

УДК 58.036.5:546.48

РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ НА КОМБИНИРОВАННОЕ ДЕЙСТВИЕ НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ И КАДМИЯ

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

Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

Изучали реакцию растений пшеницы (*Triticum aestivum* L.) на комбинированное (последовательное) действие холода (4 °С) и сульфата кадмия (100 мкМ). Предобработка проростков в течение 1 сут кадмием вызывала повышение их холодоустойчивости, в дальнейшем при температуре 4 °С она продолжала нарастать, достигая максимума через 1–2 сут, но к концу опыта (7 сут) несколько снижалась. Вместе с тем кадмий не препятствовал накоплению сырой и сухой биомассы побегов при последующем действии на проростки температуры 4 °С, хотя отрицательно сказывался на суммарном содержании хлорофиллов в листьях. Суточная предобработка проростков холодом также вызывала повышение их холодоустойчивости, которая сохранялась при последующем действии кадмия в течение нескольких суток, но через 6–7 сут заметно снижалась. Кроме того, предобработка холодом уменьшала накопление сырой и сухой биомассы побегов пшеницы, а также суммарное содержание хлорофиллов в листьях при последующем продолжительном действии кадмия. Сделан вывод о том, что реакция растений пшеницы на длительное воздействие (7 сут) низкой положительной температуры или кадмия заметно изменяется, если ему предшествует даже непродолжительное (1 сут) воздействие другого стресс-фактора. В частности, воздействие кадмия, предшествующее действию холода, приводило к частичному «сбою» программы холодовой адаптации, в результате чего устойчивость растений не достигала уровня, характерного для холодового закаливания при температуре 4 °С, а предобработка растений холодом, в свою очередь, усиливала негативные эффекты кадмия на холодоустойчивость, накопление биомассы и содержание фотосинтетических пигментов в листьях пшеницы.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L.; низкая положительная температура; кадмий; предобработка; холодоустойчивость; накопление биомассы; фотосинтетические пигменты.

Yu. V. Venzhik, A. F. Titov, V. V. Talanova. RESPONSE OF WHEAT PLANTS TO THE COMBINED IMPACT OF LOW TEMPERATURE AND CADMIUM

The response of wheat plants (*Triticum aestivum* L.) to a combined (consecutive) impact of low temperature (4 °C) and cadmium sulphate (100 µM) was investigated. Pretreatment of the seedlings with cadmium for 1 day caused an increase in cold tolerance, which continued during the following exposure to the 4 °C temperature, reaching a maximum after 1–2 days, but decreasing somewhat in the end of the experiment (7 d). At the same time cadmium did not prevent the accumulation of fresh and dry biomass of the shoots at subsequent exposure of the seedlings to 4 °C temperature, although it negatively affected the total chlorophyll content in the leaves. Pretreatment of the seedlings during

1 day also caused an increase in their cold tolerance, which persisted for a few days at subsequent exposure to cadmium, but decreased significantly in 6–7 days. Moreover, the chilling pretreatment decreased the accumulation of fresh and dry biomass of wheat shoots as well as the total chlorophyll content in the leaves at the subsequent prolonged cadmium impact. It was concluded that the response of wheat plants to a prolonged impact (7 d) of a low non-freezing temperature or cadmium changed significantly if preceded even by a short-term (1 d) treatment with the other stress factor. In particular, exposure to cadmium before chilling partially 'disrupted' the programme of cold adaptation, wherefore the plants' resistance did not reach the level typical for cold hardening at a temperature of 4 °C, and cold pretreatment of the plants, in turn, aggravated the negative effects of cadmium on cold tolerance, biomass accumulation and the content of photosynthetic pigments in wheat leaves.

Key words: *Triticum aestivum* L.; low non-freezing temperature; cadmium; pretreatment; cold tolerance; accumulation of biomass; photosynthetic pigments.

Введение

В естественных условиях растения на протяжении всей жизни многократно подвергаются воздействию тех или иных стресс-факторов или их комбинированному (последовательному или одновременному) действию. Поэтому в ходе эволюции растения выработали целый спектр защитно-приспособительных реакций и механизмов, которые позволяют им выживать в самых различных неблагоприятных условиях. Как показывает анализ литературы, многие из этих механизмов, возможно, большая часть, носят неспецифический (общий) характер [Чиркова, 2002; Кузнецов, Дмитриева, 2006; Титов и др., 2006]. Благодаря своей универсальности такие механизмы оказываются весьма эффективными, особенно в тех случаях, когда растения подвергаются одновременному воздействию не одного, а двух или более стресс-факторов, причем разной природы. В условиях Севера такими стресс-факторами могут, например, быть низкая температура (фактор физической природы) и тяжелые металлы (фактор химической природы). В подобных случаях можно ожидать, что реакция растений на их комбинированное воздействие может отличаться от того, как они реагируют на каждый из стресс-факторов в отдельности. Имеющиеся в литературе данные подтверждают это [Zhao et al., 2009; Pourghasemian et al., 2013; Репкина и др., 2014; Sergeant et al., 2014; Венжик и др., 2015a], но явно недостаточны для более широких обобщений. Таким образом, нами предпринято исследование реакции растений пшеницы на комбинированное действие низкой температуры и кадмия, который является одним из наиболее распространенных и токсичных тяжелых металлов. При этом нас интересовало, как изменяется реакция растений на продолжительное действие каждого из факторов, если ему

предшествовало непродолжительное воздействие другого.

Материалы и методы

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 °C, его относительной влажности 60–70 %, освещенности 10 клк, фотопериоде 14 ч. По достижении недельного возраста проростки подвергали комбинированному воздействию низкой температуры и кадмия по схеме:

- 1) $Cd \rightarrow 4^{\circ}C$ – предобработка сульфатом кадмия (100 мкМ) в течение 1 сут, затем воздействие температуры 4 °C в течение 7 сут (без кадмия);
- 2) $4^{\circ}C \rightarrow Cd$ – предобработка холодом (4 °C) в течение 1 сут, затем воздействие сульфата кадмия (100 мкМ) в течение 7 сут.

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

Рост растений оценивали по накоплению сырой и сухой биомассы в соответствии со стандартной методикой [Рогожин, Рогожина, 2013]. Содержание хлорофиллов измеряли с помощью спектрофотометра СФ-2000 («Спектр», Россия) в спиртовой вытяжке [Lichtenthaler, Wellburn, 1983].

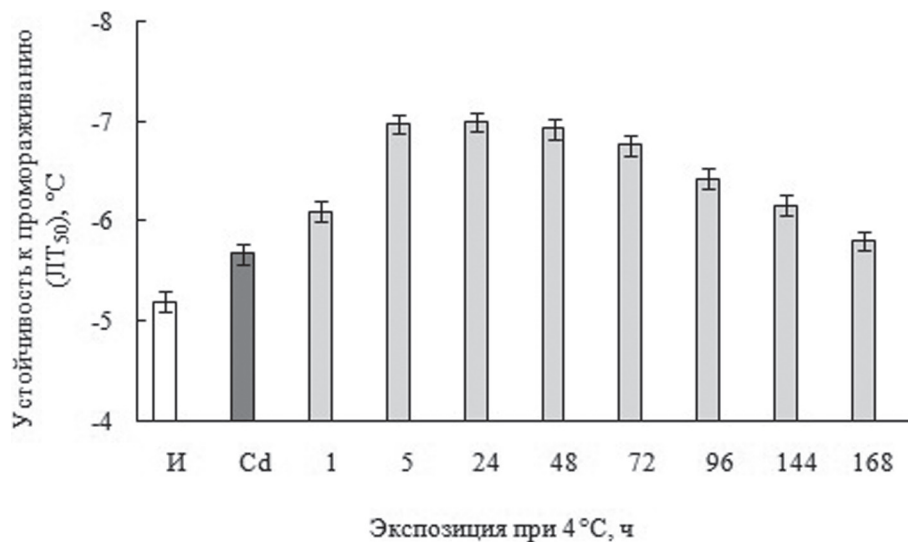


Рис. 1. Влияние суточной предобработки кадмием на холодоустойчивость клеток листьев проростков пшеницы, подвергнутых недельному воздействию температуры 4 °C (Cd→4°C). Здесь и на рис. 2, 3: И – исходный уровень, Cd – предобработка кадмием (100 мкМ) в течение 1 сут

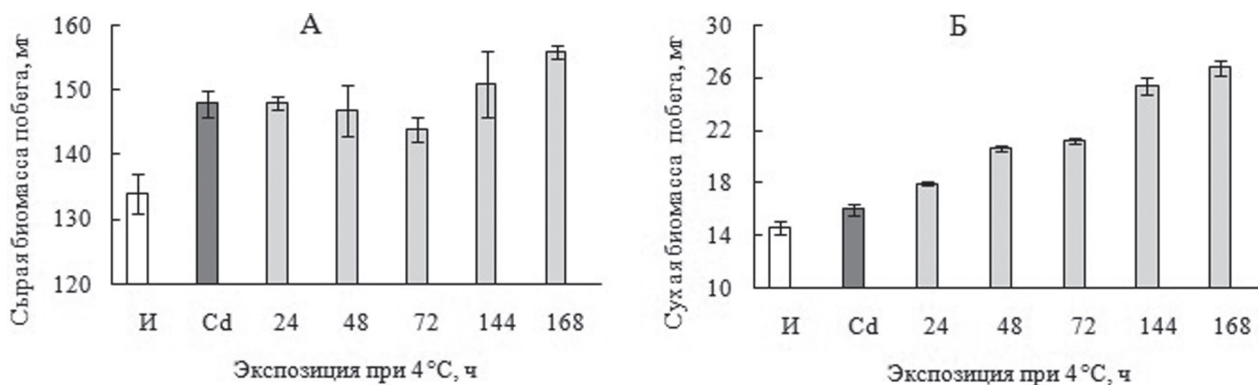


Рис. 2. Влияние суточной предобработки кадмием на накопление сырой (А) и сухой (Б) биомассы побегов проростков пшеницы, подвергнутых недельному воздействию температуры 4 °C (Cd→4°C)

Биологическая повторность в пределах одного варианта каждого отдельного опыта варьировала в зависимости от анализируемого показателя от 3 до 6. Каждый опыт повторяли не менее 3 раз. В таблицах и на графиках приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. В статье обсуждаются величины, достоверные при $p \leq 0,05$.

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования ИБ КарНЦ РАН «Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера».

Результаты

Комбинированное действие Cd→4°C. Установлено, что суточная предобработка пророст-

ков пшеницы сульфатом кадмия (100 мкМ) вызывает достоверный прирост холодоустойчивости клеток листьев (рис. 1). В дальнейшем, при переносе растений в условия действия температуры 4 °C устойчивость продолжала быстро нарастать в течение суток, следующие двое суток она оставалась на достигнутом уровне, а затем постепенно снижалась (рис. 1).

Кроме того, в присутствии кадмия происходило активное накопление сырой биомассы побегов пшеницы, однако при переносе проростков в условия действия температуры 4 °C этот процесс тормозился и в дальнейшем возобновлялся только к 7-м суткам опыта (рис. 2, А). Отметим, что при комбинированном действии кадмия и холода зафиксировано активное накопление сухой биомассы побегов пшеницы (рис. 2, Б), и поэтому отношение сухой биомассы побегов к сырой к концу опыта заметно возросло (табл. 1).

Таблица 1. Влияние комбинированного действия низкой температуры и кадмия на отношение сухой и сырой биомассы побегов проростков пшеницы

Вариант опыта	Сухая/сырая биомасса побега						
	Исходный уровень	Предобработка*	Экспозиция, ч				
			24	48	72	144	168
Cd→4°C	0,11	0,11	0,13	0,14	0,15	0,17	0,17
4°C→Cd	0,11	0,13	0,11	0,12	0,11	0,12	0,12

Примечание. *Предобработка растений кадмием или холодом (4 °С) в течение 1 сут.

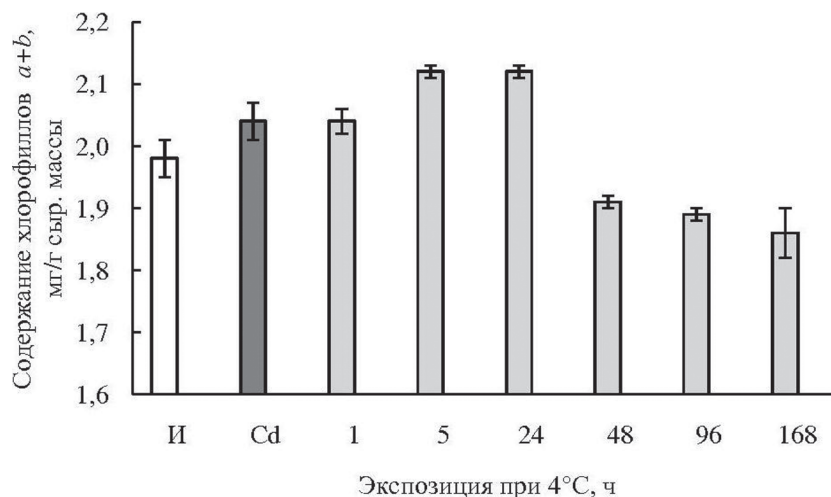


Рис. 3. Влияние суточной предобработки кадмием на суммарное содержание хлорофиллов в листьях проростков пшеницы, подвергнутых недельному воздействию температуры 4 °С (Cd→4°C)

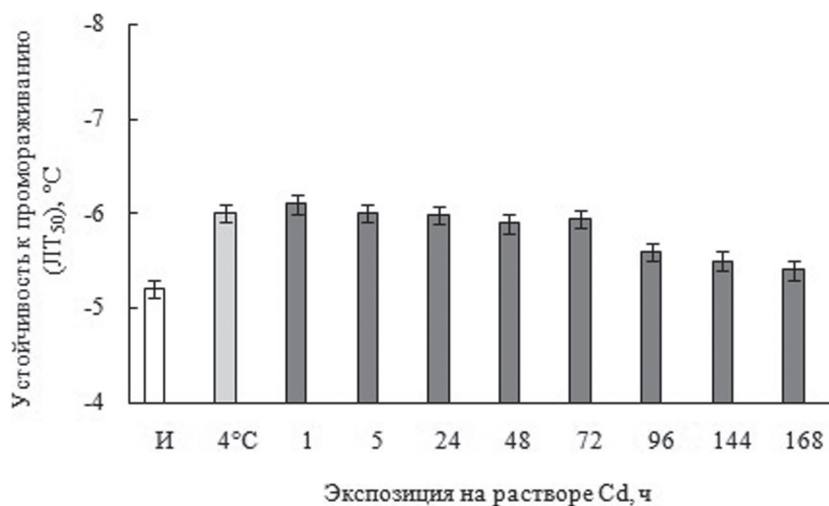


Рис. 4. Влияние суточной предобработки холодом на холодоустойчивость клеток листьев проростков пшеницы, подвергнутых недельному воздействию кадмия (100 мкМ) (4°C→Cd). Здесь и на рис. 5, 6: И – исходный уровень; 4 °С – предобработка холодом (4°C) в течение 1 сут

Укажем также, что суммарное содержание хлорофиллов в листьях после предобработки растений кадмием несколько увеличивалось и затем в течение первых суток действия температуры 4 °С этот процесс продолжался, но

уже через 2 сут отмечено значительное снижение данного показателя (рис. 3).

Комбинированное действие 4°C→Cd. Показано, что суточная предобработка проростков пшеницы холодом (4 °С) вызывала заметное

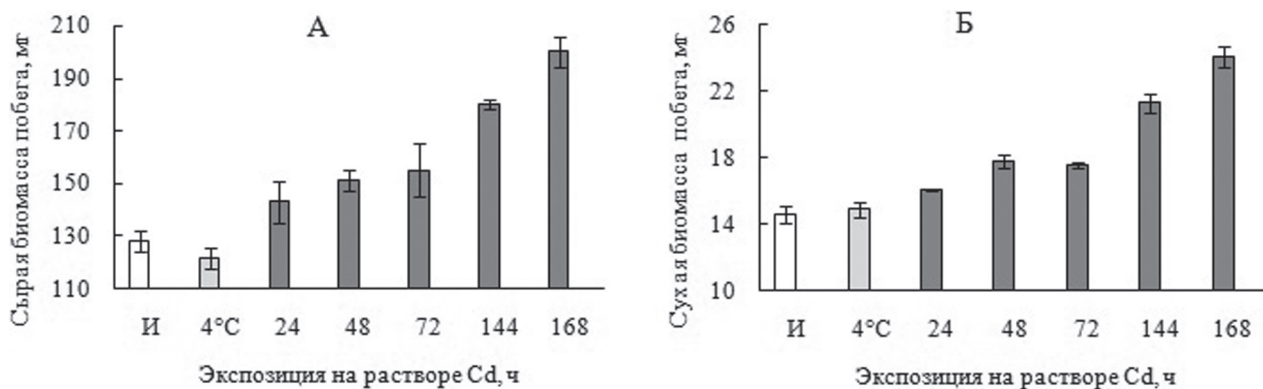


Рис. 5. Влияние суточной предобработки холодом на накопление сырой (А) и сухой (Б) биомассы побегов проростков пшеницы, подвергнутых недельному воздействию кадмия (100 мкМ) (4°C→Cd)

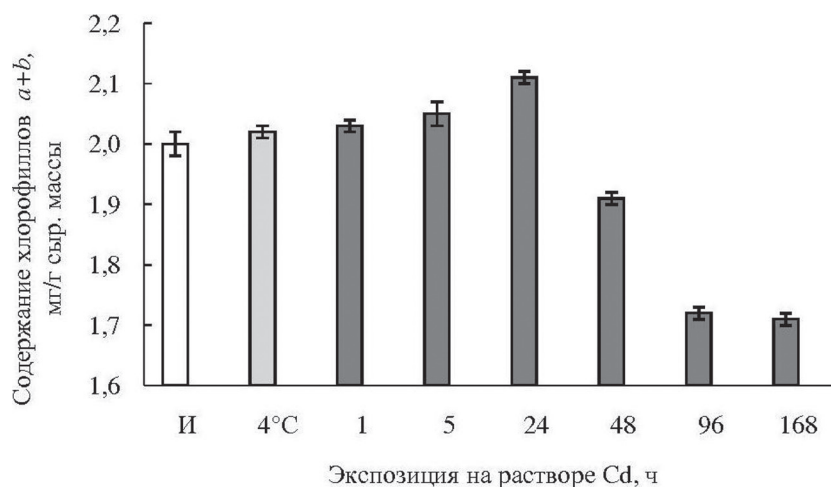


Рис. 6. Влияние суточной предобработки холодом на суммарное содержание хлорофиллов в листьях проростков пшеницы, подвергнутых длительному воздействию кадмия (100 мкМ) (4°C→Cd)

увеличение их холодоустойчивости, которая при последующем действии кадмия (100 мкМ) в течение 3 сут оставалась постоянной, а к концу опыта снижалась до уровня, близкого к исходному (рис. 4).

Накопление сырой биомассы побегов полностью тормозилось во время предобработки холодом, но в дальнейшем при переносе растений в условия действия кадмия оно возобновлялось (рис. 5, А). При этом сухая биомасса побегов увеличивалась в течение всего опыта (рис. 5, Б), и поэтому отношение сухая/сырая биомасса существенно не изменялось (табл. 1).

Содержание хлорофиллов в листьях пшеницы под влиянием предобработки холодом несколько увеличилось, а после переноса растений в условия действия кадмия продолжало повышаться еще в течение суток, но уже на 2-е сут опыта резко уменьшалось и к 6–7-м сут было намного ниже исходного уровня (рис. 6).

Снижение содержания фотосинтетических пигментов сопровождалось появлением признаков хлороза – примерно на 4–7-е сут опыта листья пшеницы желтели и скручивались.

Обсуждение

В результате проведенного исследования установлено, что суточная предобработка проростков пшеницы кадмием вызывает увеличение холодоустойчивости их листьев, а дальнейшее воздействие на растения холода (4 °C) стимулирует ее последующий рост. Эти данные хорошо коррелируются с представлениями о кросс-адаптации растений и об участии не только специфических, но и общих (неспецифических) адаптивных реакций в формировании повышенной холодоустойчивости [Кузнецов, Дмитриева, 2006; Титов и др., 2006]. По всей видимости, увеличение холодоустойчивости пшеницы под влиянием кадмия

Таблица 2. Количественная оценка изменения некоторых физиологических показателей у проростков пшеницы при действии температуры 4 °С, кадмия и их комбинированном действии

Показатель	Вариант опыта			
	4 °С	Cd→4°С	Cd	4°С→Cd
Холодоустойчивость	153	112	115	107
Сырая биомасса побегов	112	116	158	149
Сухая биомасса побегов	161	183	196	165
Содержание хлорофиллов, a+b	106	94	93	86

Примечание. Показатели в вариантах опыта 4 °С и Cd (без предобработок) рассчитаны по результатам предыдущих исследований [Венжик и др., 2015а, б]. Значения показателей приведены на 7-е сут опытов в % от исходного уровня, который принят за 100 %.

происходит вследствие индукции у растений ряда общих (неспецифических) адаптационных изменений, в то время как формирование повышенной холодоустойчивости в процессе длительного воздействия температуры 4 °С, которая является для пшеницы закалывающей, включает в себя не только общие, но и более специфические адаптационные изменения. Однако важно отметить, что максимальный прирост холодоустойчивости в случае комбинированного действия кадмия и температуры 4 °С не достигал значений, зафиксированных в процессе холодого закалывания без предобработки кадмием (табл. 2). Более того, на 4-е сут опыта при комбинированном действии этих факторов холодоустойчивость пшеницы начинала снижаться. Можно предположить, что кадмий, который успевает поступить в листья пшеницы в течение суток при нахождении растений в обычной температуре [Репкина и др., 2015], в дальнейшем оказывает на проростки токсическое действие, что приводит к частичному «сбою» программы холодовой адаптации.

Важно, что обнаруженное в наших опытах увеличение холодоустойчивости пшеницы сопровождалось изменениями ряда других физиологических показателей, причем направленность некоторых из них определялась главным образом действием низкой температуры (табл. 2). Например, рост проростков пшеницы, судя по накоплению сырой биомассы побегов, был ингибирован и частично восстанавливался только к концу опыта, так же как и при холодого закалывании без предобработки кадмием [Венжик и др., 2015б]. При этом накопление сухой биомассы продолжалось в течение всего опыта и при комбинированном действии факторов, и при действии температуры 4 °С без предобработки кадмием, поэтому отношение сухой биомассы побегов к сырой биомассе повышалось. Такого рода реакция вполне типична для холодостойких растений, выращиваемых в условиях низких температур, и она свидетельствует о сохранении баланса между

ростом и фотосинтезом [Ensminger et al., 2006; Климов, 2008], благодаря чему в их клетках и тканях происходит накопление резервных энергоемких (липидов и углеводов) веществ, необходимых для холодовой адаптации [Theocharis et al., 2012].

С другой стороны, предобработка пшеницы кадмием приводила к заметному снижению содержания фотосинтетических пигментов (табл. 2). Вероятно, частичный «сбой» программы холодовой адаптации, зафиксированный в наших опытах, может быть связан с негативным влиянием кадмия на фотосинтетический аппарат. Кроме того, учитывая высокую токсичность кадмия [Титов и др., 2014], нельзя исключить, что в данном случае он ингибирует и какие-то другие процессы, например, синтез белков, участвующих в ответе растительного организма на холод, или активность некоторых ферментов [Bashir et al., 2015].

Результаты другой серии опытов, в которой воздействие температуры 4 °С на проростки пшеницы предшествовало действию кадмия, показали, что холодоустойчивость увеличивается только в процессе предобработки, а при последующем действии кадмия остается на достигнутом уровне и к концу опыта снижается. Эти данные свидетельствуют о том, что повышение холодоустойчивости под влиянием кадмия является неспецифическим. Оно сопровождалось рядом изменений основных физиологических показателей, касающихся роста и фотосинтетического аппарата растений (табл. 2). Важно, что такие же изменения происходили под влиянием кадмия без холодовой предобработки (табл. 2). В обоих случаях наблюдалось повышение холодоустойчивости, торможение роста растений, снижение содержания фотосинтетических пигментов и появление признаков хлороза.

Отметим, что снижение темпов роста, накопления биомассы и хлороз листьев относятся к основным индикаторам токсического действия кадмия на растения [Титов и др., 2007, 2014; Hasan et al., 2009; Gallego et al., 2012;

Казнина, Титов, 2013]. Замедление роста при действии кадмия является следствием его негативного влияния на деление и рост клеток [Tran, Poroova, 2013], минеральное питание [Ci et al., 2010], активность ферментов [Wang et al., 2014], синтез белков [Hasan et al., 2009]. Хлороз листьев обусловлен, с одной стороны, непосредственным влиянием кадмия на биосинтез и/или деградацию хлорофиллов [Wang et al., 2014], а с другой стороны, связан с изменениями в ультраструктуре и биохимическом составе фотосинтетических мембран [Moradkhani et al., 2013; Ali et al., 2014], а также со снижением активности фотосистемы II, наиболее чувствительной к действию кадмия [Wang et al., 2014; Piršelova et al., 2016; Yughoubian et al., 2016]. В наших предыдущих исследованиях было показано, что при совместном действии холода и кадмия низкая температура частично нивелирует токсическое действие кадмия, в частности, на фотосинтетический аппарат растений, предотвращая развитие хлороза [Венжик и др., 2015a]. Результаты опытов по комбинированному действию этих стресс-факторов наглядно демонстрируют, что если воздействие холода предшествовало действию кадмия, то в этом случае низкая температура не только не оказывала защитного действия, но и усиливала негативные эффекты кадмия на рост растений и содержание фотосинтетических пигментов.

Заключение

Проведенные исследования показали, что комбинированное (последовательное) действие низкой температуры и кадмия вызывает у растений пшеницы целый ряд физиологических изменений: увеличение холодоустойчивости, торможение роста и снижение содержания в листьях фотосинтетических пигментов. При этом, если обработка кадмием предшествовала действию на растения холода, то у них сохранялась способность накапливать резервную биомассу, необходимую для адаптации растений, находящихся в условиях длительного охлаждения, хотя и происходил частичный «сбой» этого процесса. Если же суточное воздействие низкой положительной температуры предшествовало продолжительному (7 сут) действию на растения кадмия, то наблюдалось усиление его негативных эффектов на рост и на пигментный аппарат пшеницы. Следовательно, реакция растений пшеницы на продолжительное действие каждого из этих стресс-факторов заметно изменяется, если ему предшествует даже относительно непродолжительное воздействие другого стресс-фактора.

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: Карел. фил. АН СССР, 1982. 6 с.
- Венжик Ю. В., Титов А. Ф., Холопцева Е. С., Таланова В. В. Раздельное и совместное действие низкой температуры и кадмия на некоторые физиологические показатели пшеницы // Труды КарНЦ РАН. 2015а. № 12. С. 23–34.
- Венжик Ю. В., Таланова В. В., Титов А. Ф., Холопцева Е. С. О сходстве и различиях в реакции растений пшеницы на действие низкой температуры и кадмия // Известия РАН. 2015б. № 6. С. 597–604.
- 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.
- Климов С. В. Адаптация растений к стрессам через изменение донорно-акцепторных отношений на разных уровнях структурной организации // Успехи совр. биологии. 2008. Т. 128, № 3. С. 281–299.
- Кузнецов В. В., Дмитриева Г. А. Физиология растений. М.: Высшая школа, 2006. 742 с.
- 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. doi: 10.17076/eb229
- Репкина Н. С., Батова Ю. В., Титов А. Ф., Таланова В. В. Экспрессия гена глутатионсинтетазы GS3 в корнях и листьях проростков пшеницы при действии кадмия // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 11. С. 67–75.
- Рогожин В. В., Рогожина Т. В. Практикум по физиологии и биохимии растений. СПб.: ГИОРД, 2013. 352 с.
- Титов А. Ф., Акимова Т. В., Таланова В. В., Топчиева Л. В. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. М.: Наука, 2006. 143 с.
- Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 172 с.
- Титов А. Ф., Казнина Н. М., Таланова В. В. Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. 194 с.
- Чиркова Т. В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб.: Изд-во СПб ун-та, 2002. 244 с.
- Ali B., Qian P., Jin R., Ali S., Khan M., Aziz R., Tian T., Zhou W. Physiological and ultrastructural changes in *Brassica napus* seedlings induced by cadmium stress // Biol. Plant. 2014. Vol. 58, no. 1. P. 131–138. doi: 10.1007/s10535-013-0358-5
- Bashir H., Qureshi M. I., Ibrahim M. M., Iqbal M. Chloroplast and photosystems: Impact of cadmium and

iron deficiency // *Photosynthetica*. 2015. Vol. 53, no. 3. P. 321–335. doi: 10.1007/s11099-015-0152z

Ci D., Jiang D., Wollenweber B. Cadmium stress in wheat seedlings: growth, cadmium accumulation and photosynthesis // *Acta Physiol. Plant.* 2010. Vol. 32, no. 2. P. 365–373. doi: 10.1007/s11738-009-0414-0

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

Gallego S. M., Pena L. B., Barcia R. A., Azpilicueta C. E., Iannone M. F., Rosales E. P., Zawoznik M. S., Groppa M. D., Benavides M. P. Unravelling cadmium toxicity and tolerance in plants: insight into regulatory mechanisms // *Environ. Exp. Bot.* 2012. Vol. 83. P. 33–46. doi: 10.1016/j.envexpbot.2012.04.006

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.

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.

Moradkhani S., Nejad R. A. K., Dilmaghani K., Chaparzadeh N. Salicylic acid decreases Cd toxicity in sunflower plants // *Ann. Biol. Res.* 2013. Vol. 4, no. 1. P. 135–141.

Piršelová B., Boleček P., Gálusová T. Effect of cadmium and arsenic on chlorophyll fluorescence of selected soybean cultivars // *Физиол. раст.* 2016. Т. 63, № 4. С. 499–503. doi: 10.7868/s0015330316040126

Pourghasemian N., Ehsanzadeh P., Greger M. Genotypic variation in safflower (*Carthamus* spp.) cadmium accumulation and tolerance affected by temperature

and cadmium levels // *Environ. Exp. Bot.* 2013. Vol. 87. P. 218–226. doi: 10.1016/j.envexpbot.2012.12.003

Sergeant K., Kieffer P., Dommes J., Hausman J.-F. Proteomic changes in leaves of poplar exposed to both cadmium and low temperature // *Environ. Exp. Bot.* 2014. Vol. 106. P. 112–123. doi: 10.1016/j.envexpbot.2014.01.007

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. doi: 10.1007/s00425-012-164-y

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. doi: 10.3906/bot-1112-16

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.

Yughoubian Y., Siadat S. A., Moradi Telavat M. R., Pirdashti H. Quantify the response of purslane plant growth, photosynthesis pigments and photosystem II photochemistry to cadmium concentration gradients in the soil // *Физиол. раст.* 2016. Т. 63, № 1. С. 83–90. doi: 10.7868/s0015330316010188

Zhao F.-Y., Liu W., Zhang S.-Y. Different responses on plant growth and antioxidant system to the combination of cadmium and heat stress in transgenic and non-transgenic rice // *J. Integr. Plant Biol.* 2009. Vol. 51, no. 10. P. 942–950. doi: 10.1111/j.1744-7909.2009.00865

Поступила в редакцию 08.06.2017

References

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

Chirkova T. V. Fiziologicheskie osnovy ustoichivosti rastenii [Physiological bases of plant tolerance]. St. Petersburg: St. Peterb. Univ., 2002. 244 p.

Kaznina N. M., Titov A. F. Vliyaniye kadmiya na fiziologicheskie protsessy i produktivnost' rastenii semeistva Poaceae [The influence of cadmium on physiological processes and productivity of the Poaceae plants]. *Uspehi sovr. biol.* [Biol. Bull. Reviews]. 2013. Vol. 133, no. 6. P. 588–603.

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

Kuznetsov V. V., Dmitrieva G. A. Fiziologiya rastenii [Plants physiology]. Moscow: Vysshaya shkola, 2006. 742 p.

Repkina N. S., Talanova V. V., Titov A. F., Bukareva I. V. Reaktsiya rastenii pshenitsy (*Triticum aestivum*

L.) na razdel'noe i sovmestnoe deistvie nizkoi temperatury i kadmiya [Wheat (*Triticum aestivum* L.) response to separate and combined impact of low temperature and cadmium]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2014. No. 5. P. 133–139.

Repkina N. S., Batova Ju. V., Titov A. F., Talanova V. V. Ekspressiya gena glutationsintetazy GS3 v kornnyakh i list'yakh prorstkov pshenitsy pri deistvii kadmiya [Glutathione synthetase (GS3) gene expression in the leaves and roots of wheat seedlings under cadmium impact]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2015. No. 11. P. 67–75. doi: 10.17076/eb229

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

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

Titov A. F., Talanova V. V., Kaznina N. M., Laidinen G. F. Ustoichivost' rastenii k tyazhelym metallam [Plant tolerance to heavy metals]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2007. 172 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.

Venzhik Yu. V., Titov A. F., Kholoptseva E. S., Talanova V. V. Razdel'noe i sovместnoe deistvie nizkoi temperatury i kadmiya na nekotorye fiziologicheskie pokazateli pshenitsy [Separate and combined effects of low temperature and cadmium on some physiological indicators in wheat]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2015a. No. 12. P. 23–34.

Venzhik Yu. V., Talanova V. V., Titov A. F., Kholoptseva E. S. O skhodstve i razlichiyakh v reaktsii rastenii pshenitsy na deistvie nizkoi temperatury i kadmiya [Similarities and differences in wheat plant responses to low temperature and cadmium]. *Izvestiya RAN* [Biol. Bull.]. 2015b. No. 6. P. 597–604.

Ali B., Qian P., Jin R., Ali S., Khan M., Aziz R., Tian T., Zhou W. Physiological and ultrastructural changes in *Brassica napus* seedlings induced by cadmium stress. *Biol. Plant.* 2014. Vol. 58, no. 1. P. 131–138. doi: 10.1007/s10535-013-0358-5

Bashir H., Qureshi M. I., Ibrahim M. M., Iqbal M. Chloroplast and photosystems: Impact of cadmium and iron deficiency. *Photosynthetica.* 2015. Vol. 53, no. 3. P. 321–335. doi: 10.1007/s11099-015-0152z

Ci D., Jiang D., Wollenweber B. Cadmium stress in wheat seedlings: growth, cadmium accumulation and photosynthesis. *Acta Physiol. Plant.* 2010. Vol. 32, no. 2. P. 365–373. doi: 10.1007/s11738-009-0414-0

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

Gallego S. M., Pena L. B., Barcia R. A., Azpilicueta C. E., Iannone M. F., Rosales E. P., Zawoznik M. S., Groppa M. D., Benavides M. P. Unravelling cadmium toxicity and tolerance in plants: insight into regulatory mechanisms. *Environ. Exp. Bot.* 2012. Vol. 83. P. 33–46. doi: 10.1016/j.envexpbot.2012.04.006

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.

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.

Moradkhani S., Nejad R. A. K., Dilmaghani K., Chaparzadeh N. Salicylic acid decreases Cd toxicity in sunflower plants. *Ann. Biol. Res.* 2013. Vol. 4, no. 1. P. 135–141.

Piršelová B., Boleček P., Gálusová T. Effect of cadmium and arsenic on chlorophyll fluorescence of selected soybean cultivars. *Fiziol. rast. [Rus. J. Plant Physiol.]* 2016. Vol. 63, no. 4. P. 499–503. doi: 10.7868/s0015330316040126

Pourghasemian N., Ehsanzadeh P., Greger M. Genotypic variation in safflower (*Carthamus* spp.) cadmium accumulation and tolerance affected by temperature and cadmium levels. *Environ. Exp. Bot.* 2013. Vol. 87. P. 218–226. doi: 10.1016/j.envexpbot.2012.12.003

Sergeant K., Kieffer P., Dommès J., Hausman J.-F. Proteomic changes in leaves of poplar exposed to both cadmium and low temperature. *Environ. Exp. Bot.* 2014. Vol. 106. P. 112–123. doi: 10.1016/j.envexpbot.2014.01.007

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. doi: 10.1007/s00425-012-164/-y

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. doi: 10.3906/bot-1112-16

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.

Yughoubian Y., Siadat S. A., Moradi Telavat M. R., Pirdashti H. Quantify the response of purslane plant growth, photosynthesis pigments and photosystem II photochemistry to cadmium concentration gradients in the soil. *Fiziol. rast. [Rus. J. Plant Physiol.]* 2016. Vol. 63, no. 1. P. 83–90. doi: 10.7868/s0015330316010188

Zhao F.-Y., Liu W., Zhang S.-Y. Different responses on plant growth and antioxidant system to the combination of cadmium and heat stress in transgenic and non-transgenic rice. *J. Integr. Plant Biol.* 2009. Vol. 51, no. 10. P. 942–950. doi: 10.1111/j.1744-7909.2009.00865.x

Received June 08, 2017

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
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) 762712

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, Alexander

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) 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