

УДК 581.036.5

АДАПТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ *TRITICUM AESTIVUM* L. (*POACEAE*) ПРИ НИЗКОТЕМПЕРАТУРНЫХ ВОЗДЕЙСТВИЯХ РАЗНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ

Ю. В. Венжик¹, Е. С. Холопцева², А. А. Игнатенко², **V. V. Talanova**²

¹ Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН, Москва, Россия

² Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Проведен сравнительный анализ изменения ряда показателей роста, водного обмена и устойчивости недельных проростков озимой пшеницы с. Московская 39 в процессе их адаптации к закалывающим низкотемпературным воздействиям разной интенсивности (12, 8 и 4 °С). Изучены сырая и сухая биомасса корней и побегов, оводненность тканей, устьичная проводимость и транспирация, устойчивость клеток листьев к промораживанию. Наибольшие изменения отмечены под влиянием температуры 4 °С, вызывающей максимальный прирост устойчивости. Выявлено, что при этой температуре почти полностью тормозилось накопление сырой биомассы, но продолжалось накопление сухой биомассы побегов, снижались оводненность, интенсивность транспирации и устьичной проводимости листьев. Температура 12 °С, вызывающая минимальный прирост устойчивости, приводила к наименьшим изменениям изученных показателей, а вариант с температурой 8 °С занимал промежуточное положение. Сделан вывод о том, что между интенсивностью низкотемпературного воздействия, уровнем устойчивости, достигаемым при закаливании растений пшеницы низкими положительными температурами, и степенью проявления адаптивных изменений существует очевидная зависимость: чем более значимые и глубокие адаптивные изменения происходят в растительном организме под влиянием низкотемпературного воздействия, тем большую устойчивость к холоду способны развивать растения в этих условиях. Следовательно, программа адаптации озимых злаков к холоду будет реализовываться наиболее полно именно при той температуре, которая способствует формированию максимального уровня устойчивости.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L.; холодоустойчивость; низкие температуры; рост; водный обмен.

Yu. V. Venzhik, E. S. Kholoptseva, A. A. Ignatenko, **V. V. Talanova.**
**ADAPTIVE CAPACITIES OF *TRITICUM AESTIVUM* L. (*POACEAE*) UNDER
LOW TEMPERATURE IMPACTS OF VARYING INTENSITY**

A comparative analysis of changes in a number of indicators of growth, water exchange and cold tolerance in week-old seedlings of winter wheat cv. Moskovskaya 39 in the process of their adaptation to low-temperature hardening of different intensities (12, 8, and 4 °C) was carried out. The fresh and dry biomass of roots and shoots, the water content of tissues, the rate of stomatal conductance and transpiration, and the tolerance of leaf cells to freezing were studied. The greatest changes were noted under exposure to 4 °C temperature, which caused the maximum increase in cold tolerance. It

was found that the accumulation of fresh biomass was almost completely inhibited at this temperature, but the accumulation of dry biomass of shoots continued, the water content, the rate of transpiration and stomatal conductance of leaves decreased. The temperature of 12 °C, causing a minimum increase in tolerance, led to the smallest changes in the studied parameters, and the treatment with 8 °C occupied an intermediate position. It is concluded that there is an obvious relationship between the level of tolerance achieved by hardening at low positive temperatures and the degree of manifestation of adaptive changes: the more significant and profound are the adaptive changes that occur in a plant organism under the influence of low-temperature exposure, the greater cold tolerance the plants are able to acquire under these conditions. Consequently, the program of adaptation of winter cereals to the cold will be realized the most fully precisely at the temperature that fosters the formation of a maximum level of tolerance.

Key words: *Triticum aestivum* L.; cold tolerance; low temperatures; growth; water exchange.

Введение

Адаптация озимых злаков к низким температурам, как известно, затрагивает метаболические, биохимические, структурные процессы в растительном организме [Huner et al., 1998; Kratsh, Wise, 2000; Ensminger et al., 2006; Трунова, 2007]. Под влиянием холода у озимых злаков снижаются интенсивность фотосинтеза, водного обмена, тормозятся ростовые процессы [Климов и др., 1997; Трунова, 2007; Венжик и др., 2011; Crosatti et al., 2013; Rihan et al., 2017]. При этом в растительном организме устанавливается баланс между ростом, фотосинтезом и дыханием, позволяющий накапливать в клетках энергоемкие вещества – липиды и углеводы, способствующие адаптации [Климов, 1987, 2008; Трунова, 2007; Crosatti et al., 2013; John et al., 2016; Rihan et al., 2017]. Практически одновременно у озимых злаков, как и у большинства холодостойких растений, происходит структурная реорганизация клеток: их размеры увеличиваются, так же как и размеры и количество хлоропластов и митохондрий в них, уменьшается объем вакуоли, формируются хлоропласты так называемого светового типа, приспособленные к функционированию в условиях холода [Климов и др., 1992, 1997; Трунова, Астахова, 1998; Трунова, 2007; Yu et al., 2011; Венжик и др., 2012; Venzhik et al., 2019]. Эти и другие адаптивные изменения, происходящие в клетках и тканях холодостойких растений под влиянием низких положительных температур [Rihan et al., 2017; Ding et al., 2019; Ritonga, Chen, 2020], как правило, сопровождаются формированием повышенной устойчивости к холоду, для индукции которой в условиях контролируемой среды обычно используют температуры, оптимальные с точки зрения закаливающего эффекта [Титов и др., 2006]. Однако динамика устойчивости и степень реали-

зации сопутствующих адаптивных изменений, происходящих в растительном организме при температурах, оказывающих на растения меньший закаливающий эффект, исследованы гораздо хуже, хотя такого рода данные представляют самостоятельный интерес. Таким образом, можно предположить, что существует взаимосвязь (и/или зависимость) между уровнем холодостойкости, который развивают растения под влиянием закаливающих воздействий разной интенсивности, и степенью проявления тех или иных адаптивных изменений. В связи с этим цель данного исследования – сравнительный анализ изменения некоторых показателей роста, водного обмена, а также холодостойкости растений пшеницы, подвергнутых закаливающим низкотемпературным воздействиям разной интенсивности.

Материалы и методы

В качестве объекта исследования использовали проростки пшеницы (*Triticum aestivum* L., *Poaceae*) морозостойкого сорта Московская 39, выращенные в рулонах фильтровальной бумаги на модифицированном питательном растворе Кнопа в камере искусственного климата при температуре воздуха 22 °C, его относительной влажности 60–70 %, освещенности ФАР 180 мкмоль/м² с и фотопериоде 14 ч. По достижении недельного возраста растения пшеницы разделяли на четыре группы и в течение 7 сут подвергали действию низких закаливающих температур 4, 8 и 12 °C, сохраняя прочие условия неизменными. В качестве контрольного варианта использовали растения, которые в течение всего опыта оставались при температуре 22 °C. Выбор интенсивности и продолжительности низкотемпературных воздействий основан на результатах предыдущих исследований [Титов и др., 2006].

Об устойчивости проростков судили по температуре (LT_{50}), вызывающей гибель 50 % палисадных клеток паренхимы листовых высевок после их 5-минутного промораживания в термоэлектрическом микрохолодильнике ТЖР-02/-20 («Интерм», Россия) при последовательном снижении температуры промораживания с интервалом 0,4 °С [Балагурова и др., 1982]. Жизнеспособность клеток определяли с помощью светового микроскопа Микмед-2 (ЛОМО, Россия) с объективом $\times 40$ по деструкции хлоропластов и коагуляции цитоплазмы.

Рост растений оценивали по накоплению сырой и сухой биомассы корней и побегов в соответствии со стандартной методикой, оводненность тканей рассчитывали по общепринятой формуле [Рогожин, Рогожина, 2013]. Интенсивность транспирации и устьичную проводимость листьев изучали с помощью портативной фотосинтетической системы НСМ-1000 (Walz, Германия).

Повторность при оценке устойчивости и упомянутых выше физиологических показателей в пределах одного варианта 3–6-кратная. Каждый опыт повторяли не менее 3 раз. В таблицах и на графиках приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. Статистическую значимость различий между средними оценивали на основании t-критерия

Стьюдента. В статье обсуждаются величины, статистически значимые при $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение

Проведенное исследование показало, что устойчивость клеток листьев пшеницы к промораживанию при всех изученных температурах (12, 8 и 4 °С) существенно возрастает, но величина прироста зависит от интенсивности закаливающего воздействия. Так, наибольший приrost холодоустойчивости был зафиксирован при температуре 4 °С, наименьший – при 12 °С, а температура 8 °С оказывала средний закаливающий эффект на проростки пшеницы (рис. 1).

Отметим, что согласно представлениям о делении температур на зоны (Фоновая, закаливающая и повреждающая) все три изученные нами температуры относятся к зоне закаливания [Дроздов, Курец, 2003; Титов и др., 2006]. Однако температура 12 °С наиболее близка к фоновой зоне, которая у озимой пшеницы, как правило, начинается с 15–16 °С. В то же время температура 4 °С располагается на границе с зоной повреждения, у озимых злаков близкой к 0 °С [Дроздов, Курец, 2003; Титов и др., 2006]. Именно этим обстоятельством объясняется разный приrost устойчивости под

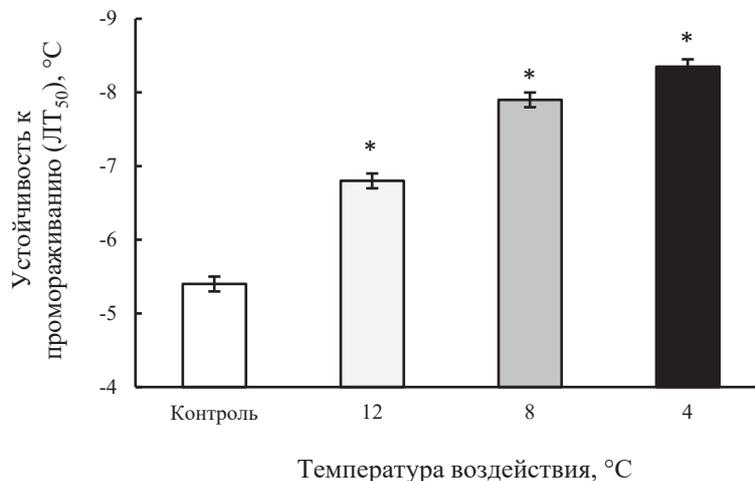


Рис. 1. Устойчивость клеток листьев пшеницы к промораживанию при низкотемпературных воздействиях разной интенсивности (12, 8 и 4 °С).

Здесь и далее на рисунках и в таблицах в качестве контрольного варианта представлены данные о проростках того же возраста, выращенных при 22 °С; * – отличия от контрольного уровня статистически значимы при $p < 0,05$

Fig. 1. Tolerance of wheat leaf cells to freezing under low temperature influences of different intensity (12, 8 and 4 °С).

Here and further in the figures and tables the data on seedlings of the same age grown at 22 °С are presented as the control level; * – differences from the control level are statistically significant at $p < 0.05$

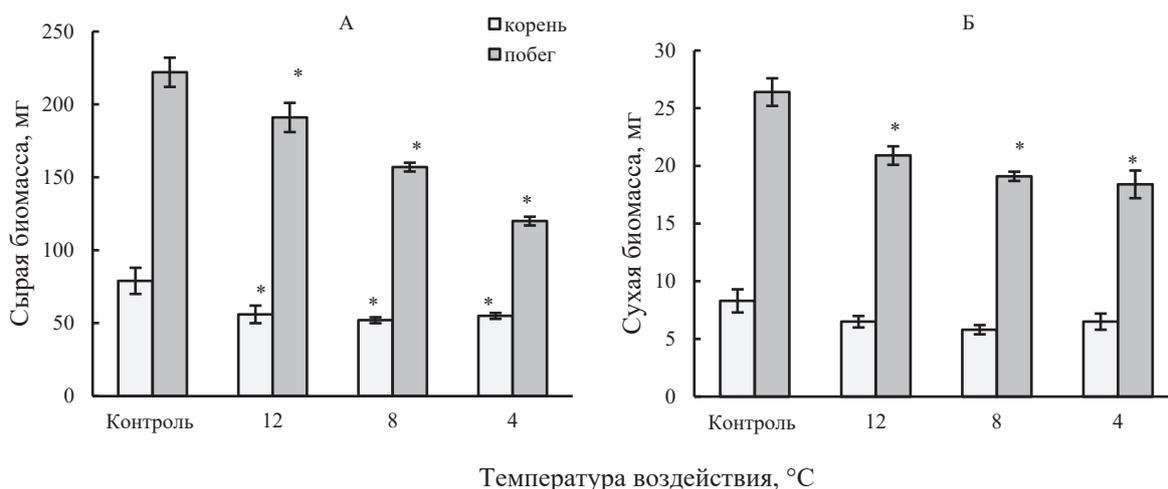


Рис. 2. Сырая (А) и сухая (Б) биомасса корней и побегов пшеницы при низкотемпературных воздействиях разной интенсивности (12, 8 и 4 °C)

Fig. 2. Fresh (A) and dry (B) biomass of wheat roots and shoots under low temperature influences of different intensity (12, 8 and 4 °C)

влиянием изученных воздействий. Очевидно, что величина прироста устойчивости возрастает с понижением температуры в пределах зоны холодового закаливания от 12 до 4 °C, то есть с продвижением от температур, близких к фоновым, до температур, расположенных на границе с повреждающими.

Кроме того, выбранные температурные режимы заметно тормозили накопление биомассы растений. При этом корни и побеги пшеницы по-разному реагировали на холодовые воздействия. Так, накопление сырой биомассы корней пшеницы снижалось (по сравнению с контрольными проростками) при всех вариантах низкотемпературного воздействия независимо от его интенсивности, в то время как снижение сырой биомассы побегов было тем больше, чем ниже была температура закаливания (рис. 2, А). Сходным образом изменялось и накопление сухой биомассы корней и побе-

гов растений пшеницы (рис. 2, Б). Отношение сухой биомассы корней к сырой существенно не изменялось под влиянием холода, но некоторое увеличение этого же показателя для побегов наблюдалось при действии температуры 4 °C (табл. 1).

Похожая тенденция отмечена для изменения оводненности тканей пшеницы: если оводненность корней практически не зависела от температуры закаливания, то оводненность побегов снижалась только под влиянием температуры 4 °C (табл. 1). Отметим также, что все низкотемпературные воздействия приводили к снижению интенсивности устьичной проводимости и транспирации листьев пшеницы (рис. 3; табл. 2).

Важно подчеркнуть адаптивный характер выявленных изменений, происходящих у пшеницы под влиянием температурных воздействий разной интенсивности. Так, торможение накопле-

Таблица 1. Показатели роста и водного обмена растений пшеницы при низкотемпературных воздействиях разной интенсивности (12, 8 и 4 °C)

Table 1. Indicators of growth and water exchange of wheat under low temperature influences of different intensity (12, 8 and 4 °C)

Показатели Indicators	Контроль Control	Температура воздействия Exposure temperature, °C		
		12	8	4
Сухая / сырая масса корней Dry / fresh weight of roots	0,11 ± 0,1	0,11 ± 0,1	0,10 ± 0,1	0,12 ± 0,1
Сухая / сырая масса побегов Dry / fresh weight of shoots	0,12 ± 0,1	0,11 ± 0,1	0,13 ± 0,1	0,15 ± 0,1
Оводненность тканей корней, % Water content of root tissues, %	89,4 ± 0,3	88,3 ± 0,4	87,0 ± 0,5	88,0 ± 0,6
Оводненность тканей побегов, % Water content of shoot tissues, %	88,1 ± 0,3	89,1 ± 0,2	87,5 ± 0,1	85,1 ± 0,5*

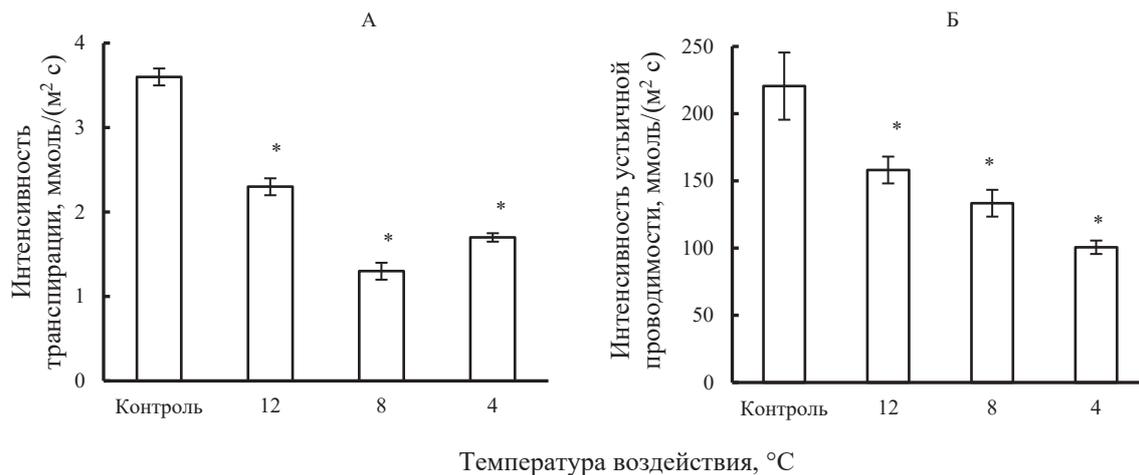


Рис. 3. Интенсивность транспирации (А) и устьичной проводимости (Б) листьев пшеницы при низкотемпературных воздействиях разной интенсивности (12, 8 и 4 °C)

Fig. 3. Intensity of transpiration (A) and stomatal conductance (B) of wheat leaves under low temperature influences of different intensity (12, 8 and 4 °C)

Таблица 2. Количественная оценка изменения показателей устойчивости, роста и водного обмена растений пшеницы в процессе адаптации к низкотемпературным воздействиям разной интенсивности

Table 2. Quantification of changes in the tolerance, growth and water exchange indicators of wheat in the process of adaptation to low temperature influences of different intensity

Показатель, % Indicator, %	Контроль Control	Температура воздействия / Exposure temperature, °C		
		12	8	4
Устойчивость Tolerance	100	123	146	154
Сырая биомасса корня Fresh weight of roots	171	113	113	113
Сырая биомасса побега Fresh weight of shoots	197	169	139	106
Сухая биомасса корня Dry weight of roots	173	135	125	135
Сухая биомасса побега Dry weight of shoots	218	175	158	152
Транспирация Transpiration	100	60	39	41
Устьичная проводимость Stomatal conductance	100	72	61	46

Примечание. Значения показателей приведены в % от значений исходного уровня, измеренных на недельных проростках до начала температурного воздействия.

Note. *The values of the indicators are given in percents of the initial level, taken as 100 %. The values of the initial level were measured on week-old seedlings before the start of temperature exposure.

ния биомассы растений свидетельствует об ингибировании ростовых процессов, которое необходимо для поддержания работы фотосинтетического аппарата у озимых злаков при адаптации к холоду [Hurry et al., 1995; Климов и др., 1997; Ensminger et al., 2006; Rihan et al., 2017]. Накопление сухой биомассы побегов под влиянием холода связано, скорее всего, со снижением оводненности тканей, которое, в свою очередь, может свидетельствовать о перераспределении воды в клетках, а именно об уменьшении объема вакуоли и «разрастании» цито-

плазмы, в которой накапливаются осмолитики (углеводы, липиды и др.), выполняющие кроме прочих криопротекторную функцию [Трунова, 2007; Yu et al., 2011; Janmohammadi et al., 2012; Theocharis et al., 2012; Ritonga, Chen, 2020]. Снижение транспирации и устьичной проводимости листьев пшеницы под влиянием низкой температуры, вероятно, связано с быстрым закрытием устьиц, позволяющим избежать обезвоживания тканей [Mahadjan, Tuteja, 2005; Reynolds et al., 2005], а также со снижением массы корневой системы и способности поглощать

воду и питательные вещества. Полученные данные хорошо соотносятся с представлениями о том, что выживание холодостойких растений в условиях действия низких температур в первую очередь определяется их способностью «перепрограммировать» направленность основных метаболических процессов в организме [Ensminger et al., 2006; Theocharis et al., 2012; Gusta, Wisniewski, 2013].

Важно, что практически для всех изученных показателей максимальная степень их изменения отмечена при температуре 4 °С (табл. 2). По крайней мере это касается изменений, происходящих в побегах пшеницы, в то время как реакция корней в меньшей степени зависела от интенсивности температурного воздействия. Причиной этого может быть разная приспособленность корней и побегов к температурному фактору. Как правило, корневая система растений, в отличие от надземных органов, не испытывает в процессе активной вегетации резких и значительных по амплитуде колебаний температуры среды, поэтому считается, что приспособительные возможности корней по сравнению с надземными органами ограничены [Родченко и др., 1988]. Кроме того, как показывают исследования, устойчивость клеток корня пшеницы под влиянием закалывающей температуры непосредственно на корневую систему не только не увеличивается, но в ряде случаев даже снижается [Титов, Таланова, 2011], и это подтверждает ограниченность адаптационных возможностей корневой системы.

Таким образом, установлено, что реакция растений пшеницы на температурные воздействия 4, 8 и 12 °С сопровождается рядом адаптивных изменений, степень проявления которых во многом зависит от интенсивности закалывания. Наибольшие изменения отмечены при температуре 4 °С, вызывающей максимальный прирост устойчивости. При этой температуре почти полностью тормозилось накопление сырой биомассы растений, хотя накопление сухой биомассы продолжалось, увеличивалось соотношение сухой биомассы побегов к сырой, снижались оводненность, интенсивность транспирации и устьичной проводимости листьев. Температура 12 °С вызывала минимальный прирост устойчивости и приводила к наименьшим изменениям изученных показателей, а вариант с температурой 8 °С занимал промежуточное положение.

Заключение

В целом полученные данные позволяют сделать вывод, что существует зависимость между

интенсивностью низкотемпературного воздействия и степенью реализации адаптивных возможностей озимых злаков, а следовательно, и уровнем холодоустойчивости, достигаемым при их закаливании. Чем ниже температура в зоне закалывания, тем более значительные адаптивные изменения происходят в растительном организме и тем большую устойчивость к действию низких температур способны развивать растения. Наиболее полно программа адаптации озимых злаков к холоду реализуется под влиянием температуры, вызывающей максимальный прирост устойчивости.

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» при финансовой поддержке из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0074).

Литература

- Балагурова Н. И., Дроздов С. Н., Хилков Н. И. Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1982. 6 с.
- Венжик Ю. В., Титов А. Ф., Таланова В. В., Фролова С. А., Таланов А. В., Назаркина Е. А. Влияние пониженной температуры на устойчивость и функциональную активность фотосинтетического аппарата пшеницы // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 2. С. 171–177.
- Венжик Ю. В., Титов А. Ф., Таланова В. В., Мирославов Е. А., Котеева Н. К. Структурно-функциональная реорганизация фотосинтетического аппарата растений пшеницы при холодовой адаптации // Цитология. 2012. Т. 54, № 12. С. 916–924.
- Дроздов С. Н., Курец В. К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. 172 с.
- Климов С. В. Биоэнергетические аспекты адаптации и устойчивости зимующих злаков к морозу // Успехи совр. биологии. 1987. Т. 104, № 2. С. 251–264.
- Климов С. В. Адаптация растений к стрессам через изменение донорно-акцепторных отношений на разных уровнях структурной организации // Успехи совр. биологии. 2008. Т. 128, № 3. С. 281–299.
- Климов С. В., Астахова Н. В., Давыденко С. В., Трунова Т. И. Влияние холода на функцию и структуру фотосинтетического аппарата озимой пшеницы и ржи // Физиол. раст. 1992. Т. 324, № 6. С. 1339–1344.
- Климов С. В., Астахова Н. В., Трунова Т. И. Связь холодоустойчивости растений с фотосинтезом и ультраструктурой хлоропластов и клеток // Физиол. раст. 1997. Т. 44, № 6. С. 879–886.

Рогожин В. В., Рогожина Т. В. Практикум по физиологии и биохимии растений. СПб.: ГИОРД, 2013. 352 с.

Родченко О. П., Маричева Э. А., Акимова Г. П. Адаптация растущих клеток корня к пониженным температурам. Новосибирск: Наука, 1988. 147 с.

Титов А. Ф., Таланова В. В. Локальное действие высоких и низких температур на растения. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. 166 с.

Титов А. Ф., Акимова Т. В., Таланова В. В., Топчиева Л. В. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. М.: Наука, 2006. 143 с.

Трунова Т. И. Растение и низкотемпературный стресс // Тимирязевские чтения. Т. 64. М.: Наука, 2007. 54 с.

Трунова Т. И., Астахова Н. В. Роль ультраструктуры клеток в формировании морозостойкости озимой пшеницы // Докл. РАН. 1998. Т. 359, № 1. С. 120–122.

Crosatti C., Rizza F., Badeck F. W., Mazzucotelli E., Cattivelli L. Harden the chloroplast to protect the plant // *Physiol. Plant.* 2013. Vol. 147, no. 1. P. 55–63. doi: 10.1111/j.1399-3054.2012.01689.x

Ding Ya., Shi Yi., Yang Sh. Advances and challenges in uncovering cold tolerance regulatory mechanisms in plants // *New Phytologist.* 2019. Vol. 222. P. 1690–1704. doi: 10.1111/nph.15696

Ensminger I., Busch F., Huner N. Photostasis and cold acclimation: sensing low temperature through photosynthesis // *Physiol. Plant.* 2006. Vol. 126, no. 1. P. 28–44. doi: 10.1111/j.1399-3054.2005.00627.x

Gusta L. W., Wisniewski M. Understanding plant cold hardiness: an opinion // *Physiol. Plant.* 2013. Vol. 147, no. 1. P. 4–14. doi: 10.1111/j.1399-3054.2012.01611.x

Huner N. P. A., Oquist G., Sarhan F. Energy balance and acclimation to light and cold // *Trends Plant Sci.* 1998. Vol. 3, no. 6. P. 224–230.

Hurry V. M., Strand A., Toboieson M., Gardestöm P., Öquist G. Cold hardening of spring and winter wheat and rye results in differential effects on growth, carbon metabolism, and carbohydrate content // *Plant Physiol.* 1995. Vol. 109, no. 2. P. 697–706. doi: 10.1104/pp.109.2.697

Janmohammadi M., Enayati V., Sabaghnia N. Impact of cold acclimation, de-acclimation and re-acclimation on carbohydrate content and antioxidant enzyme activities in spring and winter wheat // *Icel. Agric. Sci.* 2012. Vol. 25, no. 1. P. 3–11.

John R., Anjum N. A., Sopory S. K., Akram N. A., Ashraf M. Some key physiological and molecular processes of cold acclimation // *Biol. Plant.* 2016. Vol. 60, no. 4. P. 603–618. doi: 10.1007/s10535-016-0648-9

Kratsch H. A., Wise R. R. The ultrastructure of chilling stress // *Plant Cell Environ.* 2000. Vol. 23, no. 4. P. 337–350. doi: 10.1046/j.1365-3040.2000.00560.x

Mahadjan S., Tuteja N. Cold, salinity and drought stresses // *Arch. Biochem. Biophys.* 2005. Vol. 444, no. 2. P. 139–158.

Reynolds M. P., Mujeeb-Kasi A., Sawkins M. Prospects for utilizing plant-adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought- and salinity-prone environment // *Ann. Appl. Biol.* 2005. Vol. 146, no. 2. P. 239–259.

Rihan H. Z., Al-Issawi M., Fuller M. P. Advances in physiological and molecular aspects of plant cold tolerance // *J. Plant Interact.* 2017. Vol. 12, no. 1. P. 143–157. doi: 10.1080/17429145.2017.1308568

Ritonga F. N., Chen S. Physiological and molecular mechanism involved in cold stress tolerance in plants // *Plants.* 2020. Vol. 9, no. 5: 560. doi: 10.3390/plants9050560

Theocharis A., Clement Ch., Barka E. A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperature // *Planta.* 2012. Vol. 235, no. 6. P. 1091–1105. doi: 10.1007/s00425-012-164/-y

Venzhik Yu. V., Shchyogolev S. Yu., Dykman L. A. Ultrastructural reorganization of chloroplasts during plant adaptation to abiotic stress factors // *Russ. J. Plant Physiol.* 2019. Vol. 66, no. 6. P. 850–863. doi: 10.1134/S102144371906013X

Yu J., Cang J., Zhou Z., Liu L. Anatomical structure composition between leaves of two winter wheat cultivars with different cold/freezing tolerance under low temperature stress // *J. Northeast Agr. University.* 2011. Vol. 18. P. 1–3. doi: 10.1016/S1006-8104(13)60091-4

Поступила в редакцию 14.08.2020

References

Balagurova N. I., Drozdov S. N., Khilkov N. I. Metod opredeleniya ustoichivosti rastitel'nykh tkanei k promorazhivaniyu [Method for determination of plant tissues tolerance to freezing]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1982. 6 p.

Drozdov C. N., Kurets V. K. Nekotorye aspekty ekologicheskoi fiziologii rastenii [Some aspects of ecological plant physiology]. Petrozavodsk: PetrSU, 2003. 172 p.

Klimov S. V. Adaptatsiya rastenii k stressam cherez izmenenie donorno-aktseptornykh otnoshenii na raznykh urovnyakh strukturnoi organizatsii [Plants adaptation to stresses through donor-acceptor relations on different levels of structural organization]. *Uspekhi sovr. biol.* [Biol. Bull. Reviews]. 2008. Vol. 128, no. 3. P. 281–299.

Klimov S. V. Bioenergeticheskie aspekty adaptatsii i ustoichivosti zimuyushchikh zlakov k morozu [Bioenergetic aspects of adaptation and tolerance of wintering

cereals to frost]. *Uspekhi sovr. biol.* [Biol. Bull. Reviews]. 1987. Vol. 104, no. 2. P. 251–264.

Klimov S. V., Astakhova N. V., Davydenko S. V., Trunova T. I. Vliyanie kholoda na funktsiyu i strukturu fotosinteticheskogo apparata ozimoi pshenitsy i rzhi [Effect of cold on the function and structure of the photosynthetic apparatus of winter wheat and rye]. *Fiziol. rast.* [Russ. J. Plant Physiol.]. 1992. Vol. 324, no. 6. P. 1339–1344.

Klimov S. V., Astakhova N. V., Trunova T. I. Svyaz' kholodoustoichivosti rastenii s fotosintezom i ul'trastrukturou khloroplastov i kletok [Relation of cold tolerance of plants with photosynthesis and ultrastructure of chloroplasts and cells]. *Fiziol. rast.* [Russ. J. Plant Physiol.]. 1997. Vol. 44, no. 6. P. 879–886.

Rodchenko O. P., Maricheva E. A., Akimova G. P. Adaptatsiya rastushchikh kletok kornya k ponizhennym

temperaturam [Adaptation of growing root cells to low temperatures]. Novosibirsk: Nauka, 1988. 147 p.

Rogozhin V. V., Rogozhina T. V. Praktikum po fiziologii i biokhimii rastenii [Practical work on physiology and biochemistry of plants]. St. Petersburg: GIOR, 2013. 352 p.

Titov A. F., Akimova T. V., Talanova V. V., Topchieva L. V. Ustoichivost' rastenii v nachal'nyi period deistviya neblagopriyatnykh temperatur [Plant tolerance in the initial period of unfavorable temperatures effects]. Moscow: Nauka, 2006. 143 p.

Titov A. F., Talanova V. V. Lokal'noe deistvie vysokikh i nizkikh temperatur na rasteniya [Local effect of high and low temperatures on plants]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2011. 166 p.

Trunova T. I., Astakhova N. V. Rol' ul'trastruktury kletok v formirovanii morozostoikosti ozimoi pshenitsy [The role of cell ultrastructure in the formation of frost tolerance of winter wheat]. Dokl. RAN [Dokl. RAS]. 1998. Vol. 359, no. 1. P. 120–122.

Trunova T. I. Rastenie i nizkotemperaturnyi stress [Plants and low-temperature stress]. Timiryazevskie chteniya [The Timiryazev Readings]. Moscow: Nauka, 2007. Vol. 64. 54 p.

Crosatti C., Rizza F., Badeck F. W., Mazzucotelli E., Cattivelli L. Harden the chloroplast to protect the plant. *Physiol. Plant.* 2013. Vol. 147, no. 1. P. 55–63. doi: 10.1111/j.1399-3054.2012.01689.x

Ding Ya., Shi Yi., Yang Sh. Advances and challenges in uncovering cold tolerance regulatory mechanisms in plants. *New Phytologist.* 2019. Vol. 222. P. 1690–1704. doi: 10.1111/nph.15696

Ensminger I., Busch F., Huner N. Photostasis and cold acclimation: sensing low temperature through photosynthesis. *Physiol. Plant.* 2006. Vol. 126, no. 1. P. 28–44. doi: 10.1111/j.1399-3054.2005.00627.x

Gusta L. W., Wisniewski M. Understanding plant cold hardiness: an opinion. *Physiol. Plant.* 2013. Vol. 147, no. 1. P. 4–14. doi: 10.1111/j.1399-3054.2012.01611.x

Huner N. P. A., Oquist G., Sarhan F. Energy balance and acclimation to light and cold. *Trends Plant Sci.* 1998. Vol. 3, no. 6. P. 224–230.

Hurry V. M., Strand A., Tobioeson M., Gardestöm P., Öquist G. Cold hardening of spring and winter wheat and rape results in differential effects on growth, carbon metabolism, and carbohydrate content. *Plant Physiol.* 1995. Vol. 109, no. 2. P. 697–706. doi: 10.1104/pp.109.2.697

Janmohammadi M., Enayati V., Sabaghnia N. Impact of cold acclimation, de-acclimation and re-acclimation on carbohydrate content and antioxidant enzyme acti-

vities in spring and winter wheat. *Icel. Agric. Sci.* 2012. Vol. 25, no. 1. P. 3–11.

John R., Anjum N. A., Sopory S. K., Akram N. A., Ashraf M. Some key physiological and molecular processes of cold acclimation. *Biol. Plant.* 2016. Vol. 60, no. 4. P. 603–618. doi: 10.1007/s10535-016-0648-9

Kratsch H. A., Wise R. R. The ultrastructure of chilling stress. *Plant Cell Environ.* 2000. Vol. 23, no. 4. P. 337–350. doi: 10.1046/j.1365-3040.2000.00560.x

Mahadjan S., Tuteja N. Cold, salinity and drought stresses. *Arch. Biochem. Biophys.* 2005. Vol. 444, no. 2. P. 139–158.

Reynolds M. P., Mujeeb-Kasi A., Sawkins M. Prospects for utilizing plant-adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought- and salinity-prone environment. *Ann. Appl. Biol.* 2005. Vol. 146, no. 2. P. 239–259.

Rihan H. Z., Al-Issawi M., Fuller M. P. Advances in physiological and molecular aspects of plant cold tolerance. *J. Plant Interact.* 2017. Vol. 12, no. 1. P. 143–157. doi: 10.1080/17429145.2017.1308568

Ritonga F. N., Chen S. Physiological and molecular mechanism involved in cold stress tolerance in plants. *Plants.* 2020. Vol. 9, no. 5: 560. doi: 10.3390/plants9050560

Theocharis A., Clement Ch., Barka E. A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperature. *Planta.* 2012. Vol. 235, no. 6. P. 1091–1105. doi: 10.1007/s00425-012-164/-y

Venzhik Yu. V., Titov A. F., Talanova V. V., Frolova S. A., Talanov A. V., Nazarkina E. A. Influence of lowered temperature on the resistance and functional activity of the photosynthetic apparatus of wheat plants. *Biol. Bull.* 2011. Vol. 38, no. 2. P. 132–137.

Venzhik Yu. V., Titov A. F., Talanova V. V., Miroslavov E. A., Koteeva N. K. Structural and functional reorganization of the photosynthetic apparatus in adaptation to cold of wheat plants. *Cell Tissue Biol.* 2013. Vol. 7, no. 1. P. 168–176.

Venzhik Yu. V., Shchyogolev S. Yu., Dykman L. A. Ultrastructural reorganization of chloroplasts during plant adaptation to abiotic stress factors. *Russ. J. Plant Physiol.* 2019. Vol. 66, no. 6. P. 850–863. doi: 10.1134/S102144371906013X

Yu J., Cang J., Zhou Z., Liu L. Anatomical structure composition between leaves of two winter wheat cultivars with different cold/freezing tolerance under low temperature stress. *J. Northeast Agr. University.* 2011. Vol. 18. P. 1–3. doi: 10.1016/S1006-8104(13)60091-4

Received August 14, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Венжик Юлия Валерьевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН
ул. Ботаническая, 35, Москва, Россия, 127276
эл. почта: jul.venzhik@gmail.com
тел.: +79170268420

CONTRIBUTORS:

Venzhik, Yulia

Timiryazev Institute of Plant Physiology,
Russian Academy of Sciences,
35 Botanicheskaya St., 127276 Moscow, Russia
e-mail: Jul.Venzhik@gmail.com
tel.: +79170268420

Холопцева Екатерина Станиславовна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: holoptseva@krc.karelia.ru

Игнатенко Анна Анатольевна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: angelina911@ya.ru

Таланова Вера Викторовна

д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910

Kholoptseva, Ekaterina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: holoptseva@krc.karelia.ru

Ignatenko, Anna

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: angelina911@ya.ru

Talanova, Vera

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia