

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 58.036.5:546.48

РАЗДЕЛЬНОЕ И СОВМЕСТНОЕ ДЕЙСТВИЕ НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ И КАДМИЯ НА НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ПШЕНИЦЫ

Ю. В. Венжик, А. Ф. Титов, Е. С. Холопцева, В. В. Таланова

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучалась динамика ряда показателей водного обмена, фотосинтетической активности и холодоустойчивости у пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при **раздельном и совместном действии** низкой закаливающей температуры 4 °С и кадмия (100 мкМ). Установлено, что под влиянием указанных стресс-факторов в клетках и тканях пшеницы происходит комплекс физиологических изменений, динамика которых зависит от стрессора. В частности, низкая температура вызывает у пшеницы ряд адаптивных изменений, способствующих формированию повышенной холодоустойчивости, а именно: увеличение размеров клеток мезофилла, числа хлоропластов в них и содержания хлорофиллов в светособирающем комплексе, стабилизацию скорости фотосинтеза, транспирации и устьичной проводимости листьев, снижение оводненности тканей. В присутствии кадмия по мере увеличения продолжительности его действия снижается холодоустойчивость листьев и развиваются токсические эффекты на растения: прекращается рост клеток мезофилла, в них уменьшается число хлоропластов, в листьях уменьшается содержание фотосинтетических пигментов, появляются признаки хлороза. При совместном действии этих стресс-факторов кадмий препятствует развитию некоторых адаптивных реакций, вызываемых действием холода (увеличение размеров клеток, числа хлоропластов в них), а низкая температура частично нивелирует токсическое влияние кадмия на пигментный аппарат растений и предотвращает развитие хлороза. Таким образом, результаты проведенных исследований показывают, что реакция растений пшеницы на совместное действие низкой температуры и кадмия существенно отличается от их реакции на действие тех же стресс-факторов по отдельности.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L.; низкая температура; кадмий; водный обмен; фотосинтетический аппарат; холодоустойчивость.

Yu. V. Venzhik, A. F. Titov, E. S. Kholoptseva, V. V. Talanova. SEPARATE AND COMBINED EFFECTS OF LOW TEMPERATURE AND CADMIUM ON SOME PHYSIOLOGICAL INDICATORS IN WHEAT

The effects of separate and combined impact of low temperature (4 °C) and cadmium (100 μM) on the dynamics of a number of indicators of the water metabolism, photo-

synthetic activity and cold tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) were investigated. It was found that these stress factors induce a complex of physiological changes in wheat cells and tissues, but their dynamics depends on the type of the stress factor. Thus, low temperature caused a number of protective and adaptive changes in wheat cells, such as enlargement of mesophyll cells, increase in the number of chloroplasts in them and chlorophyll content in the light-harvesting complex, stabilization of the rate of photosynthesis, transpiration and stomatal conductance of leaves, reduction of the water content of tissues. Probably these changes enhance the cold tolerance of plants. In the presence of cadmium the cold tolerance of leaves decreased and the toxic effects of cadmium developed as the impact continued: the growth of mesophyll cells stopped, the number of chloroplasts in them decreased, the content of photosynthetic pigments in the leaves declined, there appeared signs of chlorosis. In a combined treatment, cadmium prevented the development of some adaptive responses to low temperature (enlargement of cells and increase in the number of chloroplasts in them), whereas the cold partially dampened the toxic effects of cadmium on the pigment apparatus of the plants and prevented the development of chlorosis. Our results thus show that the response of wheat plants to the combined effect of low temperature and cadmium is significantly different from their reaction to these stressors acting individually.

Key words: *Triticum aestivum* L.; low temperature; cadmium; water metabolism; photosynthetic apparatus; cold tolerance.

Введение

Низкая температура и тяжелые металлы, в частности кадмий, относятся к факторам, негативно влияющим на растения и ограничивающим их рост и распространение [Ruelland, Zachovski, 2010; Theocharis et al., 2012; Hoseni, Zargari, 2013; Титов и др., 2014]. Каждый из этих факторов способен оказывать существенное влияние и на другие основные физиологические процессы растений, включая водный обмен и фотосинтез [Ruelland, Zachovski, 2010; Theocharis et al., 2012; Казнина, Титов, 2013; Tran, Popova, 2013]. В природных условиях они достаточно часто воздействуют на растения одновременно, например, в северных районах на территориях, прилежащих к крупным промышленным предприятиям, автострадам и т. д. Тем не менее сведения о совместном действии указанных стресс-факторов на основные физиологические процессы в известной нам литературе немногочисленны [Гармаш, Головки, 2009; Репкина и др., 2014], хотя они могли бы расширить существующие представления о защитно-приспособительных реакциях растений, обеспечивающих их устойчивость в условиях одновременного действия двух и более стрессоров разной природы. Учитывая это, мы провели сравнительное изучение динамики показателей водного обмена, активности фотосинтетического аппарата (ФСА) и холодоустойчивости у проростков озимой пшеницы при отдельном и совместном действии низкой температуры и кадмия.

Материалы и методы

Исследования выполнены на приборно-аналитической базе Центра коллективного пользования научным оборудованием Института биологии КарНЦ РАН «Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера».

Опыты проводили с проростками озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 39, выращенными в рулонах фильтровальной бумаги на питательном растворе с добавлением микроэлементов в камере искусственного климата при температуре воздуха 22 °С, его относительной влажности 60–70 %, освещенности 10 клк, фотопериоде 14 ч. По достижении недельного возраста проростки в течение 7 сут подвергали действию низкой закалывающей температуры 4 °С или сульфата кадмия (100 мкМ), а также их совместному действию, сохраняя прочие условия неизменными.

Интенсивность транспирации, устьичную проводимость и скорость фотосинтеза листьев изучали с помощью портативной фотосинтетической системы HCM-1000 (Walz, Германия). Оводненность тканей рассчитывали по общепринятой формуле [Рогожин, Рогожина, 2013]. Содержание хлорофиллов измеряли на спектрофотометре СФ-2000 (Спектр, Россия) в спиртовой вытяжке [Lichtenthaler, Wellburn, 1983]. Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) от их суммы рассчитывали с учетом того, что весь хлорофилл *b* находится в ССК, а отношение хлорофиллов *a/b* в ССК

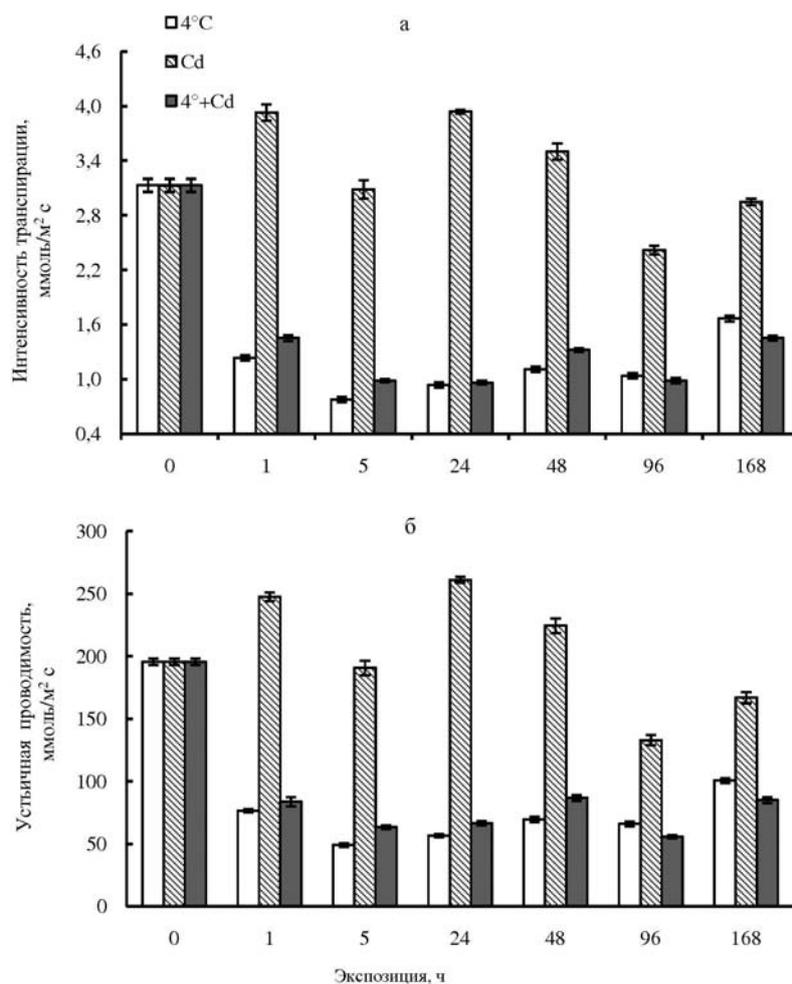


Рис. 1. Раздельное и совместное влияние температуры (4 °С) и кадмия (100 мкМ) на интенсивность транспирации (а) и устьичную проводимость (б) листьев пшеницы

равно 1,2 [Lichtenthaler, 1987]. Измерение клеток мезофилла и подсчет числа хлоропластов в них производили в мацерированной суспензии листьев [Гавриленко, Жигалова, 2003].

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

Повторность в пределах отдельного опыта при оценке устойчивости и указанных выше физиологических показателей составляла 3–6 раз. Каждый опыт повторяли не менее 3 раз. Для определения размеров клеток и подсчета количества хлоропластов в них в каждом варианте опыта анализировали 80–100 клеток

мезофилла. В таблицах и на графиках приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. В статье обсуждаются величины, достоверные при $p \leq 0,05$.

Результаты

Интенсивность транспирации, устьичная проводимость и оводненность тканей. Исследования показали, что под влиянием температуры 4 °С транспирация и устьичная проводимость листьев пшеницы значительно (на 60 %) снижаются уже в первые часы опыта, но в дальнейшем (на 2–4-е сут) остаются примерно на том же уровне, а к 7-м сут даже немного возрастают (рис. 1). Кадмий (при 22 °С), напротив, вызывал небольшое увеличение показателей в течение первых суток опыта, а затем они снижались до 80–90 % от исходных значений (см. рис. 1). При совместном действии низкой температуры и кадмия изменения транспирации и устьичной проводимости листьев были схожи с их изменениями при 4 °С: существенное

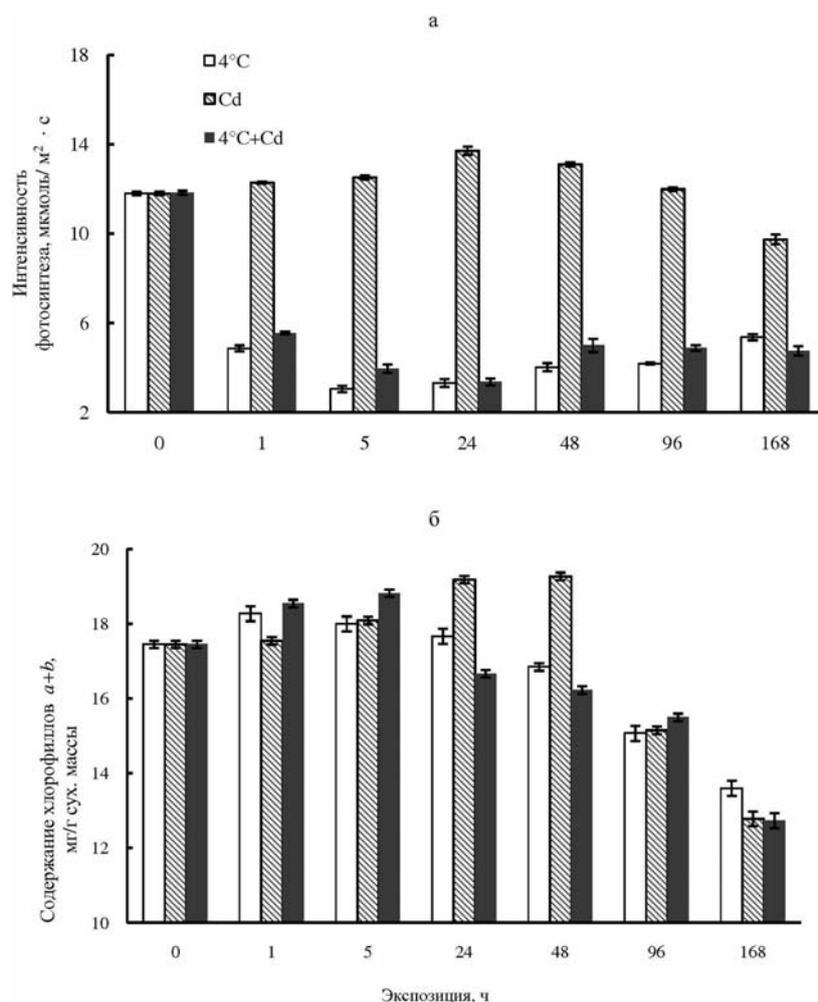


Рис. 2. Раздельное и совместное влияние температуры (4 °С) и кадмия (100 мкМ) на интенсивность фотосинтеза (а) и суммарное содержание хлорофиллов (б) в листьях пшеницы

снижение показателей происходило в первые часы опыта, а к 7-м сут наблюдалась их стабилизация (см. рис. 1). Оводненность тканей побегов достоверно снижалась под влиянием низкой температуры и при совместном действии стресс-факторов (к 4–7-м сут опыта), а в присутствии кадмия при 22 °С этот показатель оставался на уровне исходных значений (табл. 1).

Таблица 1. Раздельное и совместное влияние температуры (4 °С) и кадмия (100 мкМ) на оводненность тканей побега пшеницы

Экспозиция, ч	Оводненность побега, %		
	4 °С	Cd	4 °С+Cd
0	89,3 ± 0,4	89,3 ± 0,4	89,3 ± 0,4
24	88,1 ± 0,6	88,7 ± 0,1	88,2 ± 0,7
96	86,3 ± 0,3*	87,1 ± 0,1	85,9 ± 0,4*
168	85,1 ± 0,3*	86,8 ± 0,1	85,1 ± 0,5*

Интенсивность фотосинтеза и содержание фотосинтетических пигментов. Интенсивность фотосинтеза листьев пшеницы под влиянием

температуры 4 °С и при ее совместном действии с кадмием снижалась в течение первых суток опыта, а затем постепенно возрастала, составляя к концу эксперимента 40 % от исходной (рис. 2, а). Под влиянием кадмия (при 22 °С), наоборот, интенсивность фотосинтеза уменьшалась (на 20 %) только к 7-м сут опыта (см. рис. 2, а).

Установлено, что суммарное содержание хлорофиллов в листьях пшеницы возрастало в течение первых нескольких суток при всех видах стрессового воздействия (рис. 2, б). В дальнейшем (на 2–7-е сут) зафиксировано снижение этого показателя, которое было наиболее выражено при 4 °С (см. рис. 2, б). Важно, что увеличение доли хлорофилла в ССК отмечено как при раздельном, так и при совместном действии стрессоров (табл. 2). Отметим также, что в присутствии кадмия (при 22 °С) на 4–5-е сут опыта у проростков пшеницы зафиксированы визуальные признаки хлороза, которые отсутствовали при 4 °С и совместном действии стресс-факторов.

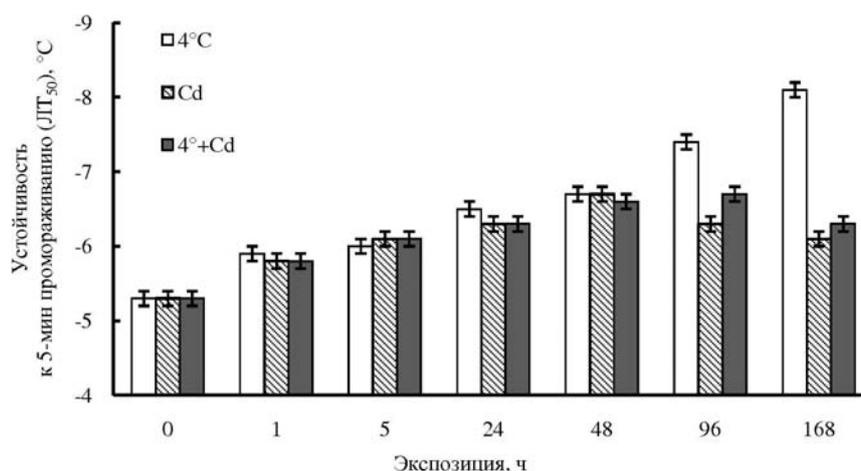


Рис. 3. Раздельное и совместное влияние температуры (4 °С) и кадмия (100 мкМ) на холодоустойчивость (ЛТ₅₀) клеток листьев пшеницы

Таблица 2. Раздельное и совместное влияние температуры (4 °С) и кадмия (100 мкМ) на содержание хлорофилла в светособирающем комплексе (ССК) пшеницы

Экспозиция, ч	Содержание хлорофилла в ССК, % от общего содержания хлорофилла		
	4 °С	Cd	4 °С + Cd
0	52	52	52
1	50	53	55
5	57	55	57
24	54	56	57
48	57	55	57
96	55	55	58
168	56	56	57

Мезоструктура клеток. Установлено, что на 4–7-е сут низкотемпературного воздействия в листьях пшеницы существенно увеличиваются размеры клеток мезофилла, а отношение длинной оси клетки к короткой при этом снижается (табл. 3), что свидетельствует о смене формы клеток на более округлую. Почти одновременно значительно увеличивалось количество хлоропластов в клетках мезофилла (см. табл. 3). Кадмий, независимо от сопутствующей температуры, не вызывал изменений в размерах и форме клеток листьев, а к концу опыта (на 7-е сут) в них уменьшалось число хлоропластов (см. табл. 3).

Устойчивость. Исследования показали, что в течение первых двух суток опыта холодоустойчивость пшеницы увеличивалась сходным образом во всех вариантах опыта (рис. 3). Но в дальнейшем (на 3–7-е сут) динамика устойчивости зависела от вида стрессового воздействия. Так, при 4 °С устойчивость росла в течение всего опыта, в присутствии кадмия (при 22 °С) снижалась к 4-м сут, а при совместном действии стресс-факторов – снижалась к 7-м сут воздействия (см. рис. 3).

Таблица 3. Раздельное и совместное влияние температуры (4 °С) и кадмия (100 мкМ) на размеры клеток мезофилла и число хлоропластов в них в листьях пшеницы

Экспозиция, ч	Площадь клеток, мкм ²	L/W	Количество хлоропластов в клетке, шт.
4 °С			
0	324,6 ± 9,7	1,9	10 ± 0,1
24	367,3 ± 21,7	1,7	10 ± 0,3
96	505,9 ± 11,4*	1,5	13 ± 0,3*
168	462,1 ± 9,7*	1,5	13 ± 0,2*
Cd			
0	324,6 ± 9,7	1,9	10 ± 0,1
24	314,6 ± 9,7	1,9	10 ± 0,1
96	301,7 ± 8,5	1,9	10 ± 0,1
168	326,7 ± 7,9	1,8	9 ± 0,2*
4 °С + Cd			
0	324,6 ± 9,7	1,9	10 ± 0,1
24	345,2 ± 11,8	1,7	10 ± 0,2
96	342,3 ± 7,7	1,8	10 ± 0,1
168	342,4 ± 12,2	1,7	9 ± 0,2*

Примечание. L/W – отношение длинной оси клетки к короткой; *отличия от исходного уровня достоверны при $p \leq 0,05$.

Обсуждение

В результате исследования установлено, что как при раздельном, так и при совместном действии низкой закалывающей температуры (4 °С) и кадмия в субповреждающей концентрации (100 мкМ) у растений пшеницы происходит целый ряд изменений, касающихся водного обмена, активности ФСА и холодоустойчивости.

Например, резкое снижение транспирации и устьичной проводимости листьев пшеницы в первые часы действия низкой температуры (см. рис. 1), скорее всего, связано с быстрым закрытием устьиц – одной из первых реакций

растений на охлаждение [Flexas, Medrano, 2002; Mahadjan, Tuteja, 2005; Aghaee et al., 2011]. У многих теплолюбивых культур, таких как фасоль [Martzner, Comstock, 2001], перец [Dodd et al., 2000], некоторые сорта оливы [Péres-López et al., 2010], кукуруза [Melkonian et al., 2004], огурец [Lee et al., 2004] и рис [Yu et al., 2006], этот процесс сопровождается снижением градиента водного потенциала, т. е. возникновением дисбаланса между поглощением воды и транспирацией, вследствие чего нарушаются минеральное питание, фотосинтез и рост. В отличие от этого большинство холодостойких растений способны поддерживать градиент водного потенциала и при закрытых устьицах [Wilkinson et al., 2001; Reynolds et al., 2005], а снижение транспирации и устьичной проводимости их листьев позволяют избежать обезвоживания при понижении температуры [Mahadjan, Tuteja, 2005; Reynolds et al., 2005]. Стабилизация этих процессов при охлаждении растений обычно сопровождается изменениями проницаемости клеточных мембран для воды [Beck et al., 2007] и ее перераспределением в клетке, в частности, уменьшением объема вакуоли и «разрастанием» цитоплазмы [Трунова, 2007], в которой накапливаются сахара и другие осмолитики [Jammhaidi et al., 2012; Klíma et al., 2012], обладающие криопротекторными свойствами, а также дегидрины и другие белки, защищающие клеточные структуры от излишних потерь воды [Verslues et al., 2006], которые происходят при охлаждении (см. табл. 1).

Исследования показали, что интенсивность фотосинтеза также снижалась только в первые часы охлаждения пшеницы, а в дальнейшем оставалась на постоянном уровне (см. рис. 2, а). Скорее всего, подобная стабилизация скорости фотосинтеза обусловлена комплексом адаптивных физиолого-биохимических и структурно-функциональных изменений ФСА [Мирославов, 1994; Лось, 2005; Трунова, 2007; Ruelland, Zachowski, 2010; Венжик и др., 2011, 2012; Theocharis et al., 2012], характерных для холодостойких растений в условиях охлаждения. Отдельно подчеркнем, что под влиянием низкой температуры происходит существенное увеличение холодоустойчивости листьев пшеницы, которое начинается в первые часы опыта и продолжается до его конца (рис. 4; табл. 4). Логично полагать, что этому процессу способствуют и те защитно-приспособительные реакции (снижение оводненности тканей, стабилизация транспирации, устьичной проводимости, интенсивности фотосинтеза, увеличение содержания хлорофиллов в ССК, урупнение

клеток мезофилла и увеличение числа хлоропластов в них), которые отмечены нами в клетках и тканях пшеницы при охлаждении.

В присутствии кадмия динамика изученных физиологических показателей существенным образом отличалась от таковой при 4 °С (см. табл. 4). Попутно отметим, что в наших экспериментах кадмий был использован в форме сульфата, однако влияние аниона на физиологические процессы нами не учитывалось, поскольку при внесении соли в используемой концентрации он не оказывает на растения токсического действия [Kowalska, 2005].

Таблица 4. Количественная оценка изменений некоторых физиологических показателей у пшеницы в зависимости от вида стрессового воздействия*

Показатель	Виды стрессового воздействия		
	4 °С	Cd	4 °С + Cd
Транспирация	53	94	46
Устьичная проводимость	51	85	44
Интенсивность фотосинтеза	43	78	38
Хлорофиллы <i>a+b</i>	78	73	73
Количество хлоропластов	130	90	90
Площадь клеток мезофилла	142	100	105
Холодоустойчивость	153	115	119

Примечание. *Значения показателей приведены на 7-е сут в % от исходного уровня, который принят за 100 %.

Влияние кадмия на устьичную проводимость, транспирацию листьев и оводненность побегов пшеницы оказалось слабо выраженным. Скорее всего, кадмий в данной концентрации не вызывает серьезных нарушений в водном обмене пшеницы. Способность поддерживать достаточно высокий уровень показателей водного обмена в условиях действия различных концентраций кадмия отмечена для пшеницы [Bichnoi et al., 1993] и других злаков, например, тимофеевки [Батова и др., 2013], ячменя [Vassilev et al., 1998; Казнина и др., 2011] и риса [Uraguchi et al., 2009].

В наших опытах установлено, что под влиянием кадмия снижается интенсивность фотосинтеза пшеницы (см. рис. 2, а), прекращается рост клеток мезофилла (см. табл. 3), существенно уменьшается число хлоропластов в них (см. табл. 3) и содержание хлорофиллов в листьях (см. рис. 2, б; табл. 4), появляются признаки хлороза. Эти результаты хорошо согласуются с литературными данными, по которым снижение интенсивности фотосинтеза в присутствии кадмия является основным проявлением его токсического действия на растения [Hasan et al., 2009; Hoseini, Zargari, 2013; Титов и др., 2014], и связано оно, в частности,

с негативным влиянием кадмия на пигментный аппарат, ультраструктуру хлоропластов и др. [Казнина, Титов, 2013; Tran, Popova, 2013; Wang et al., 2014]. **Нами также показано, что проявление токсических эффектов кадмия в использованной концентрации происходит лишь на 3–7-е сут опыта, совпадая по времени со снижением холодоустойчивости листьев.** Вероятно, это связано с тем, что у пшеницы, как и у всех злаков, большая часть кадмия задерживается в корневой системе, которая становится первым барьером на пути поступления кадмия в лист [Казнина, Титов, 2013]. Очевидно, только на 3–7-е сут воздействия содержание кадмия в листьях достигает уровня, при котором проявляются его основные токсические эффекты [Репкина и др., 2012].

Особый интерес представляют данные о совместном влиянии низкой температуры и кадмия на водный обмен и ФСА пшеницы. Нами установлено, что характер изменения транспирации, устьичной проводимости, оводненности тканей и интенсивности фотосинтеза пшеницы при совместном действии изученных стресс-факторов был в целом таким же, как при 4 °С, то есть определялся действием на основные физиологические процессы растений главным образом температуры (см. табл. 4). Однако некоторые из изученных показателей при совместном действии стресс-факторов изменялись так же, как и под влиянием кадмия, а именно прекращался рост клеток мезофилла, снижалось число хлоропластов в них и содержание хлорофиллов в листьях (см. рис. 2, б; табл. 3, 4). Важно, что признаки хлороза, вызываемые кадмием, не наблюдались при совместном его действии с температурой. С одной стороны, такая реакция растений может быть связана с тем, что в условиях охлаждения интенсивность всасывания воды и веществ клетками корня снижается [Reynolds et al., 2005], поэтому при 4 °С кадмий попадает в листья в меньшей концентрации, чем при 22 °С [Репкина, 2014], и его негативное влияние на пигментный аппарат ослабевает. С другой стороны, известно, что под влиянием холода в клетках и тканях пшеницы реализуется комплекс адаптивных реакций, направленных на поддержание активности ФСА [Трунова, 2007; Ruelland, Zachowski, 2010; Венжик и др., 2011, 2012; Theocharis et al., 2012], **которые могут препятствовать развитию хлороза.** Увеличение холодоустойчивости пшеницы, происходящее при этом, также свидетельствует в пользу высказанного предположения о развитии некоторых температурозависимых адаптивных реакций при совместном действии стресс-факторов на растения.

Полученные результаты хорошо корреспондируются с известными из литературы данными о том, что при совместном действии стресс-факторов действие одного из них может частично сглаживать негативные эффекты другого. Показано, например, что засоление увеличивает устойчивость фотосистем к тепловому шоку [Lu et al., 2003] и охлаждению [Cheng et al., 2014], а также препятствует развитию негативных эффектов облучения на ФСА и вызывает усиленное накопление пролина [Çacirlar et al., 2008]. **Облучение растений, в свою очередь, снижает негативные эффекты засоления, вызывая усиленное накопление низкомолекулярных антиоксидантов** [Радюкина и др., 2012]. Совместное действие низкой температуры и кадмия вызывает меньшее увеличение проницаемости мембран, чем их действие по отдельности [Лукаткин и др., 2003]. Кроме того, изменение температуры выращивания растений уменьшает негативное влияние кадмия на дыхание [Гармаш, Головки, 2009] и увеличивает устойчивость растений к фотоингибированию, вызванному действием тяжелых металлов [Streb et al., 2008].

Как показывает анализ литературы, при совместном действии нескольких стресс-факторов на растительный организм их негативные эффекты могут не только нивелироваться, но и суммироваться. Например, совместное действие **UV-B облучения и кадмия вызывает более сильное ингибирование фотосистем, чем их раздельное действие** [Prasad et al., 2004]. Сходные результаты получены при изучении засоления и тяжелых металлов [Ma et al., 2012]. Суммирование эффектов низкой температуры и кадмия установлено в исследованиях их влияния на рост растений [Гармаш, Головки, 2009; Репкина и др., 2014]. В целом наши результаты и литературные данные говорят о том, что реакция растений на совместное (одновременное или последовательное) действие стрессоров может быть различной. Она зависит от природы стрессоров, их дозы, сопутствующих условий и во многих случаях отличается от реакции на действие тех же стрессоров по отдельности.

Заключение

Проведенные исследования показали, что как при раздельном, так и при совместном действии низкой температуры и кадмия у растений пшеницы развивается комплекс изменений, затрагивающих основные физиологические процессы, в частности, водный обмен, фотосинтез и формирование холодоустойчивости. Характер происходящих при этом изменений

определяется видом стрессового воздействия, и если под влиянием низкой закалывающей температуры происходит адаптация растений к холоду, то в присутствии кадмия (100 мкМ) по мере увеличения продолжительности его действия развиваются токсические эффекты, связанные в основном с его влиянием на фотосинтетический аппарат растений. При совместном действии указанных факторов кадмий препятствует развитию некоторых температурозависимых адаптивных реакций (увеличение размеров клеток мезофилла и числа хлоропластов в них), а низкая температура, в свою очередь, частично нивелирует токсическое влияние кадмия на пигментный аппарат растений.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания по теме № 0221-2014-0002.

Литература

- Балагурова Н. И., Дроздов С. Н., Хилков Н. И. Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1982. 6 с.
- Батова Ю. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф., Титов А. Ф. Влияние кадмия на некоторые физиологические процессы у растений тимфеевки луговой (*Phleum pratense* L.) // Труды КарНЦ РАН. 2013. № 3. С. 52–58.
- Венжик Ю. В., Титов А. Ф., Таланова В. В. и др. Влияние пониженной температуры на устойчивость и функциональную активность фотосинтетического аппарата пшеницы // Известия РАН. Сер. биол. 2011. № 2. С. 171–177.
- Венжик Ю. В., Титов А. Ф., Таланова В. В. и др. Структурно-функциональная реорганизация фотосинтетического аппарата растений пшеницы при холодной адаптации // Цитология. 2012. Т. 54, № 12. С. 916–924.
- Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Большой практикум по фотосинтезу. М.: Академия, 2003. 241 с.
- Гармаш Е. В., Головки Т. К. Влияние кадмия на рост и дыхание ячменя при двух температурных режимах выращивания // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 3. С. 382–387.
- Казнина Н. М., Титов А. Ф. Влияние кадмия на физиологические процессы и продуктивность растений семейства *Poaceae* // Успехи совр. биол. 2013. Т. 133, № 6. С. 588–603.
- Казнина Н. М., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Влияние кадмия на водный обмен растений ячменя // Труды КарНЦ РАН. 2011. № 3. С. 57–61.
- Лось Д. А. Молекулярные механизмы холодоустойчивости растений // Вестник РАН. 2005. Т. 75, № 4. С. 338–345.
- Лукаткин А. С., Башмаков Д. И., Кипайкина Н. В. Протекторная роль обработки тидиазуроном проростков огурца при действии тяжелых металлов и охлаждения // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 3. С. 340–348.
- Мирославов Е. А. Структурная адаптация растений к холодному климату // Бот. журн. 1994. Т. 79, № 2. С. 20–26.
- Радюкина Н. Л., Тоайма В. И., Зарипова Н. Р. Участие низкомолекулярных антиоксидантов в кросс-адаптации лекарственных растений к последовательному действию UV-B облучения и засоления // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 1. С. 80–88.
- Репкина Н. С. Эколого-физиологическое исследование механизмов адаптации растений пшеницы к раздельному и совместному действию низкой температуры и кадмия: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2014. 24 с.
- Репкина Н. С., Таланова В. В., Топчиева Л. В. и др. Влияние кадмия на экспрессию генов транскрипционных факторов *CBF1* и *DREB1* в листьях проростков пшеницы // Труды КарНЦ РАН. 2012. № 2. С. 113–118.
- Репкина Н. С., Таланова В. В., Титов А. Ф., Букарева И. В. Реакция растений пшеницы (*Triticum aestivum* L.) на раздельное и совместное действие низкой температуры и кадмия // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 5. С. 133–139.
- Рогожин В. В., Рогожина Т. В. Практикум по физиологии и биохимии растений. СПб.: ГИОРД, 2013. 352 с.
- Титов А. Ф., Казнина Н. М., Таланова В. В. Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. 194 с.
- Трунова Т. И. Растение и низкотемпературный стресс // Тимирязевские чтения. Т. 64. М.: Наука, 2007. 54 с.
- Aghaee A., Moradi F., Zare-Maivan H. et al. Physiological responses of two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to chilling stress at seedling stage // Afr. J. Biotechnol. 2011. Vol. 10, No 39. P. 7317–7621.
- Beck E. H., Fettig S., Knake C. et al. Specific and non-specific responses of plants to cold and drought stress // J. Biosci. 2007. Vol. 32, No 3. P. 501–510.
- Bichnoi N. R., Sheoran I. S., Singh R. Influence of cadmium and nickel on photosynthesis and water relations in wheat leaves of different insertion level // Photosynthetica. 1993. Vol. 28, No 3. P. 473–479.
- Çakirlar H., Cicek N., Georgieva K. et al. NaCl induced cross-acclimation to UV-B radiation in four Barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars // Acta Physiol. Plant. 2008. Vol. 30, No 4. P. 561–567.
- Cheng S., Yang Z., Wang M. et al. Salinity improves chilling resistance in *Suaeda salsa* // Acta Physiol. Plant. 2014. Vol. 36, No 7. P. 1823–1830.
- Dodd I. C., He J., Turnbull C. G. N. et al. The influence of supra-optimal root-zone temperatures on growth and stomatal conductance in *Capsicum annuum* L. // J. Exp. Bot. 2000. Vol. 51, No 343. P. 239–248.
- Flexas J., Medrano H. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited // Ann. Botany. 2002. Vol. 89, No 2. P. 183–189.
- Hasan S. A., Fariduddin Q., Ali B. et al. Cadmium: toxicity and tolerance in plants // J. Environ. Biol. 2009. Vol. 30, No 2. P. 165–174.

Hoseini S. M., Zargari F. Cadmium in plants: a review // IJFAS. 2013. Vol. 2, No 17. P. 579–581.

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.

Klíma M., Vítámvás P., Selenková S. et al. Dehydrin and proline content in *Brassica napus* and *B. carinata* under cold stress at two irradiances // Biol. Plant. 2012. Vol. 56, No 1. P. 57–61.

Kowalska I. Effect of sulphate level in the nutrient solution on plant growth and sulphur content in tomato plant // Folia Hort. 2005. Vol. 17, No 1. P. 91–100.

Lee S. H., Singh A. D., Chung G. C. et al. Exposure of roots of cucumber (*Cucumis sativus*) to low temperature severely reduced root pressure, hydraulic conductivity and active transport of nutrients // Physiol. Plant. 2004. Vol. 120, No 3. P. 413–422.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // Methods enzymol. 1987. Vol. 148. P. 350–382.

Lichtenthaler H. K., Wellburn A. L. Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents // Biochem. Soc. Trans. 1983. Vol. 11, No 5. P. 591–593.

Lu C. M., Qiu N. W., Wang B. C., Zhang J. H. Salinity treatment shows no effects on photosystem II photochemistry, but increases the resistance of photosystem II to heat stress in halophyte *Suaeda salsa* // J. Exp. Bot. 2003. Vol. 54, No 383. P. 851–860.

Ma L. J., Yu C. M., Li X. M. et al. Pretreatment with NaCl induced tolerance of rice seedlings to subsequent Cd or Cd+NaCl stress // Biol. plantarum. 2012. Vol. 57, No 3. P. 567–570.

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

Martner S., Comstock J. The temperature dependence of shoot hydraulic resistance: implications for stomatal behavior and hydraulic limitation // Plant Cell. Environ. 2001. Vol. 24, No 12. P. 1299–1307.

Melkonian J., Yu L.-X., Setter T. L. Chilling responses of maize (*Zea mays* L.) seedlings: root hydraulic conductance, abscisic acid, and stomatal conductance // J. Exp. Bot. 2004. Vol. 55, No 403. P. 1751–1760.

Péres-López D., Gijón M. C., Martino J., Moriana A. Water relation response to soil chilling of six olive (*Olea europaea* L.) cultivars with different frost resistance // SJAR. 2010. Vol. 8, No 3. P. 780–789.

Prasad S. M., Dwivedi R., Zeeshan M., Singh R. UV-B and cadmium induced changes in pigments,

photosynthetic electron transfer activity, antioxidant levels and antioxidative enzyme of *Riccia* sp. // Acta Physiol. Plant. 2004. Vol. 26, No 4. P. 423–430.

Reynolds M. P., Mujeeb-Kasi A., Sawkins M. Prospects for utilizing plante-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.

Ruelland E., Zachowski A. How plants sense temperature // Environ. Exp. Bot. 2010. Vol. 69, No 3. P. 225–232.

Streb P., Aubert S., Gout El. et al. Cross tolerance to heavy-metal and cold-induced photoinhibition in leaves of *Pisum sativum* acclimated to low temperature // Physiol. Mol. Biol. Plants. 2008. Vol. 14, No 3. P. 185–193.

Theocharis A., Clément Ch., Barka E. A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperature // Planta. 2012. Vol. 235, No 6. P. 1091–1105.

Tran T. A., Popova L. P. Function and toxicity of cadmium in plants: recent advances and future prospects // Turk. J. Bot. 2013. Vol. 37, No 1. P. 1–13.

Uraguchi S., Mori S., Kuramata M. et al. Root-to-shoot Cd translocation via the xylem is the major process determining shoot and grain cadmium accumulation in rice // J. Exp. Bot. 2009. Vol. 60, No 9. P. 2677–2688.

Vassilev A., Berova M., Zlatev Z. Influence of Cd²⁺ on growth, chlorophyll content, and water relations in young barley plants // Biol. Plant. 1998. Vol. 41, No 4. P. 601–606.

Verslues P. E., Agarwal M., Katiyar-Agarwal S. et al. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that effects plant water status // Plant J. 2006. Vol. 45, No 4. P. 523–539.

Wang Y., Jiang X., Li K. et al. Photosynthetic responses of *Oryza sativa* L., seedlings to cadmium stress: physiological, biochemical and ultrastructural analyses // Biometals. 2014. Vol. 27, No 2. P. 389–401.

Wilkinson S., Clephan A. L., Davies W. J. Rapid low temperature-induced stomatal closure occurs in cold-tolerant *Commelina communis* leaves but not in cold sensitive tobacco leaves, via a mechanism that involves apoplastic calcium but not abscisic acid // Plant Physiol. 2001. Vol. 126, No 4. P. 1566–1578.

Yu X., Peng Y. H., Zhang M. H. et al. Water relations and an expression analysis of plasma membrane intrinsic proteins in sensitive and tolerant rice during chilling and recovery // Cell. Research. 2006. Vol. 16, No 6. P. 599–608.

Поступила в редакцию 15.09.2015

References

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

Batova Yu. V., Kaznina N. M., Laidinen G. F., Titov A. F. Vliyaniye kadmia na nekotorye fiziologicheskie

protsessy u rastenii timofeevki lugovoi (*Phleum pratense* L.) [Effect of cadmium on some physiological processes in timothy (*Phleum pratense* L.)]. Trudy KarNTs RAN [Transactions of KarRC RAS]. 2013. No 3. P. 52–58.

Gavrilenko V. F., Zhigalova T. V. Bol'shoi praktikum po fotosintezu. [Large practicum in photosynthesis]. Moscow: Akademiya, 2003. 241 p.

Garmash E. V., Golovko T. K. Effect of cadmium on growth and respiration of barley plants grown under two temperature regimes. *Russ. J. Plant Physiol.* 2009. Vol. 56, No 3. P. 343–347.

Kaznina N. M., Titov A. F. Vliyanie kadmiya na fiziologicheskie protsessy i produktivnost' rastenii semeistva *Poaceae* [The influence of cadmium on physiological processes and productivity of *Poaceae* Plants]. *Uspekhi sovr. biol. [Advances in Current Biol.]*. 2013. Vol. 133, No 6. P. 588–603.

Kaznina N. M., Titov A. F., Laidinen G. F., Batova Yu. V. Vliyanie kadmiya na vodnyi obmen rastenii yachmenya [Effect of cadmium on water relations in barley plants]. *Trudy KarNTs RAN [Transactions of KarRC RAS]*. 2011. No 3. P. 57–61.

Los' D. A. Molekulyarnye mekhanizmy kholodoustoichivosti rastenii [Molecular mechanisms of cold tolerance in plants]. *Vestnik RAN [Herald of RAS]*. 2005. Vol. 75, No 4. P. 338–345.

Lukatkin A. S., Bashmakov D. I., Kipaikina N. V. Protective role of thidiazuron treatment on cucumber seedlings exposed to heavy metals and chilling. *Russ. J. Plant. Physiol.* 2003. Vol. 50, No 3. P. 305–307.

Miroslavov E. A. Strukturnaya adaptatsiya rastenii k kholodnomu klimatu [Structural adaptation of plants to cold climate]. *Bot. zhurn. [Bot. J.]*. 1994. Vol. 79, No 2. P. 20–26.

Radyukina N. L., Zaripova N. R., Toaima V. I. M. The involvement of low-molecular antioxidants in cross-adaptation of medicine plants to successive action of UV-B radiation and salinity. *Russ. J. Plant Physiol.* 2012. Vol. 59, No 1. P. 71–78.

Repkina N. S. Ekologo-fiziologicheskoe issledovanie mekhanizmov adaptatsii rastenii pshenitsy k razdel'nomu i sovместnomu deistviyu nizkoi temperatury i kadmiya [Ecological and physiological study of adaptation mechanisms to separate and combined effects of low temperature and cadmium in wheat]: PhD Diss. (Biol.). Petrozavodsk, 2014. 24 p.

Repkina N. S., Talanova V. V., Topchieva L. V., Batova Yu. V., Titov A. F. Vliyanie kadmiya na ekspressiyu genov transkriptsionnykh faktorov *CBF1* i *DREB1* v list'yakh prorstkov pshenitsy [Effect of cadmium on gene expression of the transcription factors *CBF1* and *DREB1* in wheat seedling leaves]. *Trudy KarNTs RAN [Transactions of KarRC RAS]*. 2012. No 2. P. 113–118.

Repkina N. S., Talanova V. V., Titov A. F., Bukareva I. V. Reaktsiya rastenii pshenitsy (*Triticum aestivum* L.) na razdel'noe i sovместnoe deistvie nizkoi temperatury i kadmiya [Wheat response to separate and combined impact of low temperature and cadmium]. *Trudy KarNTs RAN [Transactions of KarRC RAS]*. 2014. No 5. P. 133–139.

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

Titov A. F., Kaznina N. M., Talanova V. V. Tyazhelye metally i rasteniya [Heavy metals and plants]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2014. 194 p.

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

Venzhik Yu. V., Titov A. F., Talanova V. V., Frolova S. A., Talanov A. V., Nazarkina Ye. A. Influence of lowered temperature on the resistance and functional activity of the photosynthetic apparatus of wheat plants. *Biol. Bul.* 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 photosynthetic apparatus in cold adaptation of wheat plants. *Cell Tissue Biol.* 2013. Vol. 7, No 2. P. 168–176.

Aghaee A., Moradi F., Zare-Maivan H., Zarinkamar F., Pour Iradoost H., Sharifi P. Physiological responses of two rice (*Oriza sativa* L.) genotypes to chilling stress at seedling stage. *Afr. J. Biotechnol.* 2011. Vol. 10, No 39. P. 7317–7621.

Beck E. H., Fettig S., Knake C., Hartig K., Bhattaray T. Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress. *J. Biosci.* 2007. Vol. 32, No 3. P. 501–510.

Bichnoi N. R., Sheoran I. S., Singh R. Influence of cadmium and nickel on photosynthesis and water relations in wheat leaves of different insertion level. *Photosynthetica*. 1993. Vol. 28, No 3. P. 473–479.

Çakirlar H., Cicek N., Georgieva K., Dogru A., Velichkova M. NaCl induced cross-acclimation to UV-B radiation in four Barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars. *Acta Physiol. Plant.* 2008. Vol. 30, No 4. P. 561–567.

Cheng S., Yang Z., Wang M., Song J., Sui N., Fan H. Salinity improves chilling resistance in *Suaeda salsa*. *Acta Physiol. Plant.* 2014. Vol. 36, No 7. P. 1823–1830.

Dodd I. C., He J., Turnbull C. G. N., Lee S. K., Critchley C. The influence of supra-optimal root-zone temperatures on growth and stomatal conductance in *Cap-sicum annuum* L. *J. Exp. Bot.* 2000. Vol. 51, No 343. P. 239–248.

Flexas J., Medrano H. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Ann Botany.* 2002. Vol. 89, No 2. P. 183–189.

Hasan S. A., Fariduddin Q., Ali B., Hayat B. A., Ahmad A. Cadmium: toxicity and tolerance in plants. *J. Environ. Biol.* 2009. Vol. 30, No 2. P. 165–174.

Hoseini S. M., Zargari F. Cadmium in plants: a review. *IJFAS.* 2013. Vol. 2, No 17. P. 579–581.

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.

Klíma M., Vítámvás P., Selenková S., Vyvadilová M., Prášil I. T. Dehydrin and proline content in *Brassica napus* and *B. carinata* under cold stress at two irradiances. *Biol. Plant.* 2012. Vol. 56, No 1. P. 57–61.

Kowalska I. Effect of sulphate level in the nutrient solution on plant growth and sulphur content in tomato plant. *Folia Hort.* 2005. Vol. 17, No 1. P. 91–100.

Lee S. H., Singh A. D., Chung G. C., Ahn S. J., Noh E. K., Stendie E. Exposure of roots of cucumber (*Cucumis sativus*) to low temperature severely reduced root pressure, hydraulic conductivity and active transport of nutrients. *Physiol. Plant.* 2004. Vol. 120, No 3. P. 413–422.

Lichenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods enzymol.* 1987. Vol. 148. P. 350–382.

Lichtenthaler H. K., Wellburn A. L. Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents. *Biochem. Soc. Trans.* 1983. Vol. 11, No 5. P. 591–593.

Lu C. M., Qiu N. W., Wang B. C., Zhang J. H. Salinity treatment shows no effects on photosystem II photochemistry, but increases the resistance of photosystem II to heat stress in halophyte *Suaeda salsa*. *J. Exp. Bot.* 2003. Vol. 54, No 383. P. 851–860.

Ma L. J., Yu C. M., Li X. M., Li Y. Y., Wang L. L., Ma C. Y., Tao S. Y., Bu N. Pretreatment with NaCl induced tolerance of rice seedlings to subsequent Cd or Cd+NaCl stress. *Biol. plantarum*. 2012. Vol. 57, No 3. P. 567–570.

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

Martzner S., Comstock J. The temperature dependence of shoot hydraulic resistance: implications for stomatal behavior and hydraulic limitation. *Plant. Cell. Environ.* 2001. Vol. 24, No 12. P. 1299–1307.

Melkonian J., Yu L. -X., Setter T. L. Chilling responses of maize (*Zea mays* L.) seedlings: root hydraulic conductance, abscisic acid, and stomatal conductance. *J. Exp. Bot.* 2004. Vol. 55, No 403. P. 1751–1760.

Péres-López D., Gijón M. C., Martino J., Moriana A. Water relation response to soil chilling of six olive (*Olea europaea* L.) cultivars with different frost resistance. *SJAR*. 2010. Vol. 8, No 3. P. 780–789.

Prasad S. M., Dwivedi R., Zeeshan M., Singh R. UV-B and cadmium induced changes in pigments, photosynthetic electron transfer activity, antioxidant levels and antioxidative enzyme of *Riccia* sp. *Acta Physiol. Plant.* 2004. Vol. 26, No 4. P. 423–430.

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.

Ruelland E., Zachowski A. How plants sense temperature. *Environ. Exp. Bot.* 2010. Vol. 69, No 3. P. 225–232.

Streb P., Aubert S., Gout El., Feierabend J., Bligny R. Cross tolerance to heavy-metal and cold-induced

photoinhibition in leaves of *Pisum sativum* acclimated to low temperature. *Physiol. Mol. Biol. Plants*. 2008. Vol. 14, No 3. P. 185–193.

Theocharis A., Clément Ch., Barka E. A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperature. *Planta*. 2012. Vol. 235, No 6. P. 1091–110.

Tran T. A., Popova L. P. Function and toxicity of cadmium in plants: recent advances and future prospects. *Turk. J. Bot.* 2013. Vol. 37, No 1. P. 1–13.

Uraguchi S., Mori S., Kuramata M., Kawasaki A., Arai T., Ishikawa S. Root-to-shoot Cd translocation via the xylem is the major process determining shoot and grain cadmium accumulation in rice. *J. Exp. Bot.* 2009. Vol. 60, No 9. P. 2677–2688.

Vassilev A., Berova M., Zlatev Z. Influence of Cd²⁺ on growth, chlorophyll content, and water relations in young barley plants. *Biol. Plant.* 1998. Vol. 41, No 4. P. 601–606.

Verslues P. E., Agarwal M., Katiyar-Agarwal S., Zhu J., Zhu J.-K. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that effects plant water status. *Plant J.* 2006. Vol. 45, No 4. P. 523–539.

Wang Y., Jiang X., Li K., Wu M., Zhang R., Zhang L., Chen G. Photosynthetic responses of *Oryza sativa* L., seedlings to cadmium stress: physiological, biochemical and ultrastructural analyses. *Biometals*. 2014. Vol. 27, No 2. P. 389–401.

Wilkinson S., Clephan A. L., Davies W. J. Rapid low temperature-induced stomatal closure occurs in cold-tolerant *Commelina communis* leaves but not in cold sensitive tobacco leaves, via a mechanism that involves apoplastic calcium but not abscisic acid. *Plant Physiol.* 2001. Vol. 126, No 4. P. 1566–1578.

Yu X., Peng Y. H., Zhang M. H., Shao Y. J., Su W. A., Tang Z. C. Water relations and an expression analysis of plasma membrane intrinsic proteins in sensitive and tolerant rice during chilling and recovery. *Cell Research*. 2006. Vol. 16, No 6. P. 599–608.

Received September 15, 2015

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Венжик Юлия Валерьевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии
Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: Jul. Venzhik@gmail.com
тел.: (8142) 762712, +79114021131

Титов Александр Федорович

председатель КарНЦ РАН, руководитель лаб.
экологической физиологии растений, чл.-корр. РАН,
д. б. н., проф.,
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: titov@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769710

CONTRIBUTORS:

Venzhik, Yulia

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910
Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: Jul. Venzhik@gmail.com
tel.: (8142) 762712, +79114021131

Titov, Alexandr

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910
Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: titov@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769710

Холопцева Екатерина Станиславовна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии
Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
тел.: (8142) 762712

Таланова Вера Викторовна

главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии
Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: talanova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762712

Kholoptseva, Ekaterina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
tel.: (8142) 762712

Talanova, Vera

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: talanova@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762712