делений. При адаптации к действию УФ-В радиации указанный механизм, по-видимому, реализуется у злаковых растений, обладающих интеркалярным ростом листа, меристематическая зона которого защищена влагалищем. Мы сравнивали динамику роста 1-го листа у ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сортов Фукумуги, Белогорский и пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Ленинградка при выращивании в светоустановках, а также в полевых условиях с моделированием повышенных значений УФ-В радиации (λ = 280-320 нм), проведя экспериментальную оценку параметров для различных вариантов моделей роста при стрессе на ранних этапах онтогенеза. Это позволило обосновать методику математического моделирования линейного роста растений в суточном масштабе времени в условиях окислительного стресса, вызванного действием УФ-В радиации. Точность оценки торможения линейного роста при применении разработанных моделей составила ±5-6 мм. При этом наилучшие результаты дают динамические варианты моделей, точность которых на 20-25 % выше, чем у статической модели. С помощью предлагаемых моделей может быть описано торможение линейного и/или массово-объемного роста в зависимости от интенсивности и дозы действующего стрессора. Показатели качества идентификации и точности прогнозирования позволяют предположить, что разработанный метод также применим для моделирования линейного роста растений при действии других абиотических факторов, вызывающих окислительный стресс, а также их сочетаний.

Ключевые слова: УФ-В радиация, высота растений, динамика роста, модель линейного роста, параметры модели, прогнозирование.

Существует большое число воздействий внешней среды, которые не требуются для осуществления обмена веществ, роста и развития растений и, присутствуя, в основном негативно влияют на такие процессы. Это в полной мере относится к УФ-В радиации. Влияние УФ-В радиации зависит от дозы, рассчитываемой как произведение значений интенсивности и времени воздействия. В целом можно считать, что стресс возникает, когда дозировка УФ-В излучения превышает допустимый для активного роста и развития растения уровень. Использование искусственных источников УФ-В радиации показало, что минимальная суточная доза, угнетающая фотосинтез у чувствительных растений, — 250 Дж/м^2 (1), то есть значительно меньше накапливаемой в течение одного безоблачного дня в апреле в средних широтах.

Интенсивность роста и фотосинтеза — основные показатели при оценке толерантности и адаптации растений к действию УФ-В радиации и других абиотических и биотических стрессоров. Эти показатели очень динамичны по своей природе, сильно зависят от окружающей среды и регулируются комплексом процессов, связывающих внешние условия с внутренним состоянием растений. Особенности роста обеспечивают формирование пространственной структуры растений и посева, характерных для конкретного вида и сорта, и в большей или меньшей степени изменяющейся в ответ на изменение условий вегетации.

Задержка роста при действии многих неблагоприятных факторов среды, в частности УФ-В радиации, входит в число защитных механизмов, с помощью которых растения минимизируют отрицательный эффект возникших повреждений. Предполагается, что при задержке роста в условиях,

когда ДНК подвергается действию потенциально опасной радиации, деления клеток не происходит или оно редуцируется. В результате создается возможность для репарации повреждений до начала деления клеток (репликации). Этот тип защиты хорошо известен у бактерий, для которых неоднократно показана задержка роста при воздействии более длинных, чем УФ-В, волн и, как следствие, снижение летального эффекта УФ-облучения (2). Подобным же образом осуществляется подавление супрессорных мутаций, вызываемых длинноволновым излучением (3).

Понимание процесса торможения роста как защитного механизма у растений осложняется тем, что УФ-излучение оказывает угнетающее действие на рост, которое трудно отличить от «позитивного» торможения роста. Рост растений включает как клеточное деление, так и растяжение, что еще более затрудняет анализ наблюдаемых реакций. Аргумент, что задержка роста защищает репликацию ДНК от повреждений УФ-радиацией, допустимо использовать только в том случае, когда обнаруженная задержка связана именно с клеточным делением. При обсуждении влияния УФ-радиации на рост растений можно отметить работы, в которых в качестве причины замедления роста, например уменьшения площади листьев, обсуждается сокращение числа клеточных делений (4).

Таким образом, очевидно, что подобный механизм защиты у растений существует, хотя трудно оценить его распространенность и наличие у различных видов, а также значимость в условиях повышения доз УФ-В радиации, поскольку у большинства органов растений деление происходит только в начале их развития, а в дальнейшем рост осуществляется преимущественно растяжением. Однако у корней клеточное деление сохраняется в течение всего роста, поэтому можно предположить, что задержка роста как механизм защиты от повреждений для этих органов может иметь большое значение. Указанный механизм защиты, по-видимому, реализуется и при адаптации к действию УФ-В радиации у злаковых растений, обладающих интеркалярным ростом листа, меристематическая зона которого защищена влагалищем.

Нашей целью была разработка динамической модели линейного роста растений, обоснование ее вида и оценка параметров с учетом условий, характеризующихся возникновением окислительного стресса и угнетением роста.

Методика. Динамику роста 1-го листа сравнивали у ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сортов Фукумуги, Белогорский и яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Ленинградка. Семена разных температурных репродукций (12 и 20 °С) получали в камерах искусственного климата, где в период от начала колошения до полного созревания поддерживали соответствующую температуру (режим питания растений, влажность почвы, фотопериод и другие условия вегетации при этом были одинаковыми).

В вегетационных светоустановках растения выращивали в прямоугольных пластмассовых кюветах, которые заполняли равным количеством промытого и прокаленного песка. Полив водой проводили ежедневно, поддерживая влажность почвы, равную 70 % полной полевой влагоемкости. Для создания режима оптимального минерального питания растения дважды в неделю поливали раствором Кнопа (1 N). Установка, снабженная лампами дневного света, была поделена на отсеки с помощью полиэтиленовой пленки, не пропускающей УФ-В радиацию (λ = 280-320 нм). Над двумя отсеками размещали эритемные лампы ЛЭ-30 (Россия), спектр излучения которых (λ = 280-380 нм с максимумом 320 нм) позволяет моделировать повышенные дозы УФ-В радиации. В этих отсеках интенсивность биологически эффективной ($I_{бэ}$) УФ-В радиации, ко-

торую рассчитывали с учетом обобщенного спектра действия (5), на уровне верхних ярусов листьев в течение всей вегетации была равна 0,202 Вт/м^2. Воздействие УФ-В радиации продолжалось от появления всходов до уборки. Длину листьев измеряли ежесуточно, после чего (в возрасте 7 сут) растения срезали.

В полевых условиях при выращивании ярового ячменя растения в течение всего вегетационного периода подвергали воздействию УФ-В радиации повышенной интенсивности. Для этого лампы ЛЭ-30 закрепляли над растениями и поддерживали $I_{бэ}$ = 0,103 Вт/м^2 на уровне верхних листьев. В конце вегетации определяли структуру и величину урожая.

Все полученные результаты обрабатывали с помощью программ для статистического анализа MS Excel 2000. Выводы основывались на данных, статистическая значимость которых (p-уровень) меньше или равна 0,05, то есть надежность оценок не ниже 95 %.

Результаты. Выбор сортов для проведения опытов был обусловлен различиями в УФ-чувствительности, которые эти сорта демонстрировали при выращивании в полевых условиях (6). Поскольку степень устойчивости растений, темпы их роста и развития зависят от условий формирования посевного материала (7), в эксперименте были использованы семена яровой пшеницы двух температурных репродукций — 12 °С и 20 °С.

В условиях светоустановки суммарные дозы УФ-В радиации, накопленные растениями, составили 2,9; 5,8; 8,7; 11,6; 14,5; 17,4 и 20,3 кДж/м^2 соответственно на 1-е, 2-е, 3-и, 4-е, 5-е, 6-е и 7-е сут вегетации. Интенсивность ФАР в течение вегетации была равна 40-50 Вт/м^2, температура воздуха 20-22 °С, фотопериод 14 ч.

Изучение роста 1-го листа у ячменя в норме и при постоянном действии УФ-В радиации (табл. 1) показало, что у растений сорта Белогорский этот лист длиннее, чем у сорта Фукумуги. УФ-В радиация, начиная с 3-х сут вегетации, вызывала торможение роста, наиболее заметное к концу эксперимента (6-е сут от появления всходов), причем у сорта Фукумуги оно проявилось сильнее, чем у сорта Белогорский.

1. Динамика роста ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сортов Белогорский и Фукумуги в контроле и при действии УФ-В радиации (вегетационная установка)

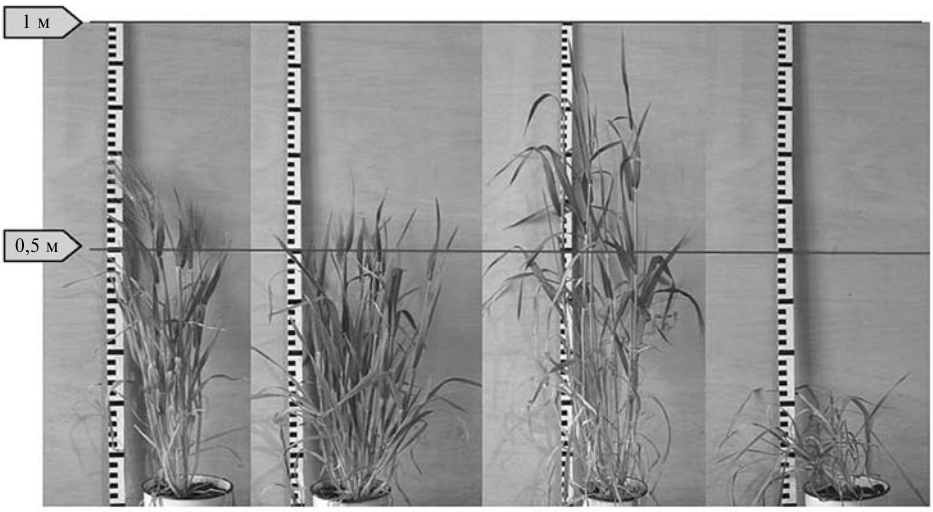
Сорт	$I_{бэ}$, Вт/м^2	Время после появления всходов, сут					
		1-е	2-е	3-и	4-е	5-е	6-е
Длина 1-го листа, мм							
Белогорский	0	26	49	76	100	120	138
	0,103	25	48	70	94	108	125
Фукумуги	0	16	31	52	72	91	110
	0,103	16	31	50	65	76	90
Скорость роста, % к конечной длине в контроле							
Белогорский	0	18,9	16,7	19,6	17,4	14,5	13,0
	0,103	18,1	16,6	15,9	17,4	10,1	12,3
Фукумуги	0	14,5	13,6	19,1	18,2	17,3	17,3
	0,103	14,5	13,6	17,3	13,6	10,0	12,7

Примечание. $I_{бэ}$ — биологически эффективная УФ-В радиация. Доверительный интервал для значений длины 1-го листа не превышает 3 мм, для скорости роста — 0,7 %.

Данные о скорости роста растений в разные сроки после появления всходов свидетельствовали о существенных различиях между сортами ячменя Белогорский и Фукумуги, в том числе по реакции на действие УФ-В радиации (см. табл. 1). Растения сорта Белогорский в отсутствие УФ-В радиации демонстрировали высокую скорость роста сразу после появления всходов, с 3-х по 6-е сут она линейно падала. В таких же условиях скорость роста у сорта Фукумуги, напротив, оказалась самой низкой в начале вегетации (1-2-е сут), к 3-м сут достигала максимума и незначительно снижалась к 6-м сут. При действии УФ-В радиации скорость роста листьев

у обоих сортов была меньше, чем в контроле, при этом характер кривых существенно изменялся. У сорта Белогорский резкое торможение роста растений под влиянием УФ-В радиации наступало на 4-е сут, Фукумуги — на 3-и сут. У обоих сортов наблюдалось небольшое увеличение скорости роста в период с 5-х по 6-е сут вегетации, которое не проявилось в контроле.

В целом скорость роста 1-го листа у ячменя сорта Фукумуги была ниже, чем у сорта Белогорский. На более поздних стадиях развития при выращивании в оптимальных условиях он существенно превосходил сорт Фукумуги по высоте и площади листовой ассимилирующей поверхности (рис. 1). Однако при постоянном действии УФ-В радиации рост ячменя сорта Белогорский резко тормозился, в то время как у растений сорта Фукумуги внешние признаки нарушения роста отсутствовали.



Ф, -УФ Ф, +УФ Б, -УФ Б, +УФ

Рис. 1. Внешний вид растений ячменя сортов Белогорский (Б) **и Фукумуги** (Ф)**, выращенных в отсутствие** (–УФ) **и при действии** (+УФ) **УФ-В радиации** (биологически эффективная радиация $I_{бэ}$ = 0,103 Вт/м^2)**.** Стадия колошения, 47-е сут (вегетационная установка).

Таким образом, в условиях постоянного УФ-В облучения яровой ячмень сорта Белогорский на стадии развития 1-го листа меньше тормозил рост, чем ячмень сорта Фукумуги. Сравнение величины урожая у сортов в конце вегетации в определенной степени позволяет понять, может ли у сорта Фукумуги подобное замедление при интенсивной УФ-В радиации быть ответом на появление повреждений ДНК, направленным на предотвращение клеточного деления. УФ-В радиация ($I_{бэ}$ = 0,103 Вт/м^2), действуя в течение всего вегетационного периода, на 39 % уменьшала урожайность у сорта Белогорский и только на 6 % — у сорта Фукумуги (за 100 % принимали показатель у растений на фоне естественной УФ-В радиации при $I_{бэ}$ = 0,053 Вт/м^2). Опираясь на результаты лишь этих экспериментов, трудно объяснить связь между динамикой линейного роста листьев и урожайностью растений при постоянном УФ-В облучении. Тем не менее, полученные данные дают основание предположить, что более выраженное торможение роста листьев у ячменя сорта Фукумуги связано с высокой устойчивостью к действию УФ-В радиации.

Это предположение подтверждают результаты опытов по изучению динамики роста 1-го листа в контроле и при действии УФ-В у пшеницы, которую вырастили из семян, сформированных при 12 и 20 °С в контролируемых условиях (табл. 2). Как было показано ранее, в варианте, когда

температура равнялась 12 °С, из семян получали растения, менее продуктивные и устойчивые к действию высокой температуры и засухи в сравнении с выращенными из семян, полученных при 20 °С (7). Видно (см. табл. 2), что более устойчивые растения сильнее замедляли рост в ответ на действие УФ-В радиации, чем менее устойчивые.

2. Динамика роста 1-го листа пшеницы сорта Ленинградка, выращенной из семян, сформированных при разной температуре, в контроле (К) **и при действии УФ-В радиации** (УФ) (вегетационная установка)

Вариант	Температура формирования высеянных семян, °С	Время после появления всходов, сут						
		1-е	2-е	3-и	4-е	5-е	6-е	7-е
К	20	13,1	46,1	75,2	121,4	148,7	176,5	207,9
УФ	20	8,5	30,8	56,4	96,1	117,5	146,0	171,0
К	12	10,3	38,1	65,2	105,3	129,4	153,4	181,7
УФ	12	8,6	32,5	57,6	92,8	111,0	137,1	161,2

Примечание. Биологически эффективная радиация $I_{бэ}$ = 0,202 Вт/м^2, доверительный интервал не превышает 4 мм.

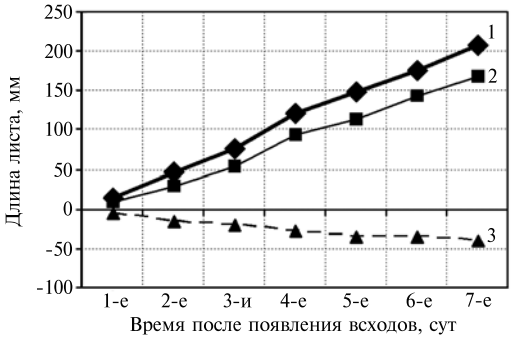


Рис. 2. Экспериментальные данные, использованные при разработке линейной модели роста пшеницы: 1 и 2 — длина 1-го листа соответственно в контроле и при окислительном стрессе, вызванном действием УФ-В (биологически эффективная радиация $I_{бэ}$ = 0,202 Вт/м^2), 3 — торможение роста (разница значений для графиков 1 и 2). Сорт Ленинградка, вегетационная установка.

Основываясь на экспериментальных данных, мы предприняли попытку разработать и обосновать методику моделирования линейного роста растений на примере пшеницы (сорт Ленинградка) в условиях окислительного стресса, вызванного УФ-В радиацией, и оценить параметры для различных вариантов моделей. При разработке линейной модели использовали данные, полученные в вегетационной установке, о длине 1-го листа при оптимальных условиях выращивания растений пшеницы (контроль) и постоянном действии УФ-В радиации, а также о торможении роста в зависимости от суммарной дозы излучения (см. табл. 1, рис. 2).

Поскольку эффект стресса выявляли посредством сравнения роста растений в контроле и при действии УФ-В радиации, потребовалось ввести специальную функцию, описывающую изменение линейного роста растений при стрессе относительно их роста в оптимальных условиях, которую в дальнейшем мы будем называть функцией стресса. Для нашего случая линейный рост растений при стрессе можно представить как сумму двух компонент — линейного роста в оптимальных условиях $x_м(t)$ и величины, на которую вследствие стрессового воздействия отклоняются от контроля линейные размеры объекта, то есть функцию стресса $s(t)$:

$$x_s(t) = x_м(t) + s(t). \qquad [1]$$

В качестве модели роста растений в оптимальных условиях среды принимается линейное дифференциальное уравнение следующего вида (7):

$$\begin{aligned} &\dot{x}_м = p_1 x_м(t) + p_2 \vartheta(t) + p_3 \varphi(t) + p_1 u^*(t) + \zeta(t), \\ &t \in (0,T); x(0) = x_0, \\ &y_м(t) = x_м(t) + \varsigma_x(t), \end{aligned} \qquad [2]$$

где $x_м$ — моделируемая величина линейного роста, мм; υ — температура

окружающей среды, °С; φ — величина ФАР, Вт/м^2; $\zeta(t)$ — случайная ошибка моделирования, имеющая нулевое среднее и неизвестную дисперсию $\sigma_м^2$; $y_м(t)$ — измеряемые линейные размеры объекта в контроле; $\varsigma_x(t)$ — ошибка, с которой может быть определена величина $y_м(t)$; $u^*(t)$ — интенсивность естественной УФ-В радиации или фоновое значение УФ-В радиации в контроле, Вт/м^2. При таком подходе задача моделирования линейного роста растений сводится к определению параметров модели роста растений в оптимальных условиях [2] и выбору наилучшей аппроксимации функции стресса $s(t)$ в [1].

Для определения параметров модели [2] могут быть применены различные методы (6, 8-11), использующие экспериментальные данные, полученные при изучении изменений линейного роста растений во времени. При аппроксимации функции стресса мы применили два подхода. Первый (его можно назвать статическим) основан на оценке прямой функциональной связи между суммарной дозой УФ-В обучения, воздействующей на растения, и степенью торможения их роста:

$$s(t) = (b_0 + b_1 t + b_2 t^2)u(t) + \varepsilon(t) \ , \qquad [3]$$

где b_0, b_1, b_2 — параметры функции стресса; $u(t)$ — суммарная доза УФ-В радиации, $\varepsilon(t)$ — ошибка моделирования, имеющая нулевое среднее и неизвестную дисперсию σ_ε^2. В соответствии со вторым подходом принималось допущение о влиянии стрессового возмущения на параметры модели торможения роста, что эквивалентно введению дополнительной динамической модели стрессовой реакции:

$$\dot{s} = a_1 s(t) + a_2 \vartheta(t) + a_3 \varphi(t) + a_4 u(t) + \xi(t)$$
$$t \in (0, T); s(0) = s_0, \qquad [4]$$

где a_1, a_2, a_3, a_4 — параметры динамической модели торможения роста; $\xi(t)$ — ошибка моделирования с нулевым средним и неизвестной дисперсией σ_s^2.

Для оценки параметров модели торможения роста при стрессовом воздействии [3] и [4] вводится информация об изменении условий выращивания растений: υ — температура окружающей среды, °С; φ — величина ФАР, Вт/м^2 (их гипотетическое варьирование представлено на рисунке 3), и суммарная доза УФ-В радиации u, накопленная растениями в различные сроки вегетации (см. табл. 1), Вт/м^2. При этом учитывается степень торможения роста в ответ на стресс, определяемая в соответствии с [1] и [2]:

$$\Delta y(t) = y_s(t) - y_м(t). \qquad [5]$$

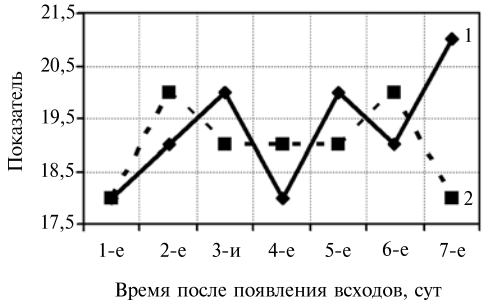


Рис. 3. Варьирование температуры (1) **и величины фотосинтетически активной радиации** (ФАР) (2) **в процессе вегетации, заданное при разработке и оценке параметров модели линейного роста растений.**

Параметры модели [4] оценивают теми же методами, что и в случае модели роста растений в оптимальных условиях [2]. Для оценки параметров статической модели [3] применяют метод наименьших квадратов (6).

Мы рассмотрели методику моделирования стрессового воздействия по результатам специально организованного эксперимента, когда в нашем распоряжении была информация о росте растений как в контроле, так и при стрессе, вызванном УФ-В

радиацией. Однако в естественных условиях такие случаи встречаются крайне редко, поэтому идея подобного двухкомпонентного моделирования не всегда реализуема.

Обычно мы можем наблюдать только один объект, одновременно подвергающийся стрессовому воздействию УФ-В радиации и/или других абиотических стрессоров, в то время как информация об объекте в контроле отсутствует. В этом случае в нашем распоряжении имеется только информация о состоянии объекта и величине всех возмущений, по которым необходимо смоделировать рост растений при возникновении стрессовой ситуации. При проведении своего эксперимента мы располагали информацией об интенсивности УФ-В радиации и ее пороговом значении, превышение которого означает возникновение стресса:

$$s(t) = 0, \text{ если } u(t) \; J \, u_s; \quad s(t) = u(t), \text{ если } u(t) > u_s. \qquad [6]$$

Рост растений в оптимальных условиях и при окислительном стрессе, вызванном УФ-В облучением, может быть описан с помощью модели, учитывающей степень торможения роста в зависимости от суммарной дозы действующего стрессора:

$$\begin{aligned} &\dot{x}_м - \Delta\dot{x}_s = p_{1s}(x_м(t) - \Delta x_s(t)) + p_{2s}\vartheta(t) + p_{3s}\varphi(t) + \\ &+ p_{4s}(u(t) + \Delta u_s(t)) + \zeta(t), \\ &t \in (0, T); x_s(0) = x_{0s}, \\ &y_s(t) = x_s(t) + \varsigma_x(t). \end{aligned} \qquad [7]$$

Таким образом, если уровень УФ-В радиации не превышает заданный порог, то модель [7] превращается в эталонную, то есть описывает рост растения в оптимальных условиях, в противном случае она отражает рост объекта, подвергнутого действию стрессора. Естественно, при отсутствии стрессового возмущения происходит накопление информации о росте в оптимальных условиях, которая может быть применена для определения параметров эталонной модели, как было указано выше. При превышении пороговой интенсивности УФ-В радиации фиксируется информация о стрессовой реакции (степени торможения роста), причем в отличие от предыдущего случая, для этого, наряду с измерениями реального состояния объекта, используется и прогнозное значение, получаемое по эталонной модели:

$$\Delta\hat{y}(t) = y_s(t) - \hat{x}_м(t), \qquad [8]$$

где $\Delta\hat{y}(t)$ — оценка стрессовой реакции растений (степень торможения роста при стрессе); $\hat{x}_м(t)$ — прогноз состояния объекта для нормального режима роста.

Информация о стрессовой реакции [8] совместно с информацией о размерах стрессового возмущения (доза УФ-В радиации) $u_s(t)$ используется для оценивания параметров модели торможения роста при стрессовом воздействии:

$$\Delta\dot{x}_s = p_{1s}\Delta x_s + p_{2s}\, u_s(t) + \upsilon(t), \quad t \in (0, T_s), \Delta x_s(0) = 0, \qquad [9]$$

где $\upsilon(t)$ — ошибка моделирования с нулевым средним и неизвестной дисперсией $\sigma_{\Delta s}^2$.

Для экспериментальных данных, приведенных на рисунке 4, получены следующие оценки параметров по разработанным моделям роста: эталонная модель (рост растений в оптимальных условиях) [2] — $p_1 = 0{,}3022$, $p_2 = 0{,}341$, $p_3 = 0{,}31$, $p_4 = 0{,}2193$, $\sigma_м^2 = 30$ мм^2; статическая модель торможения линейного роста при окислительном стрессе [3] — $b_0 = -0{,}940$,

$b_1 = -3{,}768$, $b_2 = -0{,}598$; $\sigma_\varepsilon^2 = 38$ мм^2; динамическая модель торможения линейного роста при стрессе [4] — $a_1 = 0{,}0382$, $a_2 = -0{,}149$, $a_3 = -0{,}147$, $a_4 = -0{,}0044$, $\sigma_s^2 = 18$ мм^2; динамическая модель торможения линейного роста, учитывающая реальные показатели роста объекта в условиях стресса и показатели, прогнозируемые по эталонной модели, [9] — $p_1 = -0{,}473$, $p_2 = -0{,}128$, $\sigma_{\Delta s}^2 = 22$ мм^2.

Исследование механизмов, с помощью которых растения воспринимают динамические сигналы внешней среды, передают их по внутренней сигнальной системе и используют для выработки скоординированных долговременных и кратковременных откликов, необходимо для получения фундаментальных знаний и их использования в прикладных целях. Можно предположить, что стратегия лучшего выживания при пространственно-временной неоднородности среды служит основой высокой продуктивности, по которой ведется отбор в процессе эволюции и которая должна совершенствоваться у сельскохозяйственных растений и их сортов.

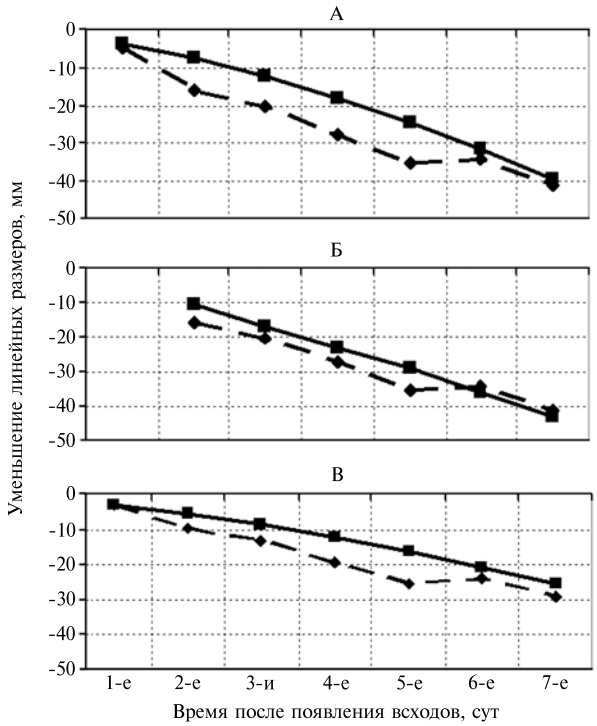


Рис. 4. Сравнение графиков торможения линейного роста растений при стрессе, вызванном действием УФ-В радиации, построенных на основании измерения экспериментальных значений (прерывистая линия) **и значений, рассчитанных в соответствии с разработанными моделями** (сплошная линия)**: А — статическая модель [3], Б — динамическая модель [4], В — динамическая модель [9], в которой, наряду с показателями реального состояния объекта, используется прогнозное значение, получаемое по эталонной модели.** Накопленная доза УФ-В радиации, соответствующая каждым суткам после всходов, приведена в таблице 1.

Итак, разработанные модели позволяют оценить торможение линейного роста растений при окислительном стрессе с точностью ±5-6 мм. При этом наилучшие результаты дают динамические варианты моделей роста, точность которых на 20-25 % выше, чем у статической модели. Эта методика может применяться и для моделирования роста растений при действии других стрессовых факторов, а также их сочетаний. Разработанные модели могут быть использованы для оценки торможения линейного и/или массово-объемного роста в зависимости от интенсивности и дозы действующего стрессора.

ЛИТЕРАТУРА

1. Sisson W.B. Photosynthesis, growth, and ultraviolet irradiation absorbance of *Cucurbita pepo* L. leaves exposed to ultraviolet-B radiation (280-315 nm). Plant Physiol., 1981, 67: 120-124.
2. Jagger J. Growth delay and photoprotection induced by near-ultraviolet light. In: Research progress in organic, biological and medical chemistry /V. Gallo, L. Santamaria (eds.). N.Y., American Elsevier, 1972: 383.
3. De Moraes F.M., Tyrrell R.M. Mutational interactions between near-UV radiation and

DNA damaging agents in *E. coly*: the role of near-UV induced modifications in growth and macromolecular synthesis. Photochem. Photobiol., 1983, 38: 57-63.
4. Tevini M., Iwanzik W., Thoma U. Some effects of enhanced UV-B irradiation on the growth and composition of plants. Planta, 1981, 153: 388-394.
5. Caldwell M.M. Plant response to solar ultraviolet radiation. In: Encyclopedia of plant physiology, physiological plant ecology 1. Responses to the physical environment /O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, H. Ziegler (eds.). Berlin, Springer-Verlag, 1981, v. 12A: 169-198.
6. Ермаков Е.И., Канаш Е.В. Современные проблемы УФ-В радиации в экофизиологии и растениеводстве. Сельскохозяйственная биология, 2005, 1: 3-16.
7. Ермаков Е.И., Савин В.Н., Канаш Е.В. Влияние температурных условий формирования семян на дифференциацию сортов пшеницы по устойчивости и адаптационной способности. Сельскохозяйственная биология, 2001, 3: 18-26.
8. Михайленко И.М. Математическое моделирование роста растений на основе экспериментальных данных. Сельскохозяйственная биология, 2007, 1: 103-111.
9. Ивахненко А.Г., Мюллер И.А. Самоорганизация прогнозирующих моделей. Киев, 1985.
10. Сейдж Э.П., Мэлса Дж. Идентификация систем управления. М., 1974.
11. Современные методы идентификации систем /Под ред. П. Эйкхоффа. М., 1983.

ГНУ Агрофизический институт Россельхозакадемии,
195220 Россия, г. Санкт-Петербург, Гражданский просп., 14,
e-mail: IMikhailenko@agrophys.ru, ykanash@yandex.ru, office@agrophys.ru

Поступила в редакцию 8 июля 2010 года

MODELS OF PLANT LINEAR GROWTH IN CONDITIONS OF OXIDATION STRESS INDUCED BY UV-B RADIATION

I.M. Mikhailenko, E.V. Kanash, V.N. Timoshin

Agrophysical Research Institute of the Russian Academy of Agricultural Sciences, 14, Grazhdansky prosp., Saint Petersburg, 195220 Russia, e-mail IMikhailenko@agrophys.ru, ykanash@yandex.ru, office@agrophys.ru

Abstract

Decrease in the rate of growth under the impact of many unfavourable environmental factors, UV-B (280-320 nm) radiation in particular, is a defensive mechanism of plants that minimizes the negative action of the damage done and may be related to diminished number of mitoses. This mechanism is evidently at work also in case of UV-B radiation adaptation of crop plants with intercalary growth of a leaf whose meristem zone is protected by the axil. We compared growth dynamics of the first leaf of barley (*Hordeum vulgare* L., cultivars Fukumugi and Belogorski) and wheat (*Triticum aestivum* L., cultivar Leningradka). Plants were grown in phytotron as well as in field conditions with modelling enhanced UV-B radiation; parameters in various growth models under stress at early stages of ontogenesis were estimated experimentally. The results obtained allowed to substantiate the method of mathematical modelling in diurnal time scale of plant linear growth in conditions of oxidation stress caused by UV-B radiation. With the use of the models devised, the error of measuring linear growth slowdown was ±5-6 mm. The best results were obtained with dynamic models whose accuracy was 20-25 % higher than that of the static model. The models proposed make it possible to evaluate the slowdown of linear and/or mass-volume growth depending on the intensity and the dose of stressful radiation. The accuracy of identification and prediction suggest that the method elaborated may be used also for modelling plant linear growth under the impact of other abiotic factors causing oxidation stress as well as of their combinations.

Keywords: UV-B radiation, plant height, growth dynamics, the model of linear growth, the parameters of the model, prediction.

Научные собрания

VI СЪЕЗД ВАВИЛОВСКОГО ОБЩЕСТВА ГЕНЕТИКОВ И СЕЛЕКЦИОНЕРОВ И АССОЦИИРОВАННЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ СИМПОЗИУМЫ

(15-20 июня 2014 года, г. Ростов-на-Дону)

- Эволюционная и популяционная генетика
- Молекулярные и клеточные механизмы генетических процессов
- Геномика, протеомика, биоинформатика и системная биология
- Генетика развития и стволовые клетки
- Генетика человека, медицинская генетика и генетические модели для биомедицинских исследований
- Нейрогенетика и генетика поведения
- Генетические основы селекции и биотехнологии
- Экологическая генетика

Контакты и информация: info-vogis@bionet.nsc.ru