

УДК 581.174.1:58.036.5

КРАТКОВРЕМЕННОЕ ОХЛАЖДЕНИЕ ПРОРОСТКОВ ИЛИ КОРНЕЙ ПШЕНИЦЫ ВЫЗЫВАЕТ ИЗМЕНЕНИЯ В УЛЬТРАСТРУКТУРЕ КЛЕТОК МЕЗОФИЛЛА ЛИСТА

Ю. В. Венжик, А. Ф. Титов, В. В. Таланова

Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

В условиях контролируемой среды изучали влияние кратковременного охлаждения (2 °С, 10 минут) проростков пшеницы (*Triticum aestivum* L.) или только их корневой системы на холодоустойчивость и ультраструктуру клеток мезофилла листа. Установлено, что холодоустойчивость клеток листьев в последствии 10-минутного охлаждения проростков или корней начинает увеличиваться соответственно через 1 и 5 ч, достигая максимума через 24 ч. При этом в клетках мезофилла листьев уже в первые минуты и часы после охлаждения происходит целый ряд ультраструктурных перестроек, выявляемых с помощью электронной микроскопии. К ним относятся изменения формы и плотности хлоропластов, митохондрий и пероксисом, увеличение размеров митохондрий и хлоропластов, появление в них выростов и инвагинаций, скопление митохондрий и пероксисом около пластид. Помимо этого, кратковременное охлаждение проростков или корней вызывало в хлоропластах листьев изменения в тилакоидной системе. Так, через 24 ч после охлаждения проростков в их хлоропластах зафиксировано увеличение протяженности фотосинтетических мембран и коэффициента гранальности (за счет длины тилакоидов гранальных мембран). Под влиянием локального охлаждения корней, наоборот, уменьшалась длина фотосинтетических мембран, однако коэффициент гранальности заметно возрастал вследствие уменьшения длины мембран тилакоидов стромы. Сопоставление ультраструктурных преобразований, происходящих в клетках листьев при кратковременном и длительном охлаждении проростков пшеницы или только их корневой системы, позволило заключить, что в зависимости от характера (типа) низкотемпературного воздействия в растениях реализуются различные адаптивные программы, которые могут включать в себя как сходные (однотипные), так и разные изменения в ультраструктурной организации клеток листьев.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L.; кратковременное охлаждение; холодоустойчивость; хлоропласты; митохондрии; пероксисомы.

Yu. V. Venzhik, A. F. Titov, V. V. Talanova. SHORT-TERM CHILLING OF WHEAT SEEDLINGS OR ROOTS AFFECTS THE ULTRASTRUCTURE OF MESOPHYLL CELLS

The effects of short-term chilling (2 °С, 10 min) of seedlings or roots of wheat (*Triticum aestivum* L.) on the cold tolerance and ultrastructure of mesophyll cells were studied under controlled conditions. The results indicated that the cold tolerance of leaf cells started to increase respectively 1 and 5 h after short-term chilling of seedling or roots, reaching a maximum after 24 h. In addition, a number of ultrastructural rearrangements in mesophyll cells were detected by electron microscopy during the first minutes and hours after

short-term chilling. These included changes in the shape and density of chloroplasts, mitochondria and peroxisomes, enlargement of mitochondria and chloroplasts, emergence of protuberances and invaginations in chloroplasts, accumulation of mitochondria and peroxisomes near plastids. At the same time, short-term chilling of wheat seedlings or roots caused changes in the thylakoid system of leaf chloroplasts. Thus, the extent of photosynthetic membranes and the index of grana stacking of chloroplasts increased 24 h after short-term chilling of seedlings (due to the extent of appressed membranes). Local chilling of roots, on the contrary, caused a reduction of the length of photosynthetic membranes, but the index of grana stacking increased as a result of decreasing length of non-appressed membranes. A comparison of ultrastructural changes occurring in leaf cells at short-term and long-term chilling of wheat seedlings or only the root system suggested that a number of different adaptive programs depending on the character (type) of low-temperature treatment are realized in the plants. They can include both similar (of the same type) and different changes in the ultrastructure of leaf cells.

Key words: *Triticum aestivum* L.; short-term chilling; cold tolerance; chloroplasts; mitochondria; peroxisomes.

Введение

Температура является одним из наиболее важных экологических факторов, оказывающих постоянное влияние практически на все стороны жизнедеятельности растений. Неслучайно ее действию на растения посвящены многочисленные исследования [Титов и др., 2006; Трунова, 2007; Титов, Таланова, 2009; Heidarvand, Maali Amiri, 2010; Ruelland, Zachowsky, 2010; Yadav, 2010; Theocharis et al., 2012; Crosatti et al., 2013]. При этом очень долго считалось, что кратковременные (секунды, минуты) воздействия неблагоприятных температур не способны вызывать глубоких изменений в структурно-функциональной организации растений, подобных тем, которые происходят при ее более продолжительном (часы, сутки) действии. Однако в последние годы, по мере появления и накопления новых экспериментальных данных, эта точка зрения подверглась существенной коррекции. Так, оказалось, что низкие температуры, действуя в течение всего нескольких минут, способны вызывать замедление роста [Веселов и др., 2002], фотосинтеза [Li et al., 2004], изменения в водном обмене [Wilkinson et al., 2001] и активности антиоксидантной системы [Li et al., 2013] и др. Более того, даже если кратковременное охлаждение носило локальный характер, то есть ему подвергалось не все растение, а только его отдельные органы или части, то и в этом случае происходили определенные функциональные (физиолого-биохимические) изменения, в том числе в органах и частях растения, которые непосредственно не испытывали воздействия неблагоприятной температуры [Al-Hamdani, Thomas, 2000; Veselova et al., 2003; Lee et al., 2004; Титов, Таланова, 2011]. Учитывая, что подобные изменения

могут сопровождаться теми или иными структурными преобразованиями, мы исследовали, как влияет кратковременное (10 мин) охлаждение проростков пшеницы или только их корней на холодоустойчивость и ультраструктуру клеток мезофилла листа.

Материалы и методы

Опыты проводили с недельными проростками пшеницы (*Triticum aestivum* L.) морозостойкого сорта Московская 39, выращенными в рулонах фильтровальной бумаги на питательном растворе в камере искусственного климата при температуре воздуха 25 °С, его относительной влажности 60–70 %, освещенности 180 мкмоль/м²·с и фотопериоде 14 ч. Затем проростки или только их корни подвергали в течение 10 мин воздействию температуры 2 °С. Все измерения проводили на первом листе проростков в последствии охлаждения в течение суток.

О холодоустойчивости клеток листа судили по температуре, вызывающей гибель 50 % палисадных клеток листовых высечек (ЛТ₅₀) после их 5-мин промораживания в термоэлектрическом микрохолодильнике ТЖР-02/–20 («Интерм», Россия) при последовательном снижении температуры с интервалом 0,4 °С [Балагурова и др., 1982]. Жизнеспособность клеток оценивали по коагуляции цитоплазмы и деструкции хлоропластов с помощью светового микроскопа Микмед-2 (ЛОМО, Россия) с объективом 40×.

Для трансмиссионной электронной микроскопии высечки из средней части листа фиксировали 3%-м глутаральдегидом на фосфатном буфере (рН 7,2) с постфиксацией в 2%-м растворе OsO₄ и обезвоживали в серии спиртов

и ацетона по стандартной процедуре. Ультратонкие срезы листа получали на микротоме Ultracut E (Reichert, Австрия), контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца и просматривали на электронном микроскопе Hitachi 600 (Япония). Морфометрический анализ ультраструктуры проводили на клетках 1-го субэпидермального слоя мезофилла по стандартным методикам [Kutik et al., 2004; Garbero et al., 2012]. Общую длину фотосинтетических мембран в хлоропласте рассчитывали как сумму длин мембран тилакоидов в гранах и стромальных тилакоидов. Коэффициент гранальности хлоропластов определяли как отношение длины мембран тилакоидов в гранах к длине мембран тилакоидов, контактирующих со стромой.

Биологическая повторность в пределах одного варианта отдельного опыта при оценке

Таблица 1. Динамика холодоустойчивости клеток листьев в последствии 10-минутного охлаждения (2 °С) проростков или корней пшеницы

Экспозиция при 25 °С, ч	Холодоустойчивость (ЛТ ₅₀), °С	
	охлаждение проростков	охлаждение корней
Контроль	-5,2 ± 0,1	-5,2 ± 0,1
1	-5,8 ± 0,1*	-5,4 ± 0,1
5	-6,2 ± 0,1*	-6,1 ± 0,1*
24	-6,4 ± 0,1*	-6,2 ± 0,1*

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3: *отличия от контрольного варианта достоверны при $p \leq 0,05$.

устойчивости составляла 6, а каждый опыт повторяли не менее 3 раз. Анализ ультраструктуры в каждом варианте опыта проводили на 20–25 клетках мезофилла. В таблицах приведены средние арифметические значения и их

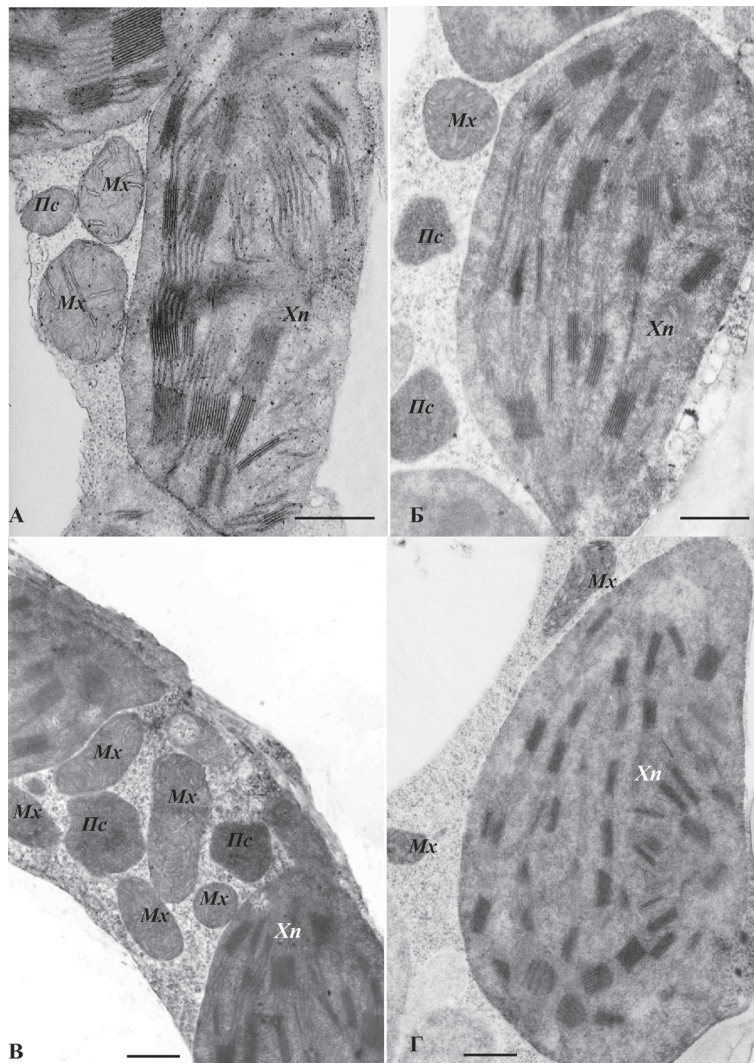


Рис. 1. Ультраструктура клеток мезофилла листа в последствии 10-минутного охлаждения (2 °С) проростков пшеницы: **А** – контрольный вариант; **Б** и **В** – сразу после охлаждения; **Г** – через 1 ч после охлаждения. *Хп* – хлоропласт, *Мх* – митохондрия, *Пс* – пероксисома. Масштабная линейка 0,5 мкм

стандартные ошибки. В статье обсуждаются только величины, достоверные при $p \leq 0,05$.

Исследования выполнены с использованием научного оборудования ЦКП НО Института биологии КарНЦ РАН «Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера».

Результаты

Проведенные исследования показали, что холодоустойчивость клеток листьев в последствии 10-минутного охлаждения (2°C) проростков и корней пшеницы возрастала уже через 1 и 5 ч соответственно (табл. 1). В дальнейшем она продолжала увеличиваться, достигая максимума к концу первых суток после

охлаждения. Существенно, что величина и динамика прироста устойчивости в обоих вариантах опыта была почти одинаковой (табл. 1).

Ультраструктура клеток мезофилла листа недельных проростков пшеницы контрольного варианта (выращенных при 25°C) была типичной (рис. 1, А): в хлоропластах правильной линзовидной формы четко просматривалась развитая тилакоидная система, погруженная в мелкозернистую строму. В округлых митохондриях были заметны кристы, а небольшие округлые пероксисомы имели более плотную структуру, чем митохондрии (рис. 1, А). Сразу после охлаждения проростков в клетках их листьев обнаружены изменения, прежде всего касающиеся формы и плотности органелл. В частности, хлоропласты клеток мезофилла несколько округлялись (рис. 1, Б), а некоторые

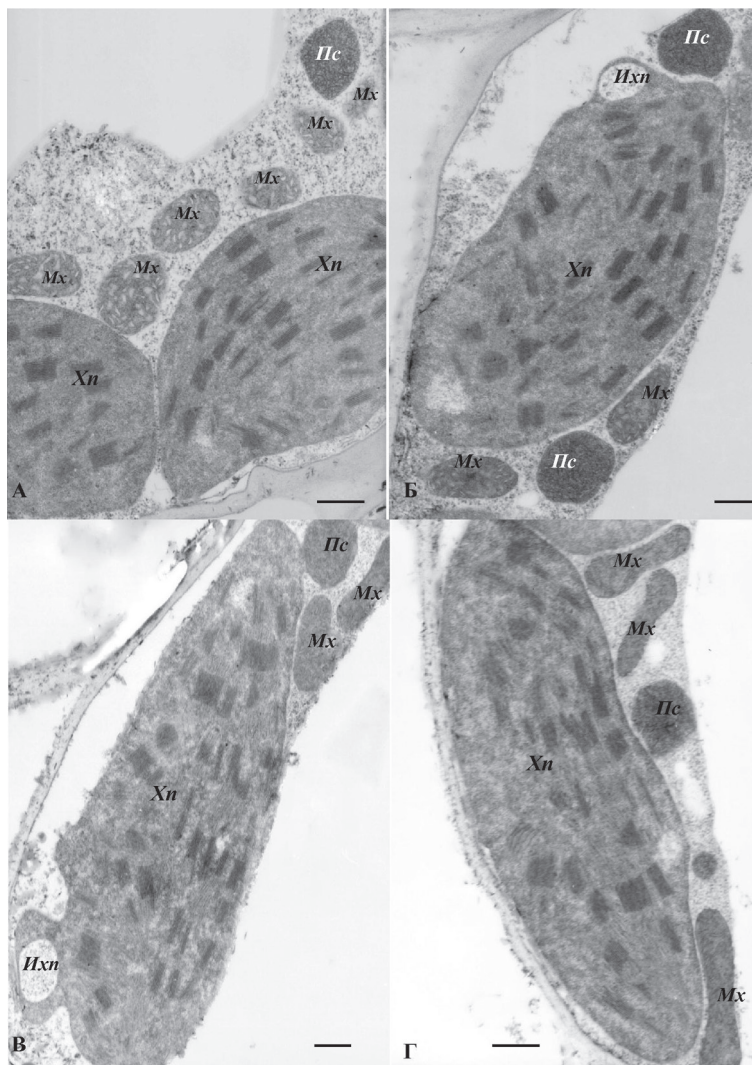


Рис. 2. Ультраструктура клеток мезофилла листа в последствии 10-минутного охлаждения (2°C) проростков пшеницы: **А** и **Б** – через 5 ч; **В** и **Г** – через 24 ч после охлаждения. *Хп* – хлоропласт, *Мх* – митохондрия, *Пс* – пероксисома, *Ихп* – инвагинация хлоропласта. Масштабная линейка 0,5 мкм

митохондрии приобретали более вытянутую форму (рис. 1, В), менялась также и форма пероксисом (рис. 1, В). При этом плотность митохондрий и пероксисом увеличивалась, вследствие чего кристы в митохондриях становились почти незаметными (рис. 1, В). Повсеместно встречались скопления органелл (рис. 1, В), нехарактерные для клеток мезофилла неохлаждавшихся проростков. Спустя 1 ч после охлаждения строма хлоропластов уплотнялась и в ней плохо просматривалась тилакоидная система (рис. 1, Г). Выявленные изменения сохранялись и через 5 ч, и спустя сутки после холодного воздействия, при этом в хлоропластах появлялись инвагинации, содержащие фрагменты цитоплазмы (рис. 2).

Изменения в структуре клеток мезофилла листа проростков обнаружены и после кратковременного охлаждения только корневой системы, но они проявлялись позже, чем в

последействии охлаждения всего проростка. В частности, сразу же после локального охлаждения корней и в течение первого часа после него (рис. 3, А) в ультраструктуре клеток мезофилла изменений не происходило. Спустя 5 ч плотность хлоропластов, митохондрий и пероксисом в клетках мезофилла увеличивалась, а в пластидах появлялись многочисленные выросты и инвагинации с участками цитоплазмы (рис. 3, Б). Аналогичные изменения в ультраструктуре клеток листа проростков отмечены и через сутки после охлаждения корней (рис. 3, В, Г). Кроме того, в клетках мезофилла встречались многочисленные скопления митохондрий и пероксисом, нередко измененной формы, локализованные около хлоропластов (рис. 3, Г).

Наличие ультраструктурных изменений в клетках мезофилла листа у проростков пшеницы, обусловленных кратковременным охлаждением всего проростка или только его корней,

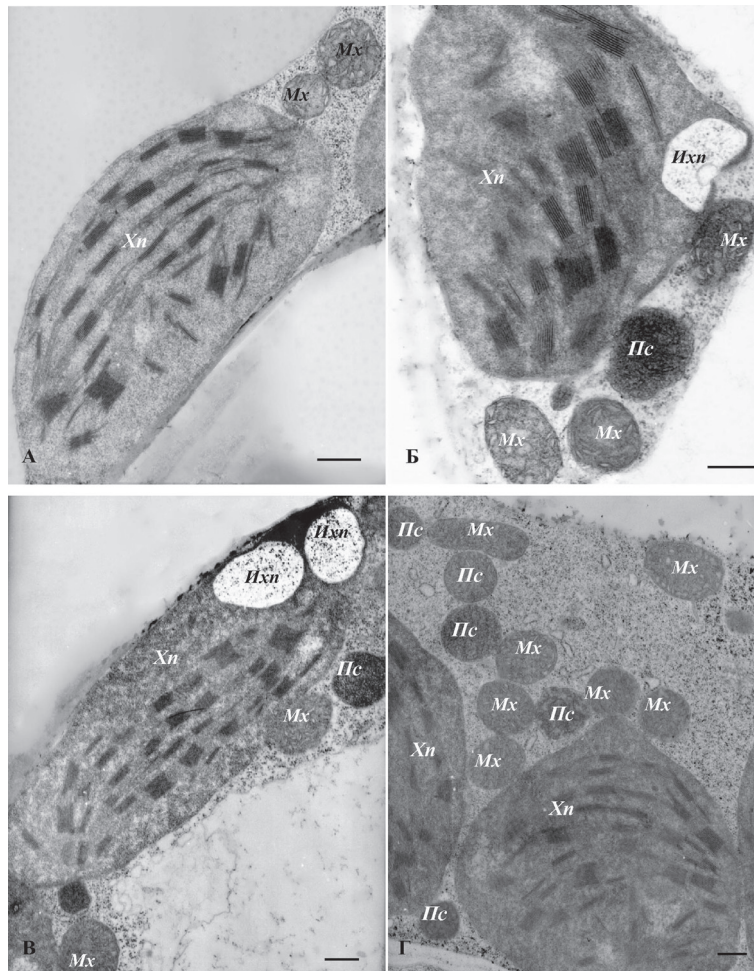


Рис. 3. Ультраструктура клеток мезофилла листа в последействии 10-минутного охлаждения (2 °С) корней пшеницы: **А** – через 1 ч; **Б** – через 5 ч; **В** и **Г** – через 24 ч после охлаждения корней. *Хп* – хлоропласт, *Мх* – митохондрия, *Пс* – пероксисома, *Ихп* – инвагинация хлоропласта. Масштабная линейка 0,5 мкм

Таблица 2. Ультраструктура клеток мезофилла листа в последствии 10-минутного охлаждения (2 °С) проростков или корней пшеницы

Показатель	Контроль	Охлаждение проростков	Охлаждение корней
Площадь среза хлоропласта, мкм ²	10,0 ± 0,7	13,5 ± 1,1*	12,7 ± 0,5*
Площадь среза митохондрии, мкм ²	0,4 ± 0,03	0,5 ± 0,03*	0,6 ± 0,04*
Площадь среза пероксисомы, мкм ²	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,7 ± 0,1
Число хлоропластов на срезе клетки, шт.	9 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число митохондрий на срезе клетки, шт.	8 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число пероксисом на срезе клетки, шт.	2 ± 0,3	2 ± 0,3	3 ± 0,4

Примечание. Здесь и в табл. 3: все параметры ультраструктуры измеряли через 24 ч после охлаждения.

Таблица 3. Ультраструктура хлоропластов в клетках мезофилла листа в последствии 10-минутного охлаждения (2 °С) проростков или корней пшеницы

Показатель	Контроль	Охлаждение проростков	Охлаждение корней
Число гран на срезе, шт.	28 ± 2	28 ± 2	27 ± 2
Диаметр грани, мкм	0,38 ± 0,01	0,36 ± 0,01	0,36 ± 0,01
Высота грани, мкм	0,13 ± 0,01	0,18 ± 0,01*	0,15 ± 0,01
Длина мембран гранальных тилакоидов, мкм	95,6 ± 10,2	127,0 ± 4,9*	86,4 ± 4,5
Общая длина фотосинтетических мембран, мкм	175,3 ± 15,1	208,7 ± 5,6*	129,5 ± 7,5*
Коэффициент гранальности	1,2	1,6*	2,0*

Таблица 4. Изменения холодоустойчивости и ультраструктуры клеток мезофилла листа в зависимости от характера (типа) холодого воздействия на проростки пшеницы

Показатель	Длительное охлаждение*		Кратковременное охлаждение	
	растений	корней	растений	корней
Холодоустойчивость	Увеличивается	Увеличивается	Увеличивается	Увеличивается
Форма хлоропластов, митохондрий, пероксисом	Изменяется	Изменяется	Изменяется	Изменяется
Плотность хлоропластов, митохондрий, пероксисом	Увеличивается	Увеличивается	Увеличивается	Увеличивается
Размеры хлоропластов	Увеличиваются	Увеличиваются	Увеличиваются	Увеличиваются
Выросты и инвагинации в хлоропластах	Появляются	Появляются	Появляются	Появляются
Скопления митохондрий и пероксисом около пластид	Появляются	Появляются	Появляются	Появляются
Размеры пероксисом	Увеличиваются	Увеличиваются	Не изменяются	Не изменяются
Размеры митохондрий	Не изменяются	Увеличиваются	Увеличиваются	Увеличиваются
Тилакоидная система хлоропластов	Снижается гранальность	Увеличивается гранальность (за счет увеличения длины мембран тилакоидов гран)	Увеличивается гранальность (за счет увеличения длины мембран тилакоидов гран)	Увеличивается гранальность (за счет уменьшения длины мембран тилакоидов стромы)

Примечание. *Показатели холодоустойчивости и ультраструктуры клеток мезофилла при длительном охлаждении проростков пшеницы или локальном охлаждении их корней приводятся на основании результатов предыдущих исследований [Венжик и др., 2008, 2012; Venzhik et al., 2014, 2016].

подтверждают и результаты морфометрического анализа, проведенного через 24 ч после холодого воздействия (табл. 2). В обоих вариантах опыта к этому моменту происходило заметное увеличение размеров хлоропластов и митохондрий (табл. 2), хотя достоверных изменений в размерах пероксисом, а также в количестве органелл на срезах клеток мезофилла не выявлено (табл. 2). Помимо этого, через 24 ч после охлаждения проростков в хлоропластах

их листьев зафиксировано увеличение протяженности фотосинтетических мембран и коэффициента гранальности хлоропластов за счет длины тилакоидов гранальных мембран (табл. 3). При этом увеличивалась и высота гран, но их количество на срезе хлоропласта оставалось неизменным (табл. 3). После локального воздействия низкой температуры на корни в хлоропластах мезофилла листа, наоборот, уменьшалась длина фотосинтетических

мембран (табл. 3), однако коэффициент гра-
нальности хлоропластов заметно возрастал
вследствие уменьшения длины мембран тила-
коидов стромы (табл. 3).

Обсуждение

Результаты проведенного исследования
показали, что 10-минутное охлаждение (2 °С)
проростков пшеницы или только их корневой
системы наряду с увеличением устойчивости
клеток листьев к краткосрочному проморажи-
ванию вызывает в них целый ряд ультраструк-
турных изменений, часть из которых выявля-
лась уже в первые минуты и часы после холодо-
вого воздействия (рис. 1–3; табл. 1–3).

Сопоставление этих данных с полученны-
ми ранее при длительном (до 7 сут) охлажде-
нии проростков пшеницы или только их корней
[Венжик и др., 2008, 2012; Venzhik et al., 2014,
2016] позволяет говорить, что некоторые из на-
блюдаемых под влиянием низкой температуры
ультраструктурных изменений являются общи-
ми (однотипными) (табл. 4). К ним, в частности,
можно отнести изменение формы и плотнос-
ти хлоропластов, митохондрий и пероксисом,
увеличение размеров пластид, появление в
них выростов и инвагинаций, скопление ми-
тохондрий и пероксисом около хлоропластов
(табл. 4). С другой стороны, проявление ульт-
раструктурных изменений, касающихся, на-
пример, размеров митохондрий и пероксисом,
а также тилакоидной системы хлоропластов,
находилось в зависимости от продолжительно-
сти холодого воздействия (табл. 4). Учитывая
однотипный характер изменения холодоус-
тойчивости (табл. 4), выявленные структурные
перестройки, очевидно, можно рассматривать
как адаптивные, сопровождающие функцио-
нальные (физиолого-биохимические) измене-
ния в растениях, вызванные как длительным
или кратковременным охлаждением, действу-
ющим непосредственно, так и обусловленные
сигналом о воздействии холода, поступающим
из корней в лист.

Так, «разбухание» пластид (т. е. их округле-
ние) наряду с увеличением размеров считают
универсальным маркером холодого воз-
действия [Kratsch, Wise, 2000; Трунова, 2007;
Yu et al., 2011; Vella et al., 2012; Попов и др.,
2016], которое наблюдали у холодостойких
[Ristic, Ashworth, 1993; Yu et al., 2011; Венжик
и др., 2012; Vella et al., 2012] и теплолюбивых
растений [Ishikava, 1996; Kratsh, Wise, 2000;
Попов и др., 2016]. Как правило, изменения та-
кого рода сопровождаются увеличением плот-
ности стромы и свидетельствуют о быстрых

перестройках в ее химическом составе, в том
числе об усиленном синтезе белков и фермен-
тов [Kaplan, Guy, 2004; Трунова, 2007; Li et al.,
2011; Vella et al., 2012], и они выступают в ка-
честве косвенного показателя интенсификации
ферментативных процессов [Kratsh, Wise, 2000;
Cui et al., 2012].

Форма митохондрий также считается высо-
кодинамичным структурным показателем [Lo-
gan, Leaver, 2000; Van Gestel, Verbelen, 2002; Lo-
gan, 2006, 2010]. У теплолюбивых растений из-
менение формы митохондрий сопровождается
«высвечиванием» матрикса и исчезновением
крист, что рассматривается в качестве симп-
тома повреждения [Ishikava, 1996; Krasch, Wise,
2000]. У холодостойких растений, таких как
арабидопсис или пшеница, изменение формы
митохондрий на вытянутую, «гантелевидную»
или даже «чашевидную» носит обратимый ха-
рактер [Yu et al., 2011; Vella et al., 2012]. Пред-
полагается, что такая форма органелл способ-
ствует увеличению площади их поверхности и
облегчает обмен метаболитами с цитоплазмой
[Yu et al., 2011; Vella et al., 2012]. Как показано в
наших исследованиях, изменение формы мито-
хондрий и наблюдаемое уплотнение их матрикса
под влиянием неблагоприятных температур
может сопровождаться увеличением размеров
митохондрий (табл. 4), что свидетельствует о
повышении дыхательной способности расте-
ний [Кислюк и др., 1995; Armstrong et al., 2006].
Интересно, что при длительном охлаждении
проростков пшеницы не зафиксировано уве-
личения размеров митохондрий (табл. 4), но
на срезах клеток отмечено увеличение их коли-
чества [Венжик и др., 2008].

Важным свойством пероксисом считается
их высокая пластичность, позволяющая изме-
нять форму и локализацию в клетке в неблаго-
приятных условиях [Del Rio et al., 2006; Реунов,
2014]. Именно пероксисомы являются основ-
ными генераторами активных форм кислорода
(АФК), но с другой стороны, они же участвуют
в нейтрализации АФК с помощью антиокси-
дантных ферментов [Nyathi, Baker, 2006; Palma
et al., 2009]. Поэтому изменение формы, плот-
ности и локализации пероксисом, отмеченное
нами (табл. 4), можно рассматривать как ин-
дикатор изменений в окислительно- восстано-
вительном балансе клеток [Rodriguez-Serrano
et al., 2009; Реунов, 2014]. Однако то, что уве-
личение размеров пероксисом происходило
только при длительном действии низкой тем-
пературы (табл. 4), может косвенно указывать
на более активную работу антиоксидантной
системы при длительном охлаждении растений
по сравнению с кратковременным.

Многочисленные скопления пероксисом и митохондрий около хлоропластов, зафиксированные во всех вариантах охлаждения, свидетельствуют об усилении контактов между этими органеллами. Выросты и инвагинации, появляющиеся при этом в хлоропластах, способствуют увеличению поверхности пластид и, в свою очередь, облегчают обмен метаболитами с цитоплазмой и другими органеллами клетки [Buchner et al., 2007; Holzinger et al., 2007; Lütz, Engel, 2007].

Помимо перечисленных выше структурных преобразований и длительное, и кратковременное охлаждение проростков или только корней пшеницы вызывало изменения в тилакоидной системе хлоропластов. При продолжительном действии низкой температуры на проростки в их листьях формировались хлоропласты со сниженным коэффициентом гранальности (табл. 4), в которых мембраны тилакоидов стромы преобладали над гранальными мембранами. Такого рода мембранная перестройка является проявлением защитно-приспособительных реакций, направленных на сохранение функциональной активности более холодочувствительной фотосистемы II [Kratsch, Wise, 2000; Трунова, 2007; Венжик и др., 2012; Vella et al., 2012], поскольку в гранальных мембранах соотношение липиды/белки почти в 2 раза ниже, чем в мембранах тилакоидов стромы [Мокроносков и др., 2006], а следовательно, они более плотные и быстрее повреждаются холодом. Кроме того, уменьшение размеров гран в хлоропластах растений, подвергаемых длительному охлаждению, направлено на защиту мембран от избыточной генерации АФК в стрессовых условиях [Попов и др., 2016].

В отличие от этого кратковременное охлаждение проростков или корней пшеницы не вызывало формирования подобной, предположительно более адаптированной к холоду, структуры хлоропластов, а наоборот, приводило к формированию пластид с повышенной «гранальностью» (табл. 4). Заметим, что аналогичная перестройка тилакоидной системы зафиксирована в хлоропластах листьев пшеницы и при длительном действии низкой температуры только на корни (табл. 4). Однако подчеркнем, что процесс формирования хлоропластов с повышенной «гранальностью» происходил в разных вариантах опытов неодинаково – за счет увеличения длины мембран гранальных тилакоидов (после кратковременного охлаждения проростков, а также при длительном действии низкой температуры только на корни) или в результате уменьшения длины мембран

тилакоидов стромы (после кратковременного охлаждения корней) (табл. 4).

В настоящее время значение такой структурной трансформации хлоропластов остается не вполне ясным. Тем не менее именно способность к быстрым мембранным перестройкам, по мнению некоторых авторов, является важным элементом устойчивости растений к неблагоприятным факторам [Hudak, Salaj, 1999], а возможность «запускать» такого рода изменения в хлоропластах считается одним из механизмов, снижающих вероятность фотоингибирования и обеспечивающих оптимизацию процесса фотосинтеза в стрессовых условиях [Pribil et al., 2014].

Заключение

В целом проведенные исследования показали, что даже кратковременное охлаждение проростков или корней пшеницы индуцирует увеличение холодоустойчивости клеток листьев, которое сопровождается комплексом ультраструктурных изменений. Сопоставление ультраструктурных преобразований, наблюдаемых в клетках листьев при кратковременном и длительном охлаждении проростков пшеницы или только их корневой системы, позволило установить, что часть из них являются общими для этих видов холодового воздействия. К ним, в частности, относятся изменения формы и плотности хлоропластов, митохондрий и пероксисом, увеличение размеров пластид, появление в них выростов и инвагинаций, скопление митохондрий и пероксисом около пластид. С другой стороны, проявление других ультраструктурных изменений, таких как увеличение размеров митохондрий и пероксисом, перестройка тилакоидной системы хлоропластов, зависело от продолжительности охлаждения и от того, носило оно общий или локальный характер. Повидимому, в зависимости от характера (типа) низкотемпературного воздействия в клетках растений реализуются различные адаптивные программы, которые могут включать в себя как сходные (однотипные), так и разные изменения в ультраструктурной организации клеток листьев. Наличие разных адаптивных программ и разных адаптивных стратегий может рассматриваться как свидетельство наличия у холодостойких растений значительного адаптивного потенциала, который сформировался в процессе их эволюции и благодаря которому они способны успешно переносить как кратковременное, так и длительное воздействие холода в период активной вегетации, т. е. в период, когда растения к этому наименее подготовлены.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания по теме № 0221-2014-0032.

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.

Венжик Ю. В., Фролова С. А., Котеева Н. К., Мирославов Е. А., Титов А. Ф. Структурно-функциональные особенности растений *Triticum aestivum* L. (Poaceae) на начальном этапе холодовой адаптации // Бот. журн. 2008. Т. 93, № 9. С. 1367–1377.

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.

Веселов Д. С., Сабиржанова И. Б., Ахиярова Г. Р., Веселова С. В., Фархутдинов Р. Г., Мустафина А. Р., Митриченко А. Н., Дедов А. В., Веселов С. Ю., Кудоярова Г. Р. Роль гормонов в быстром ростовом ответе растений пшеницы на осмотический и холодовой шок // Физиология растений. 2002. Т. 49, № 4. С. 572–576.

Кислюк И. М., Мирославов Е. А., Палеева Т. В. Стимуляция дыхания листьев пшеницы и пролиферация митохондрий в их клетках под влиянием охлаждения // Физиология растений. 1995. Т. 42, № 4. С. 603–606.

Мокроносков А. Т., Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Академия, 2006. 448 с.

Попов В. Н., Антипина Н. В., Астахова Н. В. Изменения ультраструктуры хлоропластов растений табака в процессе защиты от окислительного стресса при гипотермии // Физиология растений. 2016. Т. 63, № 3. С. 319–326. doi: 10.7868/s0015330316030118

Реунов А. В. Пероксисомы растений: роль в метаболизме активных форм кислорода и опосредованных ими процессах // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134, № 1. С. 48–60.

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.

Титов А. Ф., Таланова В. В. Устойчивость растений и фитогормоны. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 206 с.

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

Трунова Т. И. Растение и низкотемпературный стресс. М.: Наука, 2007. 54 с.

Al-Hamdani S. H., Thomas T. S. Influence of root chilling on winter and spring wheat growth and carbon dioxide assimilation // Acta Agricult. Scandinavica. 2000. Vol. 50. P. 149–154.

Armstrong A. F., Logan D., Tobin A. K., O'Toole P., Atkin O. K. Heterogeneity of plant mitochondrial responses underpinning respiratory acclimation to the cold in *Arabidopsis thaliana* leaves // Plant Cell Environ. 2006. Vol. 29. P. 940–949. doi: 10.1111/j.1365-3040.2005.01475.x

Buchner O., Holzinger A., Lütz C. Effects of temperature and light on the formation of chloroplast protrusions in leaf mesophyll cells of high alpine plants // Plant Cell Environ. 2007. Vol. 30. P. 1347–1356. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01707.x

Crosatti C., Rizza F., Badeck F. W., Mazzucotelli E., Cattivelli L. Harden the chloroplast to protect the plant // Physiol. Plant. 2013. Vol. 147. P. 55–63. doi: 10.1111/j.1399-3054.2012.01689.x

Cui H., Ma W., Hu J., Li Y., Zheng Y. Chilling tolerance evaluation, and physiological and ultrastructural changes under chilling stress in tobacco // Afr. J. Agricult. Res. 2012. Vol. 7. P. 3349–3359. doi: 10.5897/ajar11.1481

Del Río L. A., Sandalio L. M., Corpas F. J., Palma J. M., Barroso J. Reactive oxygen species and reactive nitrogen species in peroxisomes. Production, scavenging, and role in cell signaling // Plant Physiology. 2006. Vol. 141. P. 330–335.

Garbero M., Andrade A., Reinoso H., Fernández B., Cuesta C., Granda V., Escudero C., Abdala G., Pedranzani H. Differential effect of short-term cold stress on growth, anatomy, and hormone levels in cold-sensitive versus resistance cultivars of *Digiteria eriantha* // Acta Physiol. Plant. 2012. Vol. 34. P. 2079–2091. doi: 10.1007/s11738-012-1007-x

Heidarvand L., Maali Amili R. What happens in plant molecules responses to cold stress // Acta Physiol. Plant. 2010. Vol. 32. P. 419–431. doi: 10.1007/s11738-009-0451-8

Holzinger A., Buchner O., Lütz C., Hanson M. R. Temperature-sensitive formation of chloroplast protrusions and stromules in mesophyll cells of *Arabidopsis thaliana* // Protoplasma. 2007. Vol. 230. P. 23–30. doi: 10.1007/s00709-006-0222-y

Hudak J., Salaj J. Effect of low temperature on the structure of plant cells // Hand book of plant and crop stress. New York: Marcel Dekker, Inc. 1999. P. 441–464.

Ishikava H. A. Ultrastructural features of chilling injury: injured cells and the early events during chilling of suppression-cultured mung bean cells // Am. J. Bot. 1996. Vol. 83. P. 825–835.

Kaplan F., Guy C. L. Beta-amylase induction and the protective role of maltose during temperature shock // Plant Physiol. 2004. Vol. 135. P. 1674–1684. doi: 10.1104/pp.104.040808

Kratsch H. A., Wise R. R. The ultrastructure of chilling stress // Plant Cell Environ. 2000. Vol. 23. P. 337–350. doi: 10.1046/j.1365-3040.2000.00560.x

Kutik J., Hala D., Kocova M., Rothova O., Haise D., Wilhelmova N., Ticha I. Ultrastructure and dimensions of chloroplasts in leaves of three maize (*Zea mays* L.) inbred lines and their F1 hybrids grown under moderate chilling stress // Photosynthetica. 2004. Vol. 42. P. 447–455. doi: 10.1023/b:phot.0000046165.15048.a4

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. P. 413–422. doi: 10.1111/j.0031-9317.2004.00248.x

Li X.-G., Wang X.-M., Meng Q.-W., Zou Q. Factors limiting photosynthetic recovery in sweet pepper leaves after short-term chilling stress under low irradiance // *Photosynthetica.* 2004. Vol. 42. P. 257–262. doi: 10.1023/b:phot.0000040598.48732.af

Li T. A., Xu S. L., Oses-Prieto J. A., Putil S., Xu P., Wang R. L., Li K. H., Maltby D. A., An L. H., Burlingame A. L., Deng Z. P., Wang Z. Y. Proteomics analysis reveals post-translational mechanisms for cold-induced metabolic changes in *Arabidopsis* // *Mol. Plant.* 2011. Vol. 4. P. 361–374. doi: 10.1093/mp/ssq078

Li Z.-G., Yuan L.-X., Wang Q.-L., Ding Z.-L., Dong C.-Y. Combined action of antioxidant defense system and osmolytes in chilling shock-induced chilling tolerance in *Jatropha curcas* seedlings // *Acta Physiol. Plant.* 2013. Vol. 35. P. 2127–2136. doi: 10.1007/s11738-013-1249-2

Logan D. C. Plant mitochondrial dynamics // *Biochem. Biophys. Acta.* 2006. Vol. 1763. P. 430–441.

Logan D. C. Mitochondrial fusion, division and positioning in plants // *Biochem. Soc. Transd.* 2010. Vol. 38. P. 789–795. doi: 10.1042/bst0380789

Logan D. C., Leaver C. J. Mitochondria-targeted GFP highlights the heterogeneity of mitochondrial shape, size and movement within living plant cells // *J. Exp. Bot.* 2000. Vol. 51. P. 865–871. doi: 10.1093/jxb/51.346.865

Lütz C., Engel L. Changes of chloroplasts ultrastructure in some light-alpine plants: adaptation to metabolic demands and climate // *Protoplasma.* 2007. Vol. 231. P. 183–192. doi: 10.1007/s00709-007-0249-8

Nyathi Y., Baker A. Plant peroxisomes as a source of signaling molecules // *Biochem. Biophys. Acta.* 2006. Vol. 1763. P. 1478–1495. doi: 10.1016/j.bbamer.2006.08.031

Palma J. M., Corpas F. J., Del Río L. A. Proteome of plant peroxisomes: a new perspectives on the role of these organelles in cell biology // *Proteomics.* 2009. Vol. 9. P. 2301–2312. doi: 10.1002/pmic.200700732

Pribil M., Labs M., Leister D. Structure and dynamics of thylakoids in land plants // *J. Exp. Bot.* 2014. Vol. 65. P. 1955–1972. doi: 10.1093/jxb/eru090

Ristic Z., Ashworth E. N. Changes in leaf ultrastructure and carbohydrates in *Arabidopsis thaliana* L. (Heun) cv. *Columbia* during rapid cold acclimation // *Protoplasma.* 1993. Vol. 172. P. 111–123. doi: 10.1007/bf01379368

Rodríguez-Serrano M., Romero-Puertas M. C., Sparkes I., Hawes Ch. Peroxisome dynamics in Arabi-

dopsis plants under oxidative stress induced by cadmium // *Free radical biology and medicine.* 2009. Vol. 47. P. 1632–1639. doi: 10.1016/j.freeradbiomed.2009.09.012

Ruelland E., Zachowsky A. How plant sense temperature // *Environ. Exp. Bot.* 2010. Vol. 69. P. 225–232. doi: 10.1016/j.envexbot.2010.05.011

Theocharis A., Clément Ch., Barka E. A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperature // *Planta.* 2012. Vol. 235. P. 1091–1105. doi: 10.1007/s00425-012-1641-y

Van Gestel K., Verbelen J. P. Giant mitochondria are a response to low oxygen pressure in cells of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) // *J. Exp. Bot.* 2002. Vol. 53. P. 1215–1218.

Vella G. F., Joss T. V., Roberts T. H. Chilling-induced ultrastructural changes to mesophyll cells of *Arabidopsis* grown under short days are almost completely reversible by plant re-warming // *Protoplasma.* 2012. Vol. 249. P. 1137–1149. doi: 10.1007/s00709-011-0363-5

Venzhik Yu. V., Titov A. F., Talanova V. V., Miroslavov E. A. Ultrastructure and functional activity of chloroplasts in wheat leaves under root chilling // *Acta Physiol. Plant.* 2014. Vol. 36. P. 323–330. doi: 10.1007/s11738-013-1413-8

Venzhik Yu., Talanova V., Titov A. The effect of abscisic acid on cold tolerance and chloroplasts ultrastructure in wheat under optimal and cold stress conditions // *Acta Physiol. Plant.* 2016. Vol. 38 P. 1–10. doi: 10.1007/s11738-016-2082-1

Veselova S., Farhutdinov R., Mitrichenko A., Symonyan M., Hartung W. The effect of root cooling on hormone content and root hydraulic conductivity of durum wheat seedlings (*Triticum durum* L.) // *Bulg. J. Plant Physiol.* 2003. Special Issue. P. 360–366.

Wilkinson S., Clephan A. L., Davies W. J. Rapid low-temperature 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 Physiology.* 2001. Vol. 126. P. 195–210.

Yadav S. K. Cold stress tolerance mechanisms in plant. A review // *Agron. Sustain. Dev.* 2010. Vol. 30. P. 1566–1578. doi: 10.1051/agro/2009050

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 20.10.2016

References

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

Kislyuk I. M., Miroslavov E. A., Paleeva T. V. Stimulyatsiya dykhaniya list'ev pshenitsy i proliferatsiya

mitokhondrii v ikh kletkakh pod vliyaniem okhlazhdeniya [Stimulation of wheat leaves respiration and proliferation of mitochondria in their cells under cooling]. *Fiziol. rast [Russian Journal of Plant Physiology]*. 1995. Vol. 42, no. 4. P. 603–606.

Mokronosov A. T., Gavrilenko V. F., Zhigalova T. V. Fotosintez. Fiziologo-ekologicheskie i biokhimicheskie

aspekty [Photosynthesis. Physiological, ecological and biochemical aspects]. Moscow: Akademiya, 2006. 448 p.

Popov V. N., Antipina O. V., Astakhova N. V. Izmeneniya ul'trastruktury khloroplastov rastenii tabaka v protsesse zashchity ot oksislitel'nogo stressa pri gipotermii [Changes in chloroplasts ultrastructure of tobacco plants in the course of their protection from oxidative stress under hypothermia]. *Fiziologiya rastenii [Russian Journal of Plant Physiology]*. 2016. Vol. 63, no. 3. P. 301–307. doi: 10.7868/s0015330316030118

Reunov A. V. Peroksisomy rastenii: rol' v metabolizme aktivnykh form kisloroda i oposredovannykh imi protsessakh [Plants peroxisomes: the role in metabolism of reactive oxygen species and the processes they mediate]. *Uspekhi sovremennoi biologii [Biol. Bull. Rev.]*. 2014. Vol. 4, no. 4. P. 311–322.

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

Titov A. F., Talanova V. V. Ustoichivost' rastenii i fitogormony [Plants tolerance and phytohormones]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2009. 206 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 of RAS, 2011. 166 p.

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

Venzhik Yu. V., Frolova S. A., Koteeva N. K., Miroslavov E. A., Titov A. F. Strukturno-funktsional'nye osobennosti rastenii *Triticum aestivum* L. (*Poaceae*) na nachal'nom etape kholodovoi adaptatsii [Structural and functional features of the *Triticum aestivum* (*Poaceae*) plants in the initial period of cold adaptation]. *Bot. zhurn. [Bot. Journal]*. 2008. Vol. 93, no. 9. P. 1367–1377.

Venzhik Yu. V., Titov A. F., Talanova V. V., Miroslavov E. A., Koteeva N. K. Strukturno-funktsional'naya reorganizatsiya fotosinteticheskogo apparata rastenii pshenitsy pri kholodovoi adaptatsii [Structural and functional reorganization of photosynthetic apparatus of wheat plants in the course of cold adaptation]. *Tsitologiya [Cell Tissue Biol.]*. 2013. Vol. 7, no. 2. P. 168–176.

Veselov D. S., Sabirzhanova I., Akhiyarova G., Veselova S. V., Farkhutdinov R. G., Mustafina A. R., Mitrichenko A. N., Dedov A. V., Veselov S. Yu., Kudoyarova G. R. Rol' gormonov v bystrom rostovom otvete rastenii pshenitsy na osmoticheskii i kholodovoi shok [The role of hormones in fast growth responses of the wheat plants to osmotic and cold shocks]. *Fiziologiya rastenii [Russian Journal of Plant Physiology]*. 2002. Vol. 49, no. 4. P. 513–517.

Al-Hamdani S. H., Thomas T. S. Influence of root chilling on winter and spring wheat growth and carbon dioxide assimilation. *Acta Agricult. Scandinavica*. 2000. Vol. 50. P. 149–154.

Armstrong A. F., Logan D., Tobin A. K., O'Toole P., Atkin O. K. Heterogeneity of plant mitochondrial re-

sponses underpinning respiratory acclimation to the cold in *Arabidopsis thaliana* leaves. *Plant Cell Environ*. 2006. Vol. 29. P. 940–949. doi: 10.1111/j.1365-3040.2005.01475.x

Buchner O., Holzinger A., Lütz C. Effects of temperature and light on the formation of chloroplast protrusions in leaf mesophyll cells of high alpine plants. *Plant Cell Environ*. 2007. Vol. 30. P. 1347–1356. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01707.x

Crosatti C., Rizza F., Badeck F. W., Mazzucotelli E., Cattivelli L. Harden the chloroplast to protect the plant. *Physiol. Plant*. 2013. Vol. 147. P. 55–63. doi: 10.1111/j.1399-3054.2012.01689.x

Cui H., Ma W., Hu J., Li Y., Zheng Y. Chilling tolerance evaluation, and physiological and ultrastructural changes under chilling stress in tobacco. *Afr. J. Agricult. Res*. 2012. Vol. 7. P. 3349–3359. doi: 10.5897/ajar11.1481

Del Río L. A., Sandalio L. M., Corpas F. J., Palma J. M., Barroso J. Reactive oxygen species and reactive nitrogen species in peroxisomes. Production, scavenging, and role in cell signaling. *Plant Physiology*. 2006. Vol. 141. P. 330–335.

Garbero M., Andrade A., Reinoso H., Fernández B., Cuesta C., Granda V., Escudero C., Abdala G., Pedranzani H. Differential effect of short-term cold stress on growth, anatomy, and hormone levels in cold-sensitive versus resistance cultivars of *Digiteria eriantha*. *Acta Physiol. Plant*. 2012. Vol. 34. P. 2079–2091. doi: 10.1007/s11738-012-1007-x

Heidarvand L., Maali Amili R. What happens in plant molecules responses to cold stress. *Acta Physiol. Plant*. 2010. Vol. 32. P. 419–431. doi: 10.1007/s11738-009-0451-8

Holzinger A., Buchner O., Lütz C., Hanson M. R. Temperature-sensitive formation of chloroplast protrusions and stromules in mesophyll cells of *Arabidopsis thaliana*. *Protoplasma*. 2007. Vol. 230. P. 23–30. doi: 10.1007/s00709-006-0222-y

Hudak J., Salaj J. Effect of low temperature on the structure of plant cells. Hand book of plant and crop stress. New York: Marcel Dekker, Inc., 1999. P. 441–464.

Ishikawa H. A. Ultrastructural features of chilling injury: injured cells and the early events during chilling of suppression-cultured mung bean cells. *Am. J. Bot*. 1996. Vol. 83. P. 825–835.

Kaplan F., Guy C. L. Beta-amylase induction and the protective role of maltose during temperature shock. *Plant Physiol*. 2004. Vol. 135. P. 1674–1684. doi: 10.1104/pp.104.040808

Kratsch H. A., Wise R. R. The ultrastructure of chilling stress. *Plant Cell Environ*. 2000. Vol. 23. P. 337–350. doi: 10.1046/j.1365-3040.2000.00560.x

Kutik J., Hala D., Kocova M., Rothova O., Haise D., Wilhelmova N., Ticha I. Ultrastructure and dimensions of chloroplasts in leaves of three maize (*Zea mays* L.) inbred lines and their F1 hybrids grown under moderate chilling stress. *Photosynthetica*. 2004. Vol. 42. P. 447–455. doi: 10.1023/b:phot.0000046165.15048.a4

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. P. 413–422. doi: 10.1111/j.0031-9317.2004.00248.x

Li X.-G., Wang X.-M., Meng Q.-W., Zou Q. Factors limiting photosynthetic recovery in sweet pepper leaves after short-term chilling stress under low irradiance. *Photosynthetica.* 2004. Vol. 42. P. 257–262. doi: 10.1023/b:phot.0000040598.48732.af

Li T. A., Xu S. L., Osés-Prieto J. A., Putil S., Xu P., Wang R. L., Li K. H., Maltby D. A., An L. H., Burlingame A. L., Deng Z. P., Wang Z. Y. Proteomics analysis reveals post-translational mechanisms for cold-induced metabolic changes in *Arabidopsis*. *Mol. Plant.* 2011. Vol. 4. P. 361–374. doi: 10.1093/mp/ssq078

Li Z.-G., Yuan L.-X., Wang Q.-L., Ding Z.-L., Dong C.-Y. Combined action of antioxidant defense system and osmolytes in chilling shock-induced chilling tolerance in *Jatropha curcas* seedlings. *Acta Physiol. Plant.* 2013. Vol. 35. P. 2127–2136. doi: 10.1007/s11738-013-1249-2

Logan D. C. Plant mitochondrial dynamics. *Biochem. Biophys. Acta.* 2006. Vol. 1763. P. 430–441.

Logan D. C. Mitochondrial fusion, division and positioning in plants. *Biochem. Soc. Trans.* 2010. Vol. 38. P. 789–795. doi: 10.1042/bst0380789

Logan D. C., Leaver C. J. Mitochondria-targeted GFP highlights the heterogeneity of mitochondrial shape, size and movement within living plant cells. *J. Exp. Bot.* 2000. Vol. 51. P. 865–871. doi: 10.1093/jexbot/51.346.865

Lütz C., Engel L. Changes of chloroplasts ultrastructure in some light-alpine plants: adaptation to metabolic demands and climate. *Protoplasma.* 2007. Vol. 231. P. 183–192. doi: 10.1007/s00709-007-0249-8

Nyathi Y., Baker A. Plant peroxisomes as a source of signaling molecules. *Biochem. Biophys. Acta.* 2006. Vol. 1763. P. 1478–1495. doi: 10.1016/j.bbamcr.2006.08.031

Palma J. M., Corpas F. J., Del Río L. A. Proteome of plant peroxisomes: a new perspectives on the role of these organelles in cell biology. *Proteomics.* 2009. Vol. 9. P. 2301–2312. doi: 10.1002/pmic.200700732

Pribil M., Labs M., Leister D. Structure and dynamics of thylakoids in land plants. *J. Exp. Bot.* 2014. Vol. 65. P. 1955–1972. doi: 10.1093/jxb/eru090

Ristic Z., Ashworth E. N. Changes in leaf ultrastructure and carbohydrates in *Arabidopsis thaliana* L. (Heun) cv. Columbia during rapid cold acclimation. *Protoplasma.* 1993. Vol. 172. P. 111–123. doi: 10.1007/bf01379368

Rodríguez-Serrano M., Romero-Puertas M. C., Sparkes I., Hawes Ch. Peroxisome dynamics in *Arabidopsis* plants under oxidative stress induced by

cadmium. *Free radical biology and medicine.* 2009. Vol. 47. P. 1632–1639. doi: 10.1016/j.freeradbiomed.2009.09.012

Ruelland E., Zachowsky A. How plant sense temperature. *Environ. Exp. Bot.* 2010. Vol. 69. P. 225–232. doi: 10.1016/j.envexbot.2010.05.011

Theocharis A., Clément Ch., Barka E. A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperature. *Planta.* 2012. Vol. 235. P. 1091–1105. doi: 10.1007/s00425-012-1641-y

Van Gestel K., Verbelen J. P. Giant mitochondria are a response to low oxygen pressure in cells of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). *J. Exp. Bot.* 2002. Vol. 53. P. 1215–1218.

Vella G. F., Joss T. V., Roberts T. H. Chilling-induced ultrastructural changes to mesophyll cells of *Arabidopsis* grown under short days are almost completely reversible by plant re-warming. *Protoplasma.* 2012. Vol. 249. P. 1137–1149. doi: 10.1007/s00709-011-0363-5

Venzhik Y. V., Titov A. F., Talanova V. V., Miroslavov E. A. Ultrastructure and functional activity of chloroplasts in wheat leaves under root chilling. *Acta Physiol. Plant.* 2014. Vol. 36. P. 323–330. doi: 10.1007/s11738-013-1413-8

Venzhik Yu., Talanova V., Titov A. The effect of abscisic acid on cold tolerance and chloroplasts ultrastructure in wheat under optimal and cold stress conditions. *Acta Physiol. Plant.* 2016. Vol. 38 P. 1–10. doi: 10.1007/s11738-016-2082-1

Veselova S., Farhutdinov R., Mitrichenko A., Symonyan M., Hartung W. The effect of root cooling on hormone content and root hydraulic conductivity of durum wheat seedlings (*Triticum durum* L.). *Bulg. J. Plant Physiol.* 2003. Special Issue. P. 360–366.

Wilkinson S., Clephan A. L., Davies W. J. Rapid low-temperature 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 Physiology.* 2001. Vol. 126. P. 195–210.

Yadav S. K. Cold stress tolerance mechanisms in plant. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 2010. Vol. 30. P. 1566–1578. doi: 10.1051/agro/2009050

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 October 20, 2016

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Венжик Юлия Валерьевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Карелия, Россия,
185910

эл. почта: Jul.Venzhik@gmail.com
тел.: (8142) 762712, +79114021131

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

Титов Александр Федорович

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

Таланова Вера Викторовна

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

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

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