

УДК 581.1

## **РАСТЕНИЯ В УСЛОВИЯХ СТРЕССА (ВЕДУЩАЯ НАУЧНАЯ ШКОЛА РОССИИ ПО ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ)**

**А. Ф. Титов\***, **Н. М. Казнина**, **Т. Г. Шibaева**

*Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»  
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),  
\*titov@krc.karelia.ru*

Представлен краткий исторический очерк, посвященный ведущей научной школе России по экологической физиологии растений, которая на протяжении более 60 лет занимается изучением вопросов устойчивости и адаптации растений к неблагоприятным факторам внешней среды (низкие и высокие температуры, избыточное освещение, тяжелые металлы и др.). Очерк дает представление о главных истоках и предпосылках возникновения данной научной школы, ее развитии и наиболее значимых и интересных научных результатах и достижениях, которые появились главным образом в период с 1970 года по настоящее время. Важнейшими из них являются данные, касающиеся феноменологии ответных реакций на указанные стресс-факторы, и результаты изучения физиолого-биохимических и молекулярно-генетических механизмов, лежащих в их основе.

Ключевые слова: научная школа; физиология растений; стресс-факторы; температура; свет; тяжелые металлы

Для цитирования: Титов А. Ф., Казнина Н. М., Шibaева Т. Г. Растения в условиях стресса (ведущая научная школа России по экологической физиологии растений) // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 3. С. 26–46. doi: 10.17076/eco1772

Финансирование. Статья написана при финансовой поддержке из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-004).

## **A. F. Titov\*, N. M. Kaznina, T. G. Shibaeva. PLANTS UNDER STRESS (LEADING NATIONAL SCIENTIFIC SCHOOL ON ENVIRONMENTAL PHYSIOLOGY OF PLANTS)**

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences  
(11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), \*titov@krc.karelia.ru*

A brief historical essay is presented on the leading Russian scientific school on plant environmental physiology, which has for over 60 years been studying the issues of plant adaptation to adverse environmental factors (low and high temperatures, excessive lighting, heavy metals, etc.). The essay tells about the main sources and prerequisites

for its foundation, about the development of this scientific school and the key scientific results and achievements since 1970. The most important among the latter are data on the phenomenology of plant responses to stress factors and the results of studies on the underlying physiological, biochemical and molecular genetic mechanisms.

**Keywords:** scientific school; plant physiology; stress factors; temperature; light; heavy metals

**For citation:** Titov A. F., Kaznina N. M., Shibaeva T. G. Plants under stress (Leading national scientific school on environmental physiology of plants). *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023. No. 3. P. 26–46. doi: 10.17076/eco1772

**Funding.** The article was prepared with funding from the federal budget under state assignment to KarRC RAS (FMEN-2022-004).

## Введение

Хорошо известно, что условия жизни на Земле не являются постоянными, а изменяются с течением времени. Причинами этих изменений могут выступать естественные события, такие как, например, глобальное потепление климата, или антропогенные факторы, связанные с хозяйственной деятельностью человека, роль которых особенно усилилась в XX веке. Поэтому существование и выживание живых организмов в огромной степени зависит от их способности адаптироваться к меняющимся условиям внешней среды, и прежде всего к флуктуациям природно-климатических факторов, которые происходят постоянно и амплитуда которых может быть значительной. Растения, в силу прикрепленного образа жизни, находятся в особенно сложном положении, так как лишены возможности избежать воздействия на них неблагоприятных факторов за счет перемещения в пространстве. Это означает, что выживание растений в меняющихся условиях среды будет напрямую зависеть от их генотипической устойчивости и способности быстро и эффективно реализовывать собственный адаптивный потенциал, приспособлявая свою структурно-функциональную организацию к текущей ситуации, которая часто меняется даже в течение их жизни, и эти изменения имеют порой весьма масштабный характер. Иными словами, растения за период своего существования могут многократно испытывать действие стресса и находиться значительную часть жизни в неблагоприятных условиях, которые обусловлены действием тех или иных стресс-факторов абиотической или биотической природы либо их комбинации. И, соответственно, способность растений выживать в условиях стресса – это залог их более продолжительной жизни и возможность более полно обеспечить свое воспроизводство.

## Растения и температура

Среди абиотических факторов внешней среды главными для растений являются температура, свет и влажность. Но наиболее важным из них считается температура, т. к. именно низкие температуры (дефицит тепла) и высокие температуры (избыток тепла) во многих случаях являются ведущим фактором, который определяет зональную структуру растительного покрова, границы ареалов растительных видов, их численность, жизненные циклы, способность растений к воспроизводству и т. д.

Для условий Карелии помимо значительных сезонных колебаний температуры, длинных и холодных зим характерен относительно короткий вегетационный период с возможными возвратами холодов весной и ранним их наступлением осенью. Но даже летом, в период активной вегетации растений, в Карелии периодически наблюдаются заморозки – кратковременные понижения температуры приземного слоя воздуха ниже нуля градусов, которые оказывают на растения значительное влияние, лимитируя их рост, развитие и формирование продуктивности [Чудновский, 1949; Гольцберг, 1961; Коровин, 1972].

Поэтому неудивительно, что сотрудники появившегося в 1957 г. в качестве самостоятельного подразделения Института биологии Карельского филиала АН СССР сектора физиологии и экологии растений (в 1958 г. он был переименован в лабораторию физиологии и экологии растений) сфокусировали свое внимание и исследования на проблеме роста, развития и продуктивности растений в условиях Севера, а точнее, на вопросах влияния «холодных почв» и заморозков на растения. Первому из них, в частности, была посвящена докторская диссертация Аркадия Ивановича Коровина («Влияние пониженных температур

почв на растения в условиях Севера», 1959 г.), ставшего первым руководителем лаборатории (рис. 1). Здесь важно отметить, что для успешного проведения этих исследований потребовались новые методические подходы. Например, был разработан метод регулирования температуры почвы и сконструирован термо-

вегетационный домик с ваннами для создания и поддержания пониженной температуры почвы (А. И. Коровин, В. К. Курец). По материалам докторской диссертации А. И. Коровина была подготовлена монография «Температура почвы и растение на Севере», которая увидела свет в 1961 году [Коровин, 1961].

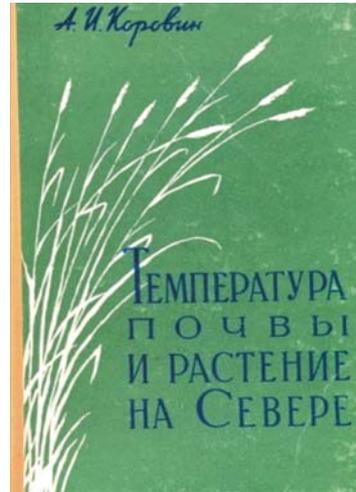


Рис. 1. Первый руководитель лаборатории физиологии и экологии растений д. б. н. А. И. Коровин и его монография «Температура почвы и растение на Севере»

Fig. 1. The first head of the Laboratory of Plant Physiology and Ecology A. I. Korovin and his monograph *Soil Temperature and Plants in the North*

В 1958 году в Петрозаводск приехал 28-летний ученый Станислав Николаевич Дроздов, выпускник Ленинградского сельскохозяйственного института, годом ранее успешно защитивший кандидатскую диссертацию, посвященную роли микроэлементов в развитии яровой пшеницы. А. И. Коровин сразу вовлек молодого ученого в активную работу, определив ему самостоятельный научный раздел и назначив его ответственным за строительство вегетационного домика на Агробиологической станции Института биологии (рис. 2), находящейся в пригороде Петрозаводска, где на протяжении многих лет проводились и проводятся в настоящее время исследования лаборатории экологической физиологии растений.

С самого начала в своей научной работе С. Н. Дроздов уделял особое внимание методической стороне, что предполагало необходимость развития и постоянного улучшения экспериментальной базы. В частности, он совместно с к. б. н. В. К. Курцом и инженером Н. И. Хилковым создал серию вегетационных камер (рис. 2) с возможностью регулирования

основных параметров внешней среды в широком диапазоне и возможностью контроля газообмена растений [Курец, Дроздов, 1966; Курец, 1969]. Наряду с этим была разработана методика создания искусственных заморозков, а позднее – методика количественной оценки так называемой экологической характеристики растений [Курец, Попов, 1979; Курец, 1990].

Уже в период работы над кандидатской диссертацией изучение С. Н. Дроздовым роли микроэлементов в жизни растений показало большое значение для физиологических процессов дозы действующего фактора. В дальнейшем, при изучении влияния заморозков, а позднее и свето-температурных условий внешней среды на жизнедеятельность растений, эти положения на определенном этапе трансформировались в гипотезу зонального влияния факторов внешней среды на биологические процессы. Непосредственно зарождению гипотезы в значительной степени способствовало осмысление многочисленных экспериментальных данных по влиянию факторов внешней среды на формирование заморозкоустойчивости



Рис. 2. Камера искусственного климата (слева) и вегетационные опыты на Агробиологической станции Института биологии КарНЦ РАН (справа)

Fig. 2. Climate chamber (left) and experiments with plants in the agricultural experimental station at the Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS (right)

растений, которые были систематизированы в докторской диссертации С. Н. Дроздова «Эколого-физиологическое исследование устойчивости полевых культур к заморозкам», успешно защищенной в 1971 г. [Дроздов, 1971]. Наряду с докторской диссертацией А. И. Коровина она стала важным обобщением накопленных лабораторией научных результатов первого этапа многолетних исследований влияния пониженных температур на растения.

Но прежде для успешного решения поставленных научных задач потребовалось, как уже отмечалось, провести большую методическую работу и решить ряд инженерно-технических вопросов, таких как, например, разработка и изготовление холодильных установок для создания искусственных заморозков, разработка методики проведения искусственных заморозков разной интенсивности (приводящих к льдообразованию в тканях растений или их переохлаждению) и др. [Курец, 1969]. Кроме того, была разработана методика определения заморозко- и холодоустойчивости растений, основанная на краткосрочном промораживании высеков из листьев в электрических микрохолодильниках [Балагурова, 1967; Дроздов и др., 1976; Балагурова и др., 1982].

В ходе многолетних исследований (с 1958 по 1971 г.) С. Н. Дроздовым и его коллегами по лаборатории изучена сравнительная заморозкоустойчивость многих широко возделываемых в Карелии полевых культур, включая яровую пшеницу, овес посевной, рапс озимый, сахарную свеклу, горчицу белую, многолетние травы (овсяница луговая, овсяница красная, лисохвост луговой, тимофеевка луговая, ежа сборная, костер безостый, канареечник тростниковидный), большое число сортов, гибридов и

диких видов картофеля. Исследования проводились лабораторно-вегетационным методом с проверкой результатов в полевых условиях.

На основании полученных результатов и их анализа установлено, что в ходе заморозка растения могут находиться как в переохлажденном состоянии, так и со льдообразованием в тканях. Гибель растений, учитывая непродолжительность действия заморозка, наступает, как правило, только при льдообразовании, при этом особенно опасным является образование льда в клетках (по сравнению со льдом, возникающим в межклетниках). В целом заморозкоустойчивость растений складывается из устойчивости отдельных органов и тканей и определяется наиболее чувствительными из них. У растений наименьшей устойчивостью характеризуются генеративные органы, а из них – пыльники. Устойчивость растений не остается величиной постоянной, а изменяется в процессе их развития, как правило, постепенно снижаясь. Важно, что заморозки, даже не оставляющие внешне видимых повреждений, оказывают значительное влияние на урожай полевых культур. Степень их влияния зависит от силы (интенсивности) заморозка, генотипа растений, фазы их развития и условий внешней среды.

Как показали физиолого-биологические исследования, повреждающее действие заморозков на растения связано с глубокими изменениями в обмене веществ и его важных составляющих – энергетическом, белковом и липидном обменах, водном режиме и т. д. [Дроздов, 1971; Дроздов и др., 1977]. В результате этих изменений нарушаются процессы роста, развития и формирования продуктивности растений. В случае, если температура

понижается постепенно и не достигает критических значений, в обмене веществ происходят серьезные изменения, направленные на повышение устойчивости и выживание растений, благодаря которым они переносят заморозки без потерь или со сравнительно небольшими потерями.

В 1974 году С. Н. Дроздовым совместно с В. К. Курцом и аспирантом А. Ф. Титовым (рис. 3) выдвинута «зональная» гипотеза влияния температуры на устойчивость активно вегетирующих растений, в соответствии с которой весь диапазон температур, действующих на растения, было предложено разделить на пять зон – фоновую, две закалывающие и две повреждающие (в области низких и высоких

температур соответственно), в которых температуры качественно по-разному влияют на устойчивость [Дроздов и др., 1974]. В дальнейшем «зональная» гипотеза легла в основу многих экспериментов и методики постановки планируемого многофакторного эксперимента на основе системного подхода, которая была разработана В. К. Курцом с участием к. б. н. Э. Г. Попова и к. б. н. А. В. Таланова, что, в свою очередь, позволило перейти к количественному определению эколого-физиологической характеристики фоновой зоны и определению условий внешней среды, обеспечивающих достижение оптимума видимого фотосинтеза, необходимого для формирования высокой продуктивности растений [Курец, Попов, 1979].



Рис. 3. Авторы «зональной» гипотезы влияния температуры на устойчивость активно вегетирующих растений – С. Н. Дроздов, В. К. Курец и А. Ф. Титов

Fig. 3. The authors of the hypothesis on zonal impact of temperature on plant tolerance – S. N. Drozdov, V. K. Kurets, A. F. Titov

Здесь необходимо сказать, что пассивный эксперимент, в отличие от активного, имеет высокий уровень «шумов», т. е. случайных воздействий, влияние которых не может быть определено. В естественных условиях многие факторы среды тесно взаимосвязаны и при этом могут колебаться в достаточно широких пределах. Поэтому для получения достоверной информации исследователю приходится увеличивать выборки и/или повторности, что снижает эффективность исследований и увеличивает время, необходимое для получения надежного результата. Благодаря разработке методики активного многофакторного эксперимента удается в более сжатые сроки и с меньшими общими затратами получать, с одной стороны, ответы на те или иные вопросы, интересующие исследователя, а с другой – данные, необходимые для моделирования, которое резко упро-

щает задачу описания закономерностей «отклика» растений на комплексное воздействие факторов внешней среды. Так, например, выявлены закономерности варьирования коэффициента эффективности преобразования ассимилированной углекислоты в сухое вещество растений в зависимости от термо-фотопериода [Курец, 1990]. Установлена тесная взаимосвязь процессов газообмена (фотосинтез, дыхание) и формирования урожая с температурной характеристикой растений, а многофакторное исследование газообмена позволило установить существенные сортовые различия по требованиям растений к условиям внешней среды, что дает основания рассматривать статистические модели (регрессионные уравнения связи)  $CO_2$ -газообмена интактных растений как важную эколого-физиологическую характеристику вида, сорта, генотипа.

Параллельно группа сотрудников лаборатории, руководимая д. б. н. Е. Ф. Марковской, с использованием методов многомерного статистического анализа показала, что в условиях суточных температурных градиентов величина суммы эффективных температур, необходимых для прохождения онтогенеза растений, уменьшается, и это может рассматриваться как один из возможных путей их адаптации к условиям Севера [Василевская, 1991; Сысоева, 1991; Марковская, 1992; Трофимова, 1995; Харьковина (Шибяева), 1997]. Ими же разработана динамическая модель роста и развития растений, которая позволяет оптимизировать процесс формирования их продуктивности.

Еще одна группа сотрудников лаборатории под руководством к. б. н. Н. П. Будыкиной на протяжении многих лет изучала в условиях Агробиологической станции воздействие синтетических регуляторов роста на холодоустойчивость и продуктивность растений. На основании результатов, показавших положительное влияние регуляторов роста на формирование терморезистентности, и апробации ряда препаратов (Гибберсиб, Холин хлорид, Этихол) в производственных условиях были разработаны рекомендации по их применению при выращивании растений в условиях защищенного грунта. В последующем группа Н. П. Будыкиной успешно занималась изучением эффектов экологически безопасных синтетических регуляторов роста нового поколения (эпибрассинолида и комплекса гидроксикоричных кислот) по заказу производителей препаратов Эпин-экстра и Циркон (некоммерческое научно-производственное партнерство «НЭСТ М») [Будыкина и др., 2007, 2011; Будыкина, Титов, 2013]. Было,

в частности, доказано, что повышение урожайности культур при применении этих препаратов обусловлено в том числе повышением их терморезистентности.

В 1994 году по результатам многолетних исследований коллектив лаборатории, возглавляемый С. Н. Дроздовым и А. Ф. Титовым (рис. 4–6), был официально признан ведущей научной школой страны в области экологической физиологии растений, а в 1995 году Всесоюзное общество физиологов растений отметило работы по изучению эффективности  $\text{CO}_2$ -обмена интактных растений в зависимости от условий среды премией им. Гунара. Кроме того, работы С. Н. Дроздова были трижды (1994–1996, 1997–2000 и 2000–2003 гг.) удостоены Государственной научной стипендии для выдающихся ученых России. Дважды данной научной стипендией отмечены работы А. Ф. Титова (в 1994–1996 и 2000–2003 гг.).

С конца 70-х годов группа сотрудников лаборатории, руководимая А. Ф. Титовым, вела активные исследования физиолого-биохимических основ реакции растений на действие температур, относящихся к разным температурным зонам. При этом на разных по своему отношению к температуре объектах (озимая и яровая пшеница, яровой ячмень, соя, томат, огурец, кукуруза) были детально изучены особенности динамики холодо- и теплоустойчивости растений при действии на них закалывающих температур, а также при возврате температур к фоновым значениям. С помощью ряда интегральных показателей охарактеризованы особенности физиологического состояния растений при температурах, относящихся к разным зонам [Титов, 1989].



Рис. 4. Руководители ведущей научной школы по экологической физиологии растений – С. Н. Дроздов (защита докторской диссертации в 1971 г.) и А. Ф. Титов (защита докторской диссертации в 1989 г., избрание чл.-корр. РАН в 2003 г.).

Fig. 4. Leaders of the scientific school on environmental plant physiology – S. N. Drozdov (DSci thesis defence in 1971) and A. F. Titov (DSci thesis defence in 1989, corresponding member of RAS since 2003)



В. К. Курец (1990)



Е. Ф. Марковская (1992)



М. И. Сысоева (2003)



В. В. Таланова (2009)



Н. М. Казнина (2016)



Т. Г. Шибеева (2019)

*Рис. 5. Ведущие ученые научной школы по экологической физиологии растений – доктора биологических наук (в скобках указан год защиты докторской диссертации)*

*Fig. 5. Leading researchers (Doctors of Science) of the scientific school on environmental plant physiology (the years of the DSci theses defences are given in brackets)*

Установлено, что обязательным условием повышения устойчивости активно вегетирующих растений под влиянием низких и высоких закаливающих температур являются функциональная активность белоксинтезирующей системы клеток и изменения в биосинтезе РНК и белка [Критенко и др., 1985; Титов, Критенко, 1985]. Последние включают в себя изменения активности РНК-полимеразы I, скорости синтеза белков и их компонентного состава, накопление РНК, растворимых (и водорастворимых) белков. Подавление процессов транскрипции или трансляции с помощью соответствующих ингибиторов приводит к полной либо частичной (в зависимости от степени ингибирования) утрате способности растений к температурной адаптации [Титов и др., 1981; Критенко, 1987; Титов, 1989]. Напротив, стимуляция активности белоксинтезирующего аппарата, например с помощью цитокининов, повышает устойчивость незакаленных растений и увеличивает их адаптивные возможности при температурном закаливании [Титов и др., 1986; Критенко, 1987; Таланова, 2009; Титов, Таланова, 2009].

Важно, что увеличение устойчивости под влиянием низких и высоких закаливающих тем-

ператур начинается, как правило, не сразу, а после определенного лаг-периода (более продолжительного при холодном закаливании и более краткосрочного при тепловом закаливании), в течение которого индуцируются количественные и качественные изменения в спектре синтезируемых белков [Титов и др., 1989, 2006; Крупнова, 1990]. При этом стимуляция биосинтеза белка, например, с помощью экзогенного цитокинина, сокращает, а его подавление с помощью ингибиторов синтеза РНК или белка, напротив, удлиняет начальный период формирования устойчивости как при холодном, так и при тепловом закаливании.

Интересно, что увеличение устойчивости растений может происходить не только под влиянием закаливающих температур, но и под воздействием повреждающих температур [Акимова и др., 1994; Топчиева, 1994; Титов и др., 2006]. Однако во втором случае этот процесс носит кратковременный характер, а начальное повышение устойчивости сменяется затем ее снижением. При этом стимуляция биосинтеза белка с помощью экзогенного цитокинина положительно сказывается на процессе повышения устойчивости при закаливающих



Рис. 6. Монографии, опубликованные в разные годы сотрудниками научной школы по экологической физиологии растений

Fig. 6. Monographs published by the researchers of the scientific school on environmental plant physiology

температурах и отрицательно – в случае действия повреждающих температур. Отсюда следует, что увеличение устойчивости при закалывающих и повреждающих температурах обусловлено разными механизмами. В первом случае оно связано прежде всего с индуцированным синтезом белков *de novo*, в то время как во втором случае временный прирост устойчивости не связан с этим процессом.

Экспериментально была также доказана однотипность (но не тождественность) механизмов, лежащих в основе долговременной холодной и тепловой адаптации активно вегетирующих растений, и предложена гипотеза, объясняющая главные принципы формирования адаптивного ответа растений на продолжительное умеренное охлаждение или нагрев (температурное закалывание) [Титов, 1989].

Получены веские доводы в пользу того, что генетические системы, контролирующие рост холодо- и теплоустойчивости при закалывании растений, функционируют независимо друг от друга. Кроме того, установлено, что обратимое повышение устойчивости растений в ответ на краткосрочное действие высоких повреждающих температур (так называемые секундные закалки), в отличие от реакции растений на продолжительное воздействие высоких закалывающих температур, не требует новообразования белков, а обусловлено событиями, происходящими на посттрансляционном уровне [Титов и др., 1987, 1988].

В практическом плане полученные данные о разнокачественности реакции растений на действие температур, относящихся к разным температурным зонам, являются методической

основой для выбора значений температуры и продолжительности ее действия при проведении эколого-физиологических исследований разной направленности.

Из полученных данных также следует, что адаптивные возможности вида (сорта) хотя бы отчасти можно оценить исходя из данных о положении границ температурных зон, а информация о последних полезна при решении вопроса о районировании сортов и в селекции, направленной на повышение устойчивости растений. Предложено в качестве нетрадиционного способа достижения более стабильных урожаев вести селекцию на расширение у растений фоновой зоны, а также использовать «скорость закаливания» как самостоятельный селекционный критерий, позволяющий отбирать сорта (генотипы) с определенным типом адаптивного потенциала [Титов, 1989].

Подчеркивая важность «зонального» характера влияния температуры на растения, необходимо сказать, что знание данного феномена имеет помимо прочего важное методологическое значение. В частности, «зональный» характер влияния температуры необходимо учитывать: а) при выборе интенсивности и продолжительности воздействия температуры в опытах по изучению эффектов этого фактора на растения, б) при выборе температуры для контрольного варианта (обычно избираемая для контроля температура из интервала 20–28 °С у некоторых видов растений относится к зоне теплового закаливания), в) при использовании температурного коэффициента  $Q_{10}$ , т. к. в интервал, равный 10 °С, могут попадать температуры из разных зон (поэтому более предпочтительным представляется применение температурного коэффициента  $Q_5$ ).

В целом результаты этого (второго) этапа исследований лаборатории позволили заключить, что процессы долговременной холодовой и тепловой адаптации активно вегетирующих растений находятся под контролем со стороны наследственных факторов клетки (в первую очередь ядра), которые реализуются через изменения в белоксинтезирующей системе, и прежде всего через механизм индуцированного синтеза белков [Титов, 1989]. Важно, что генетические системы, контролирующие холодовое и теплое закаливание активно вегетирующих растений, функционируют автономно. Об этом, например, свидетельствует независимый характер варьирования холодо- и теплоустойчивости растений в процессе их долговременной адаптации, а также их изменение при перемещении растений из зоны холодового закаливания в зону теплового закаливания и/или наоборот [Титов и др., 1982].

Добавим, что помимо механизмов, связанных с транскрипционным уровнем, в адаптивных реакциях растений принимают участие механизмы, функционирующие на посттранскрипционном и посттрансляционном уровнях. Таким образом, температурная адаптация активно вегетирующих растений представляет собой сложный, многокомпонентный кооперативный процесс, складывающийся из большого числа реакций, часть из которых носит более специфический характер, а часть – неспецифический. При этом их соотносительная роль может изменяться в зависимости от интенсивности и продолжительности температурного воздействия [Титов и др., 1983; Титов, 1989].

Эти положения очень скоро получили свое развитие и детализацию в исследованиях, проводившихся в 90-е годы и продолжающихся в настоящее время, которые можно условно отнести к третьему этапу в истории подразделения. Так, было установлено, что при локальном воздействии неблагоприятной температуры только на корни растений повышается устойчивость к ней листьев, и наоборот [Балагурова и др., 1994; Титов, Таланова, 2011]. Это стало экспериментальным доказательством наличия и передачи сигнала о температурном воздействии из одних органов растения в другие. Причем передача сигнала по растению может происходить и в акропетальном (из корня в лист), и в базипетальном (из листьев в корень), и в аксиальном (из одного семядольного листа в другой) направлениях.

Анализ структурных и функциональных изменений, наблюдаемых в фотосинтетическом аппарате растений под влиянием закаливающих температур, показал, что при температурной адаптации происходят существенные изменения мезо- и ультраструктуры листьев. При этом по мере увеличения холодо- и теплоустойчивости постепенно формируется качественно новая структурно-функциональная организация клеток, позволяющая растениям в дальнейшем переносить без губительных последствий действие более экстремальных температур [Венжик и др., 2008].

Особое значение для процессов температурной адаптации растений, как показали исследования, имеет не только генетическая система, но и гормональная. В частности, установлена положительная роль, которую играют в этом процессе такие гормоны, как ауксины, цитокинины, абсцизовая, салициловая и жасмоновая кислоты [Волкова, Таланова, 1990; Таланова, 2009; Титов, Таланова, 2009; Игнатенко, 2019].

Что касается генетического аппарата, то главные события, происходящие в нем под влиянием закалывающих температур, сводятся к репрессии и дерепрессии различных генов, т. е. к подавлению активности одних генов и активации других [Таланова и др., 2008а, б, 2010а, б, 2011а; Нилова, 2019]. В результате этих событий в клетках растений прекращается (или снижается) синтез одних веществ и происходит новообразование (или усиление синтеза) других, которые обладают протекторными свойствами, как, например, белки теплового шока или низкомолекулярные вещества, подобные пролину.

Здесь необходимо сказать, что на протяжении длительного времени краткосрочные понижения температуры до отрицательных значений рассматривались как сугубо негативное явление, а влияние низких положительных температур изучали, как правило, при их длительном воздействии на растения. Между тем, в естественных условиях растения в течение вегетационного сезона гораздо чаще испытывают на себе воздействие флуктуирующей в суточном цикле температуры, чем ее постоянное действие. В связи с этим в конце 1980-х годов ученые начали активно исследовать реакции растений на ритмические изменения температуры дня и ночи (термопериодизм). С конца 90-х годов в лаборатории появилось новое научное направление – изучение термоморфогенеза растений, которым первоначально руководила д. б. н. Е. Ф. Марковская, затем д. б. н. М. И. Сысоева, а позднее чл.-корр. РАН А. Ф. Титов и д. б. н. Т. Г. Шibaева. Детально были изучены феноменология и физиолого-биохимические механизмы реакции растений на кратковременные ежесуточные понижения температуры (дроп-воздействия, от англ. *drop* – падение, понижение). По результатам исследований влияния кратковременной гипотермии на растения подготовлены и опубликованы две монографии [Марковская, Сысоева, 2004; Марковская и др., 2013] и успешно защищены две докторские диссертации [Сысоева, 2003; Шibaева, 2019]. Показано, что реакции растений на друп-воздействия принципиально отличаются от реакций на длительное действие пониженных температур, и эти различия не определяются обычной зависимостью «доза-эффект», а носят качественный характер [Марковская и др., 2000; Шibaева и др., 2018, 2019; Титов и др., 2020]. Выявлена специфика, позволяющая растениям, подвергающимся друп-воздействиям, сочетать рост и нормальное развитие с приобретением повышенной холодоустой-

чивости. Установлены особенности реакции растений на друп-воздействия в зависимости от их параметров, внутренних и внешних факторов, а также механизмы влияния друп-воздействий на габитус растений, фотосинтетическую активность и холодоустойчивость [Икконен и др., 2012; Марковская и др., 2013; Shibaeva et al., 2018; Шibaева и др., 2019; Шibaева, Титов, 2019; Титов и др., 2020]. В многочисленных экспериментах и с помощью методов математического моделирования установлены оптимальные параметры друп-воздействий для некоторых видов растений с целью применения их в качестве агроприема для управления ростом растений, альтернативного применению ретардантов [Sysoeva et al., 1997, 1999; Марковская и др., 2013; Шibaева и др., 2018a]. Также предложен и запатентован способ предупреждения с помощью друп-воздействий развития фотоповреждений листьев в условиях длинных фотопериодов [Sysoeva et al., 2012; Шibaева, Шерудило, 2015; Ikkonen et al., 2015; Икконен и др., 2023].

## Растения и свет

Проблема адаптации живых организмов к условиям круглосуточного освещения в местах естественного произрастания давно привлекала внимание исследователей в рамках интродукционных исследований на Севере. У ряда интродуцентов в условиях Арктики обнаружен эффект стимуляции роста и ускорения развития [Сысоева, Марковская, 2008]. А начиная с 2000-х годов круглосуточный свет стал использоваться в технологиях выращивания растений в условиях защищенного грунта и в закрытых системах, на так называемых «фабриках растений», позволяющих производить свежую продукцию в непосредственной близости от потребителей в мегаполисах [Sysoeva et al., 2010]. Развитие этого направления во многом связано с появлением светодиодных источников света, которые позволяют не только экономить электроэнергию, но и изменять спектральный состав света. Выращивание растений без естественного освещения предполагало разработку новых технологий, требующих в том числе понимания физиолого-биохимических механизмов реакции растений на продолжительность фотопериода. Одной из таких технологий, как показали исследования, проведенные в нашей лаборатории, может стать управление ростом и развитием растений с помощью оптимального распределения интеграла дневного освещения («суммарного освещения») в суточном цикле (круглосуточного освещения). Ее применение

позволяет не только экономить энергетические ресурсы, но и избежать лишнего воздействия на растения экологически вредных химических препаратов (ретардантов, фунгицидов). Однако некоторые важные сельскохозяйственные растения (томат, баклажан, огурец и др.) чрезвычайно чувствительны к круглосуточному освещению, в условиях которого у них развивается хлороз и некроз листьев. Поиск причин фотоповреждений растений в условиях круглосуточного освещения привел к выводу, что оно, в отличие от естественного фотопериода (включающего чередование дня и ночи в суточном цикле), обеспечивает непрерывное поступление световой энергии, необходимой для фотосинтеза, вызывает постоянное фотоокислительное воздействие на клетки и ткани листьев и постоянное сигнальное воздействие на фоторецепторы, а также может приводить к рассогласованию внутренних (циркадных) биоритмов растений с внешним циклом свет/темнота (циркадная асинхрония) [Шибеева и др., 2023а].

В ходе этих исследований установлено, что у чувствительности листьев к круглосуточному освещению главную роль играет фаза роста листа, на которой он подвергается действию круглосуточного освещения, то есть существует возрастная изменчивость в чувствительности листьев к круглосуточному освещению, связанная с разной степенью активности компонентов антиоксидантной системы, что не является видоспецифичным признаком, а скорее характеризует группу неустойчивых к круглосуточному освещению видов растений [Шибеева и др., 2021]. Получен также ответ на вопрос, являются ли повреждения, вызванные круглосуточным освещением, непосредственно результатом непрерывного поступления света или они вызваны избыточностью света, возникающей вследствие более высокого интеграла дневного освещения. Из полученных результатов следует, что более высокий интеграл дневного освещения не является причиной развития фотоповреждений при круглосуточном освещении. Непрерывность поступления светового сигнала, протекания фотосинтеза и фотоокислительных процессов может вызывать повреждения листьев, даже если значения суммарного освещения невысоки. Следовательно, сам по себе длинный фотопериод уже может быть причиной избытка поглощенного света, в том числе в условиях, когда интеграл дневного освещения не выше, чем обычно требуется растениям при более коротких фотопериодах [Шибеева et al., 2022а].

С целью изучения возможности и перспектив применения круглосуточного освещения

в качестве агроприема исследовали его влияние на продуктивность и пищевую ценность микрозелени. Полученные результаты свидетельствуют, что выращивание растений в условиях светодиодного круглосуточного освещения может быть использовано для экономически эффективного производства микрозелени брокколи, мизуны, редиса и руколы с повышенной пищевой ценностью. Подвергаясь под воздействием круглосуточного освещения умеренному окислительному стрессу, растения накапливают больше низкомолекулярных антиоксидантов (антоцианы, флавоноиды, каротиноиды, пролин) и отличаются повышенной активностью антиоксидантных ферментов. Это увеличивает питательную ценность микрозелени, которая рекомендуется диетологами в качестве функционального продукта («functional food») для здорового питания [Шибеева et al., 2022b; Шибеева и др., 2023б]. В ближайшей перспективе при поддержке Российского научного фонда планируется изучение возможностей применения аномальных свето-темновых циклов для повышения энергоэффективности сельскохозяйственной продукции в закрытых системах с искусственным освещением.

## Растения и тяжелые металлы

С 90-х годов XX века и по настоящее время повышенное внимание ученых многих стран направлено на изучение воздействия тяжелых металлов на растения и выявление механизмов их металлоустойчивости. Это связано со значительным усилением загрязнения окружающей среды этими химическими элементами, которое обусловлено активным развитием промышленности, резким увеличением числа автотранспортных средств, ростом количества вносимых в почву минеральных удобрений, гербицидов и пестицидов. В нашей лаборатории такого рода исследования начались в 1994 г. в рамках государственной программы «Экологическая безопасность России». По сути, они положили начало новому научному направлению исследований лаборатории – изучению устойчивости растений к тяжелым металлам.

Первый этап этих исследований был связан с изучением феноменологии ответных реакций растений на действие высоких концентраций двух наиболее токсичных для живых организмов тяжелых металлов – свинца и кадмия. Обнаружено, что в высоких концентрациях оба элемента значительно тормозят рост и накопление биомассы растений. Однако предобработка растений этими металлами в низких концентрациях индуцирует повышение их метал-

лоустойчивости [Titov et al., 1996; Talanova et al., 2000, 2001].

В 1996 г. к этим исследованиям присоединилась группа сотрудников во главе с к. б. н. Г. Ф. Лайдинен, а затем к. б. н. Н. М. Казниной. В лабораторных и вегетационных условиях они продолжили изучение влияния высоких концентраций кадмия и свинца, а также цинка на основные физиологические процессы у растений семейства *Roaseae*. В ходе исследований выявлена способность семян культурных злаков успешно прорасти при наличии в субстрате достаточно высоких концентраций этих металлов. Кроме того, обнаружены отчетливые концентрационные зависимости влияния тяжелых металлов на такие физиологические процессы у злаков, как рост, развитие, фотосинтез и водный обмен [Титов и др., 2002, 2007; Казнина и др., 2005; Батова и др., 2012]. С помощью морфофизиологического метода установлено отрицательное влияние свинца и кадмия на рост и дифференциацию стеблевых апикальных меристем, а также на темпы органогенеза однолетних злаков [Казнина и др., 2006].

Углубленное изучение металлоустойчивости растений привело к выводу о том, что важная роль в адаптации растений к высоким концентрациям этих химических элементов принадлежит физиолого-биохимическим механизмам [Казнина и др., 2012, 2014а, 2016]. В частности, обнаружено значительное увеличение содержания глутатиона и фитохелатинов в клетках корней и листьев злаков при воздействии на них тяжелых металлов в высоких концентрациях, что обеспечивает их связывание и инактивацию [Казнина и др., 2012, 2014а]. Выявлено также усиление активности ферментов антиоксидантной защиты, направленное на сохранение окислительно-восстановительного баланса клеток [Казнина и др., 2016; Батова et al., 2021].

Другим направлением явилось изучение влияния фитогормонов на устойчивость растений к тяжелым металлам. Обнаружено, что формирование повышенной металлоустойчивости растений связано с накоплением в листьях и корнях эндогенной АБК [Таланова, 2009], которая, очевидно, является одним из индукторов перестройки метаболизма, обеспечивающей рост устойчивости. В настоящее время изучается роль таких фитогормонов, как метилжасмонат и салициловая кислота в адаптации растений к тяжелым металлам, выявляются механизмы, лежащие в основе стимулирующего воздействия обработки этими гормонами семян или растений на процесс адаптации к тяжелым металлам [Repkina et al., 2023a].

В последние годы активное использование метода ПЦР-РВ в работах позволило обнаружить, что устойчивость растений к кадмию непосредственно связана с активацией экспрессии генов ферментов, участвующих в синтезе хелаторов металла (*HvGS*, *HvPCS*, *HvMT1* и *HvMT2*), а также генов транспортных белков (*HvHMA3* и *HvCAH2*) [Казнина и др., 2014б] и субъединиц вакуолярной Н<sup>+</sup>-АТФазы (*HvVHA-E* и *HvVHA-c*) [Казнина и др., 2013], которые обеспечивают связывание ионов кадмия в цитоплазме клеток и их депортацию в вакуоль.

Растения, как известно, обладают целым комплексом адаптационных механизмов, большинство из которых, судя по всему, являются неспецифическими. Это обуславливает их способность при действии одного неблагоприятного фактора повышать устойчивость к факторам иной природы (явление так называемой кросс-адаптации). В 2011–2017 гг. в лаборатории активно изучались физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы устойчивости растений к отдельному и совместному воздействию кадмия и низкой температуры [Репкина и др., 2014; Repkina et al., 2019]. Установлено, что отдельное и совместное воздействие этих двух стрессоров разной природы приводит к усилению синтеза непротеиновых тиолов и пролина и повышению содержания транскриптов генов, кодирующих ферменты их синтеза (*PCS1* – фитохелатинсинтаза, *GS1* – глутатионсинтаза и *WP5CS* – пролин-5-карбоксилат синтаза) уже в начальный период действия указанных факторов. Также выявлено, что накопление транскриптов генов транскрипционных факторов (*CBF1*, *DREB1*, *MYB80*), АТФ-зависимых протеолитических ферментов (*Lon1*, *ClpP*), LEA белков (*WCOR15*, *WRAB15*, *WRAB18*, *WDHN13*) происходит как при отдельном, так и при совместном действии низкой температуры и кадмия [Таланова и др., 2011б, 2013; Репкина и др., 2012].

На протяжении ряда лет помимо лабораторных и вегетационных опытов в лаборатории проводятся полевые исследования, направленные на изучение устойчивости дикорастущих злаков к техногенному загрязнению почв тяжелыми металлами. Известно, что загрязнение окружающей среды тяжелыми металлами может привести к деградации растительного покрова, а в некоторых случаях и к его полному разрушению. Учитывая, что естественное восстановление растительных сообществ на загрязненных тяжелыми металлами территориях, особенно в условиях Севера, происходит крайне медленно, чрезвычайно актуальным является поиск возможных путей восстановления

растительности на нарушенных территориях, в том числе с использованием видов местной флоры. Дикорастущие злаки в этом плане могут оказаться весьма перспективными [Казнина и др., 2009]. Сотрудники лаборатории в течение длительного времени проводили обследования луговых фитоценозов, расположенных вблизи крупных промышленных предприятий Карелии – Кондопожского ЦБК и Костомукшского ГОКа. В результате установлена важная цено-тическая роль дикорастущих злаков в сообществах, сформированных на техногенно загрязненных территориях, а также доказана высокая металлоустойчивость некоторых представителей дикорастущей флоры Карелии (ежи сборной, тимофеевки луговой, щетинника зеленого), что позволяет говорить о возможности их использования для фитостабилизации загрязненных тяжелыми металлами почв в условиях Севера [Лайдинен и др., 2004, 2011; Казнина и др., 2009; Батова и др., 2013].

Помимо злаков в лаборатории проводится изучение устойчивости к тяжелым металлам некоторых представителей семейства *Brassicaceae* [Казнина и др., 2022a; Repkina et al., 2023b], которые, как, например, *Brassica juncea* и *Sinapis alba*, способны успешно расти и развиваться на субстратах с высоким содержанием цинка. Продолжаются также исследования устойчивости к тяжелым металлам дикорастущих злаков, произрастающих на территориях, относящихся к Арктической зоне РФ [Лайдинен и др., 2021; Казнина и др., 2022б].

## Заключение

Ведущая научная школа России по экологической физиологии растений сформировалась и активно развивалась в 70–80-е годы XX века, в настоящее время продолжая свою работу и движение вперед. Однако ее истоки и предпосылки возникли значительно раньше, как это показано в данном очерке, практически совпадая по времени с появлением в структуре Института биологии Карельского филиала АН СССР (ныне КарНЦ РАН) в качестве самостоятельного структурного подразделения лаборатории физиологии и экологии растений (современное название – лаборатория экологической физиологии растений). В разные годы в ней трудились десятки сотрудников (всего более 70), каждый из которых внес свой посильный вклад в ее работу и результаты [Титов, Казнина, 2019]. Среди них 10 докторов наук и 33 кандидата наук. Ими опубликовано в разные годы 13 монографий, 9 сборников научных статей, 9 учебных пособий и сотни научных статей в различных научных изданиях, включая более 90 статей в профильном академическом журнале «Физиология растений». Получено 3 патента, 10 авторских свидетельств (табл.).

Пройдя в своем развитии столь длинный и насыщенный событиями путь, эта научная школа приобрела некоторые черты и особенности, которые придают ей определенное своеобразие и, возможно, в той или иной степени отличают

Защита научных диссертаций, публикация монографий и учебных пособий, получение патентов и авторских свидетельств на изобретения сотрудниками научной школы по экологической физиологии растений в период с 1960 г. и по настоящее время

Defended scientific theses, published monographs and tutorials, received patents and copyright certificates for the inventions by the researchers of the scientific school on environmental plant physiology in the period from 1960 to the present

Показатель Index	Годы Years					
	1960–1969	1970–1979	1980–1989	1990–1999	2000–2009	2010–2023
Защита диссертаций Theses defences						
- кандидатские Candidate	3	3	6	7	9	5
- докторские Doctor		1	1	2	3	2
Монографии Monographs	1	2	1	1	5	3
Учебные пособия Tutorials						9
Патенты и авторские свидетельства на изобретения Patents and copyright certificates for inventions		2	6	2	1	2

от других научных школ. Назовем те из них, которые представляются наиболее важными:

- оригинальность и новаторство в постановке и проведении исследований;
- широкое привлечение и использование идей, подходов и методов других наук;
- связь с практикой и ее запросами, стремление к внедрению научных результатов в производство и хозяйственную деятельность;
- тесная связь с высшим образованием, активная работа по подготовке специалистов высшей квалификации (кандидатов и докторов наук);
- особое внимание к укреплению и развитию материально-технической базы, как важного условия для проведения исследований, направленных на изучение влияния факторов внешней среды на растения, на основе активного планируемого одно- или многофакторного эксперимента.

Эти характерные качества данной научной школы во многом определили те результаты, которых добились ее представители и которые стали важной составной частью научных результатов и достижений Института биологии КарНЦ РАН за его 70-летнюю историю.

## Литература

- Акимова Т. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В. Сравнительное изучение реакции растений на действие высоких закалывающих и повреждающих температур // Физиология растений. 1994. Т. 41, № 3. С. 381–385.
- Балагурова Н. И. О методе определения устойчивости растительных клеток в термоэлектрическом микрохолодильнике // Научная конференция Института биологии, посвященная 50-летию Советской власти. Тезисы доклада. 1967. С. 12–13.
- Балагурова Н. И., Акимова Т. В., Титов А. Ф. Влияние локального прогрева на теплоустойчивость клеток листа и корня проростков пшеницы // Физиология растений. 1994. Т. 41. С. 749–753.
- Балагурова Н. И., Дроздов С. Н., Хилков Н. И. Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию. Петрозаводск: КФ 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 тимофеевки луговой (*Phleum pratense* L.) // Труды Карельского научного центра РАН. 2013. № 3. С. 52–58.
- Батова Ю. В., Лайдинен Г. Ф., Казнина Н. М., Титов А. Ф. Влияние загрязнения кадмием на семенную продуктивность однолетних злаков // Агрохимия. 2012. № 6. С. 74–79.
- Будыкина Н. П., Алексеева Т. Ф., Хилков Н. И. Оценка биопотенциала новых регуляторов роста растений // Агробиохимический вестник. 2007. № 6. С. 24–26.
- Будыкина Н. П., Алексеева Т. Ф., Хилков Н. И. Эпин экстра повышает стрессоустойчивость огурца в пленочных теплицах // Картофель и овощи. 2011. № 1. С. 34.
- Будыкина Н. П., Титов А. Ф. Применение фиторегуляторов нового поколения в растениеводстве Северо-Запада России (на примере Карелии): научно-методическое пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 78 с.
- Василевская Н. В. Онтогенетические реакции *Cucumis sativus* L. на действие температурного фактора: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 24 с.
- Венжик Ю. В., Фролова С. А., Котеева Н. К., Мирославов Е. А., Титов А. Ф. Структурно-функциональные особенности растений *Triticum aestivum* (Роасеае) на начальном этапе холодовой адаптации // Ботанический журнал. 2008. Т. 93, № 9. С. 1367–1378.
- Волкова Р. И., Таланова В. В. Влияние экзогенного ауксина на теплоустойчивость растений озимой пшеницы при адаптации к высоким температурам // Эколого-физиологические аспекты устойчивости, роста и развития растений. Петрозаводск: КНЦ АН СССР, 1990. С. 26–35.
- Гольцберг И. А. Агроклиматическая характеристика заморозков в СССР и методы борьбы с ними. Л.: Гидрометеиздат, 1961. 198 с.
- Дроздов С. Н. Эколого-физиологические исследования устойчивости полевых культур к заморозкам: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1971. 38 с.
- Дроздов С. Н., Будыкина Н. П., Курец В. К., Балагурова Н. И. Определение устойчивости растений к заморозкам // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л.: Колос, 1976. С. 222–228.
- Дроздов С. Н., Сычева З. Ф., Будыкина Н. П., Балагурова Н. И. Влияние температурного фактора на заморозкоустойчивость ботвы картофеля // Научные труды Института картофельного хозяйства. 1974. Вып. 20. С. 65–74.
- Дроздов С. Н., Сычева З. Ф., Будыкина Н. П., Курец В. К. Эколого-физиологические аспекты устойчивости растений к заморозкам. Л.: Наука, 1977. 228 с.
- Игнатенко А. А. Участие антиоксидантной системы в регуляции холодоустойчивости растений пшеницы и огурца салициловой кислотой и метилжасмонатом: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2019. 24 с.
- Икконен Е. Н., Шибаета Т. Г., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. Устьичная проводимость *Cucumis sativus* L. при длительном и кратковременном действии низких температур // Физиология растений. 2012. Т. 59(5). С. 716.
- Икконен Е. Н., Шибаета Т. Г., Шерудило Е. Г., Титов А. Ф. Кратковременные понижения температуры могут нивелировать негативный эффект круглосуточного освещения на фотосинтетический аппарат растений // Физиология растений. 2023. Т. 70, № 4. С. 402–409. doi: 10.31857/S0015330323600092
- Казнина Н. М., Батова Ю. В., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф. Роль отдельных компонентов антиок-

сидантной системы в адаптации растений *Elytrigia repens* (L.) Nevski к кадмию // Труды Карельского научного центра РАН. 2016. № 11. С. 17–26. doi: 10.17076/eb365

Казнина Н. М., Батова Ю. В., Холопцева Е. С. Влияние цинка на физиологические показатели и продуктивность растений горчицы сарептской // Агрехимия. 2022а. № 12. С. 62–68. doi: 10.31857/S0002188122120067

Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В., Титов А. Ф. Устойчивость семенного потомства растений из природных популяций *Deschampsia cespitosa* арктической зоны к повышенным концентрациям цинка // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2022б. Т. 27, № 1. С. 70–79. doi: 10.31242/2618-9712-2022-27-1-70-79

Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф., Титов А. Ф. Влияние кадмия на апикальные меристемы стебля растений ячменя // Онтогенез. 2006. Т. 37, № 6. С. 444–448.

Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф., Титов А. Ф., Таланов А. В. Влияние свинца на фотосинтетический аппарат однолетних злаков // Известия РАН. Серия биологическая. 2005. № 2. С. 184–188.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Батова Ю. В., Лайдинен Г. Ф. Содержание непротеиновых тиолов в растениях *Setaria viridis* при действии кадмия // Известия КГТУ. 2014а. № 34. С. 188–194.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Влияние промышленного загрязнения почвы тяжелыми металлами на морфологические признаки растений *Phleum pratense* L. // Труды Карельского научного центра РАН. 2009. № 3. С. 50–55.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Батова Ю. В., Лайдинен Г. Ф. Содержание транскриптов генов *HvHMA2* и *HvHMA3* у растений ячменя при действии кадмия // Физиология растений. 2014б. Т. 61, № 3. С. 384–388. doi: 10.7868/S0015330314030063

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Влияние возрастных различий на устойчивость растений ячменя к кадмию // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 1. С. 74–79.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Экспрессия генов вакуолярной  $H^+$ -АТФазы в корнях проростков ячменя разного возраста при действии кадмия // Физиология растений. 2013. Т. 60, № 1. С. 61–65. doi: 10.7868/S001533031301003X

Коровин А. И. Температура почв и растения на Севере. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1961. 192 с.

Коровин А. И. Роль температуры в минеральном питании растений. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 283 с.

Критенко С. П. Исследование роли белоксинтезирующей системы в механизмах адаптации активно вегетирующих растений к низким и высоким температурам: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 20 с.

Критенко С. П., Титов А. Ф., Новикова Г. В., Кулаева О. Н. Динамика РНК-полимеразной активности при адаптации растений к низким и высоким температурам и их реадaptации // Физиология растений. 1985. Т. 32, № 4. С. 715–723.

Крупнова И. В. Изучение начального периода холодового и теплового закаливания активно вегетирующих растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1990. 19 с.

Курец В. К. Установки искусственного климата для опытов с растениями. М.: Наука, 1969. 134 с.

Курец В. К. Системный подход к исследованию  $CO_2$ -газообмена и терморезистентности растений: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1990. 40 с.

Курец В. К., Дроздов С. Н. Вегетационная камера с внешним освещением // Сельскохозяйственная биология. 1966. Т. 1, № 6. С. 920–923.

Курец В. К., Попов Э. Г. Моделирование продуктивности и холодоустойчивости растений / Отв. ред. С. Н. Дроздов. Л.: Наука, 1979. 160 с.

Лайдинен Г. Ф., Казнина Н. М., Батова Ю. В., Титов А. Ф. Способность к накоплению кадмия у *Bromopsis inermis* и *Setaria viridis* (Poaceae) // Растительные ресурсы. 2011. Т. 47, вып. 3. С. 64–72.

Лайдинен Г. Ф., Казнина Н. М., Батова Ю. В., Титов А. Ф. Влияние промышленного загрязнения почвы тяжелыми металлами на растения *Phleum pratense* (Poaceae) в условиях Северной Карелии // Растительные ресурсы. 2021. Т. 57, вып. 4. С. 359–369. doi: 10.31857/S0033994621040063

Лайдинен Г. Ф., Таланова В. В., Титов А. Ф., Казнина Н. М. Влияние свинца на рост и развитие *Setaria viridis* L. (Beauv.) // Растительные ресурсы. 2004. Т. 40, вып. 3. С. 53–59.

Марковская Е. Ф. Интеграция процессов роста и развития в онтогенезе *Cucumis sativus* L.: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1992. 44 с.

Марковская Е. Ф., Сысоева М. И. Роль суточного температурного градиента в онтогенезе растений. М.: Наука, 2004. 119 с.

Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Харькина Т. Г., Шерудило Е. Г. Влияние кратковременного снижения ночной температуры на рост и холодостойкость растений огурца // Физиология растений. 2000. Т. 47. С. 511.

Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. Кратковременная гипотермия и растение. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 194 с.

Нилова И. А. Устойчивость растений пшеницы к высокотемпературным воздействиям разной интенсивности: физиолого-биохимические и молекулярно-генетические аспекты: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2019. 23 с.

Репкина Н. С., Таланова В. В., Титов А. Ф., Букарева И. В. Реакция растений пшеницы на раздельное и совместное действие низкой температуры и кадмия // Труды Карельского научного центра РАН. 2014. № 5. С. 133–139.

Репкина Н. С., Таланова В. В., Топчиева Л. В., Батова Ю. В., Титов А. Ф. Влияние кадмия на экспрессию генов транскрипционных факторов *CBF1* и *DREB1* в листьях проростков пшеницы // Труды Карельского научного центра РАН. 2012. № 2. С. 113–118.

Сысоева М. И. Влияние факторов внешней среды на рост и развитие растений огурца на ранних этапах онтогенеза: многомерный подход: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1991. 22 с.

Сысоева М. И. Феноменология онтогенетических реакций растений на суточные переменные температуры: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2003. 44 с.

Сысоева М. И., Марковская Е. Ф. Влияние круглосуточного освещения на процессы жизнедеятельности растений // Успехи современной биологии. 2008. Т. 128, № 6. С. 580–591.

Таланова В. В. Фитогормоны как регуляторы устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2009. 44 с.

Таланова В. В., Титов А. Ф., Репкина Н. С., Топчиева Л. В. Гены холодового ответа *COR/LEA* участвуют в реакции растений пшеницы на действие тяжелых металлов // ДАН. 2013. Т. 448, № 2. С. 242–245. doi: 10.7868/S0869565213020308

Таланова В. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В. Особенности экспрессии АБК-зависимых генов при холодовой адаптации растений яровой пшеницы // ДАН. 2011а. Т. 438, № 3. С. 427–429.

Таланова В. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Малышева И. Е. Влияние стресс-факторов на экспрессию гена транскрипционного фактора *CBF* у растений огурца // ДАН. 2008а. Т. 423, № 2. С. 283–285.

Таланова В. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Малышева И. Е. Дифференциальная экспрессия генов в клетках листьев проростков огурца в условиях действия различных стресс-факторов // ДАН. 2010а. Т. 431, № 4. С. 570–573.

Таланова В. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Малышева И. Е., Венжик Ю. В., Фролова С. А. Экспрессия генов транскрипционного фактора *WRKY* и белков холодового шока у растений пшеницы при холодовой адаптации // ДАН. 2008б. Т. 423, № 4. С. 567–569.

Таланова В. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Малышева И. Е., Венжик Ю. В., Назаркина Е. А. Экспрессия генов в клетках листьев пшеницы при локальном действии низкой температуры на корневую систему растений // ДАН. 2010б. Т. 435, № 4. С. 571–573.

Таланова В. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Репкина Н. С. Влияние кадмия на экспрессию генов протеолитических ферментов и их ингибиторов у проростков пшеницы // Труды Карельского научного центра РАН. 2011б. № 3. С. 112–116.

Титов А. Ф. Устойчивость активно вегетирующих растений к низким и высоким температурам: закономерности варьирования и механизмы: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1989. 42 с.

Титов А. Ф., Акимова Т. В., Крупнова И. В. Особенности начального периода холодовой и тепловой адаптации растений (феноменологический аспект) // Физиология растений. 1989. Т. 36, № 4. С. 717–723.

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., Дроздов С. Н., Критенко С. П. Влияние специфических ингибиторов транскрипции и трансляции на способность проростков огурца к

холодовому и тепловому закаливанию // Физиология растений. 1981. Т. 28, № 4. С. 852–859.

Титов А. Ф., Дроздов С. Н., Критенко С. П., Таланова В. В. О роли специфических и неспецифических реакций в процессах термоадаптации активно вегетирующих растений // Физиология растений. 1983. Т. 30, № 3. С. 544–551.

Титов А. Ф., Дроздов С. Н., Критенко С. П., Таланова В. В., Шерудило Е. Г. Влияние цитокининов на холодо- и теплоустойчивость активно вегетирующих растений // Физиология и биохимия культурных растений. 1986. Т. 18, № 1. С. 64–68.

Титов А. Ф., Дроздов С. Н., Таланова В. В., Акимова Т. В. О механизмах повышения теплоустойчивости растений при краткосрочном и длительном действии высоких температур // Физиология растений. 1987. Т. 34, № 1. С. 173–178.

Титов А. Ф., Дроздов С. Н., Таланова В. В., Критенко С. П. К вопросу о функциональной автономности систем, контролирующей закалывание теплолюбивых растений к холоду и теплу // Доклады АН СССР. 1982. Т. 263, № 3. С. 766–768.

Титов А. Ф., Казнина Н. М. Лаборатория экологической физиологии растений: 60 лет поисков и находок: краткий исторический очерк. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2019. 66 с.

Титов А. Ф., Критенко С. П. Роль транскрипционно-трансляционной системы в механизмах адаптации пшеницы к холоду и теплу // Биологические науки. 1985. № 8. С. 77–81.

Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Казнина Н. М. Влияние высоких концентраций кадмия на рост и развитие ячменя и овса на ранних этапах онтогенеза // Агробиология. 2002. № 9. С. 61–65.

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: КарНЦ РАН, 2011. 166 с.

Титов А. Ф., Таланова В. В., Акимова Т. В. Изменения теплоустойчивости проростков томата при комбинировании краткосрочных и длительных закалок // Физиология растений. 1988. Т. 35, вып. 1. С. 158–164.

Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам // Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2007. 170 с.

Титов А. Ф., Шibaева Т. Г., Икконен Е. Н., Шерудило Е. Г. Реакции растений на кратковременные ежесуточные понижения температуры: феноменология и механизмы // Физиология растений. 2020. Т. 67, № 6. С. 599–615. doi: 10.31857/S0015330320060184

Топчиева Л. В. Сравнительное изучение реакции растений на действие высоких закалывающих и повреждающих температур: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1994. 20 с.

Трофимова С. А. Реакция растений на действие факторов внешней среды: онтогенетический аспект: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1995. 22 с.

Харькина (Шibaева) Т. Г. Закономерности формирования и функционирования растения с инде-

терминантным типом роста побега: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1997. 28 с.

Чудновский А. Ф. Заморозки. Л.: Гидрометеоздат, 1949. 124 с.

Шibaева Т. Г. Реакция растений на кратковременные ежесуточные понижения температуры: феноменология и физиологические механизмы: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2019. 44 с.

Шibaева Т. Г., Икконен Е. Н., Шерудило Е. Г., Титов А. Ф. Особенности реакции растений на ежесуточные понижения температуры в зависимости от их интенсивности и продолжительности // Труды Карельского научного центра РАН. 2018а. № 12. С. 30–37. doi: 10.17076/eb884

Шibaева Т. Г., Икконен Е. Н., Шерудило Е. Г., Титов А. Ф. Влияние ежесуточных кратковременных понижений температуры на теплолюбивые и холодостойкие растения // Физиология растений. 2019. Т. 66. С. 279. doi: 10.1134/S0015330319040122

Шibaева Т. Г., Мамаев А. В., Титов А. Ф. Возможные физиологические механизмы фотоповреждения листьев растений в условиях круглосуточного освещения // Физиология растений. 2023а. Т. 70, № 2. С. 148–159. doi: 10.31857/S0015330322600541

Шibaева Т. Г., Мамаев А. В., Шерудило Е. Г., Икконен Е. Н., Титов А. Ф. Возрастная изменчивость чувствительности листьев томата (*Solanum lycopersicum* L.) к круглосуточному освещению // Физиология растений. 2021. Т. 68, № 5. С. 533–543. doi: 10.31857/S0015330321040151

Шibaева Т. Г., Рубаева А. А., Шерудило Е. Г., Титов А. Ф. Круглосуточное освещение повышает урожайность и пищевую ценность и снижает содержание нитратов в микрозелени семейства *Brassicaceae* // Физиология растений. 2023б. Т. 70, № 6.

Шibaева Т. Г., Титов А. Ф. Сравнительная оценка эффективности DROP-воздействий и «периодической засухи» как приемов управления ростом растений огурца (*Cucumis sativus* L.) // Сельскохозяйственная биология. 2019. Т. 54. С. 528. doi: 10.15389/agrobiology.2019.3.528rus

Шibaева Т. Г., Шерудило Е. Г. Действие и последствие ДРОП при круглосуточном освещении на рост и репродуктивное развитие томата // Физиология растений. 2015. Т. 62, № 3. С. 355–361. doi: 10.7868/S0015330315030173

Шibaева Т. Г., Шерудило Е. Г., Титов А. Ф. Реакция растений *Cucumis sativus* L. на длительное постоянное и кратковременные ежесуточные воздействия низких температур // Физиология растений. 2018б. Т. 65. С. 68. doi: 10.7868/S0015330318020069

Batova Yu. V., Kaznina N. M., Titov A. F. Effect of low temperature on the intensity of oxidative processes and the activity of antioxidant enzymes in wheat plants at optimal and excessive zinc concentrations in the root medium // Biology Bulletin. 2021. Vol. 48, no. 2. P. 156–164. doi: 10.1134/S1062359021010039

Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Rosenquist E., Ottosen C.-O. Daily temperature drop prevents inhibition of photosynthesis in tomato plants under continuous light // Photosynthetica. 2015. Vol. 53. P. 389. doi: 10.1007/s11099-015-0115-4

Repkina N. S., Murzina S. A., Voronin V. P., Kaznina N. S. Does methyl jasmonate effectively protect plants under heavy metal contamination? Fatty acid content in wheat leaves exposed to cadmium with or without exogenous methyl jasmonate application // Biomolecules. 2023a. Vol. 13. P. 582. doi: 10.3390/biom13040582

Repkina N., Nilova I., Kaznina N. Effect of zinc excess in substrate on physiological responses of *Sinapis alba* L. // Plants. 2023b. Vol. 12. Art. 211. doi: 10.3390/plants12010211

Repkina N., Talanova V., Ignatenko A., Titov A. Involvement of proline and non-protein thiols in response to individual and combined low temperature and cadmium stresses in wheat // Biologia Plantarum. 2019. Vol. 63, no. 1. P. 70–77. doi: 10.32615/bp.2019.009

Shibaeva T. G., Mamaev A. V., Sherudilo E. G., Titov A. F. The role of the photosynthetic daily light integral in plant response to extended photoperiods // Russ. J. Plant Physiology. 2022a. Vol. 69, no. 7. P. 7–14. doi: 10.1134/S1021443722010216

Shibaeva T. G., Sherudilo E. N., Ikkonen E. N., Titov A. F. Responses of young cucumber plants to a diurnal temperature drop at different times of day and night // Acta Agric. Slov. 2018. Vol. 111. P. 567. doi: 10.14720/aas.2018.111.3.05

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Titov A. F. Continuous lighting enhances yield and nutritional value of four genotypes of *Brassicaceae* microgreens // Plants. 2022b. Vol. 11, no. 2. Art. 176. doi: 10.3390/plants11020176

Sysoyeva M. I., Markovskaya E. F., Kharkina T. G. Optimal temperature drop for the growth and development of young cucumber plants // Plant Growth Regulation. 1997. Vol. 6. P. 1–5. doi: 10.1023/A:1005834702680

Sysoyeva M. I., Markovskaya E. F., Kharkina T. G., Sherudilo E. G. Temperature drop, dry matter accumulation and cold resistance of young cucumber plants // Plant Growth Regul. 1999. Vol. 28. P. 89. doi: 10.1023/A:1006243230411

Sysoyeva M. I., Markovskaya E. F., Shibaeva T. G. Plants under continuous light: A Review // Plant Stress. 2010. Vol. 4. P. 5–17.

Sysoyeva M. I., Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N. Control of continuous irradiation injury on tomato plants with a temperature drop // Acta Hortic. 2012. Vol. 956. P. 283–290. doi: 10.17660/ActaHortic.2012.956.32

Talanova V. V., Titov A. F., Boeva N. P. Effect of increasing concentrations of lead and cadmium on cucumber seedlings // Biologia Plantarum. 2000. Vol. 43(3). P. 441–444. doi: 10.1023/A:1026735603890

Talanova V. V., Titov A. F., Boeva N. P. Effect of increasing concentrations of heavy metals on the growth of barley and wheat seedlings // Russ. J. Plant Physiol. 2001. Vol. 48, no. 1. P. 100–103. doi: 10.1023/A:1009062901460

Titov A. F., Talanova V. V., Boeva N. P. Growth responses of barley and wheat seedlings to lead and cadmium // Biologia Plantarum. 1996. Vol. 38, no. 3. P. 431–436.

## References

- Akimova T. V., Titov A. F., Topchieva L. V. Comparative study of plants response to the action of high hardening and damaging temperatures. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 1994;41(3):381–385. (In Russ.)
- Balagurova N. I., Akimova T. V., Titov A. F. The effect of local heating on the thermotolerance of leaf and root cells of winter wheat. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 1994;41:749–753. (In Russ.)
- Batova Yu. V., Kaznina N. M., Lajdinen G. F., Titov A. F. Effect of cadmium on some physiological processes in timothy (*Phleum pratense* L.). *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2013;3:52–58. (In Russ.)
- Batova Yu. V., Laidinen G. F., Kaznina N. M., Titov A. F. Effect of cadmium on the growth and seed production of annual cereals. *Agrokimiya = Agrochemistry.* 2012;6:74–79. (In Russ.)
- Batova Yu. V., Kaznina N. M., Titov A. F. Effect of low temperature on the intensity of oxidative processes and the activity of antioxidant enzymes in wheat plants at optimal and excessive zinc concentrations in the root medium. *Biology Bulletin.* 2021;48(2):156–164. doi: 10.1134/S1062359021010039
- Budykina N. P., Alekseeva T. F., Khilkov N. I. Evaluation of the biopotential of new plant growth regulators. *Agrokhimicheskii vestnik = Agrochemical Bulletin.* 2007;6:24–26. (In Russ.)
- Budykina N. P., Alekseeva T. F., Khilkov N. I. Epin extra increases the stress resistance of cucumber in film greenhouses. *Kartofel' i ovoshchi = Potatoes and Vegetables.* 2011;1:34. (In Russ.)
- Budykina N. P., Titov A. F. The use of a new generation of phyto regulators in crop production in the North-West of Russia (on the example of Karelia): Study guide. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2013. 78 p. (In Russ.)
- Chudnovskii A. F. Frosts. Leningrad; 1949. 124 p. (In Russ.)
- Drozhdov S. N. Ecological and physiological study of field crops resistance to frosts: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Leningrad; 1971. 38 p. (In Russ.)
- Drozhdov S. N., Budykina N. P., Kurets V. K., Balagurova N. I. Determination of plant resistance to frosts. *Metody otsenki ustoychivosti rastenii k neblagopriyatnym usloviyam sredy = Methods for assessing plant resistance to adverse environmental conditions.* Leningrad: Kolos; 1976. P. 222–228. (In Russ.)
- Drozhdov S. N., Sycheva Z. F., Budykina N. P., Balagurova N. I. Impact of the temperature factor on the frost resistance of potato tops. *Nauchnye trudy Instituta kartofel'nogo khozyaistva = Proceedings of Institute of Potato Economy.* 1974;20:65–74. (In Russ.)
- Drozhdov S. N., Sycheva Z. F., Budykina N. P., Kurets V. K. Ecological and physiological aspects of plant resistance to frosts. Leningrad: Nauka; 1977. 228 p. (In Russ.)
- Gol'tsberg I. A. Agroclimatic description of frosts in the USSR and methods of dealing with them. Leningrad; 1961. 198 p. (In Russ.)
- Ignatenko A. A. Participation of the antioxidant system in the regulation of cold resistance of wheat and cucumber plants by salicylic acid and methyl jasmonate: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 2019. 24 p. (In Russ.)
- Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Rosenquist E., Ottosen C.-O. Daily temperature drop prevents inhibition of photosynthesis in tomato plants under continuous light. *Photosynthetica.* 2015;53:389. doi: 10.1007/s11099-015-0115-4
- Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Sysoeva M. I., Sherudilo E. G. Stomatal conductance in *Cucumis sativus* upon short-term and long-term exposures to low temperatures. *Russ. J. Plant Physiol.* 2012;59(5): 696–699. doi: 10.1134/S102144371205007X
- Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Titov A. F. Short-term drops in temperature can neutralize the negative impact of twenty-four-hour lighting on the photosynthetic apparatus of plants. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 2023;70(4):402–409. doi: 10.31857/S0015330323600092 (In Russ.)
- Kaznina N. M., Batova Yu. V., Titov A. F., Lajdinen G. F. Role of antioxidant system components in adaptation of *Elytrigia repens* (L.) Nevski to cadmium. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2016;11:17–26. doi: 10.17076/eb365 (In Russ.)
- Kaznina N. M., Batova Yu. V., Kholoptseva E. S. Effect of zinc on the physiological parameters and productivity of Sarepta mustard plants. *Agrokimiya = Agrochemistry.* 2022a;12:62–68. doi: 10.31857/S0002188122120067 (In Russ.)
- Kaznina N. M., Laidinen G. F., Batova Yu. V., Titov A. F. Resistance of seed progeny of plants from natural populations of *Deschampsia cespitosa* in the Arctic zone to elevated zinc concentrations. *Prirodnye resursy Arktiki i Subarktiki = Natural Resources of the Arctic and Subarctic.* 2022b;27(1):70–79. doi: 10.31242/2618-9712-2022-27-1-70-79 (In Russ.)
- Kaznina N. M., Laidinen G. F., Titov A. F. The effect of cadmium on shoot apical meristems of barley. *Russ. J. Develop. Biol.* 2006;37(6):371–374. doi: 10.1134/S1062360406060051
- Kaznina N. M., Laidinen G. F., Titov A. F., Talanov A. V. Effect of lead on the photosynthetic apparatus of annual grasses. *Biology Bulletin.* 2005;32(2): 147–150. doi: 10.1007/s10525-005-0022-5
- Kaznina N. M., Titov A. F., Batova Yu. V., Laidinen G. F. Content of non-protein thiols in *Setaria viridis* plants under the action of cadmium. *Izvestiya KGTU = Izvestiya KSTU.* 2014a;34:188–194. (In Russ.)
- Kaznina N. M., Titov A. F., Laidinen G. F., Batova Yu. V. Effect of industrial heavy metal pollution of soil on the morphological characteristics of *Phleum pratense* L. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2009;3:50–55. (In Russ.)
- Kaznina N. M., Titov A. F., Topchieva L. V., Batova Yu. V., Laidinen G. F. The content of HvHMA2 and HvHMA3 transcripts in barley plants treated with cadmium. *Russ. J. Plant Physiol.* 2014;61(3):355–359. doi: 10.1134/S1021443714030066
- Kaznina N. M., Titov A. F., Topchieva L. V., Laidinen G. F., Batova Yu. V. Barley plant response to cadmium action as dependent on plant age. *Russ. J. Plant Physiol.* 2012;59(1):65–70. doi: 10.1134/S1021443712010104

- Kaznina N. M., Titov A. F., Topchieva L. V., Laidinen G. F., Batova Y. V. Cadmium effect on vacuolar H<sup>+</sup>-ATPase gene expression in the roots of barley seedlings of different age. *Russ. J. Plant Physiol.* 2013;60(1):55–59. doi: 10.1134/S1021443713010032
- Khar'kina (Shibaeva) T. G. Patterns of formation and functioning of a plant with an indeterminate type of shoot growth: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 1997. 28 p. (In Russ.)
- Korovin A. I. Soil temperature and plants in the North. Petrozavodsk: Gos. izd-vo Karel'skoi ASSR; 1961. 192 p. (In Russ.)
- Korovin A. I. Role of temperature in the mineral nutrition of plants. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1972. 283 p. (In Russ.)
- Kritenko S. P. Study of the role of the protein-synthesizing system in the mechanisms of adaptation of actively vegetating plants to low and high temperatures: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Leningrad; 1987. 20 p. (In Russ.)
- Kritenko S. P., Titov A. F., Novikova G. V., Kulaeva O. N. Dynamics of RNA polymerase activity during plant adaptation to low and high temperatures and their readaptation. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 1985;32(4):715–723. (In Russ.)
- Krupnova I. V. Study of the initial period of cold and heat hardening of actively vegetating plants: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Kazan'; 1990. 19 p. (In Russ.)
- Kurets V. K. Artificial climate stations for experiments with plants. Moscow; 1969. 134 p. (In Russ.)
- Kurets V. K. A systematic approach to the study of CO<sub>2</sub> gas exchange and thermal resistance of plants: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Moscow; 1990. 40 p. (In Russ.)
- Kurets V. K., Drozdov S. N. Vegetation chamber with external lighting. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya = Agricultural Biology.* 1966;1(6):920–923. (In Russ.)
- Kurets V. K., Popov E. G. Modeling productivity and cold tolerance of plants. Leningrad: Nauka; 1979. 160 p. (In Russ.)
- Laidinen G. F., Kaznina N. M., Batova Yu. V., Titov A. F. The ability to accumulate cadmium in *Bromopsis inermis* and *Setaria viridis* (Poaceae). *Rastitel'nye resursy = Plant Resources.* 2011;47(3):64–72. (In Russ.)
- Laidinen G. F., Kaznina N. M., Batova Yu. V., Titov A. F. Effect of industrial heavy metal soil contamination on *Phleum pratense* (Poaceae) in Northern Karelia. *Rastitel'nye resursy = Plant Resources.* 2021;57(4):359–369. doi: 10.31857/S0033994621040063 (In Russ.)
- Laidinen G. F., Talanova V. V., Titov A. F., Kaznina N. M. Effect of lead on the growth and development of *Setaria viridis* L. (Beauv.). *Rastitel'nye resursy = Plant Resources.* 2004;40(3):53–59. (In Russ.)
- Markovskaya E. F. Integration of growth and development processes in the ontogeny of *Cucumis sativus* L.: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 1992. 44 p. (In Russ.)
- Markovskaya E. F., Sysoeva M. I. Role of the daily temperature gradient in plant ontogeny. Moscow: Nauka; 2004. 119 p. (In Russ.)
- Markovskaya E. F., Sysoeva M. I., Khar'kina T. G., Sherudilo E. G. The impact of a short-term decrease in night temperature on the growth and cold tolerance of cucumber plants. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 2000;47:511. (In Russ.)
- Markovskaya E. F., Sysoeva M. I., Sherudilo E. G. Short-term hypothermia and plants. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2013. 194 p. (In Russ.)
- Nilova I. A. Resistance of wheat plants to high temperature effects of various intensity: Physiological, biochemical, and molecular genetic aspects: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 2019. 23 p. (In Russ.)
- Repkina N. S., Murzina S. A., Voronin V. P., Kaznina N. S. Does methyl jasmonate effectively protect plants under heavy metal contamination? Fatty acid content in wheat leaves exposed to cadmium with or without exogenous methyl jasmonate application. *Biomolecules.* 2023a;13:582. doi: 10.3390/biom13040582
- Repkina N., Nilova I., Kaznina N. Effect of zinc excess in substrate on physiological responses of *Sinapis alba* L. 2023b;12:211. doi: 10.3390/plants12010211
- Repkina N. S., Talanova V. V., Ignatenko A. A., Titov A. F. Involvement of proline and non-protein thiols in response to individual and combined low temperature and cadmium stresses in wheat. *Biologia Plantarum.* 2019;63(1):70–77. doi: 10.32615/bp.2019.009
- Repkina N. S., Talanova V. V., Titov A. F., Bukareva I. V. Wheat response to separate and combined impact of low temperature and cadmium. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2014;5:133–139. (In Russ.)
- Repkina N. S., Talanova V. V., Topchieva L. V., Batova Yu. V., Titov A. F. Effect of cadmium on gene expression of the transcription factors *CBF1* and *DREB1* in wheat seedling leaves. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2012;2:113–118. (In Russ.)
- Shibaeva T. G. Plant response to short-term daily temperature drops: Phenomenology and physiological mechanisms: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 2019. 44 p. (In Russ.)
- Shibaeva T. G., Ikkonen E. N., Sherudilo E. G., Titov A. F. Plant responses to a daily temperature drop of different intensity and duration. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2018a;12:30–37. doi: 10.17076/eb884 (In Russ.)
- Shibaeva T. G., Ikkonen E. N., Sherudilo E. G., Titov A. F. Effects of a daily short-term temperature drop on chilling-sensitive and cold-resistant plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 2019;66(4):530–539. doi: 10.1134/S1021443719040125
- Shibaeva T. G., Mamaev A. V., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N., Titov A. F. Age-related changes in sensitivity of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) leaves to continuous light. *Russ. J. Plant Physiol.* 2021;68(5):948–957. doi: 10.1134/S1021443721040154
- Shibaeva T. G., Mamaev A. V., Sherudilo E. G., Titov A. F. The role of the photosynthetic daily light integral in plant response to extended photoperiods. *Russ. J. Plant Physiol.* 2022a;69(7):7–14. doi: 10.1134/S1021443722010216
- Shibaeva T. G., Mamaev A. V., Titov A. F. Possible physiological mechanisms of photodamage in plant

leaves under twenty-four-hour illumination. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 2023a;70(2):148–159. doi: 10.31857/S0015330322600541 (In Russ.)

Shibaeva T. G., Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Titov A. F. Twenty-four-hour lighting increases yield and nutritional value and reduces nitrate content in *Brassicaceae* microgreens. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 2023b;70(6). (In Russ.)

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G. Immediate and delayed effects of diurnal temperature drops on growth and reproductive development of tomato plants grown under continuous lighting. *Russ. J. Plant Physiol.* 2015;62(3):328–333. doi: 10.1134/S1021443715030176

Shibaeva T. G., Sherudilo E. N., Ikkonen E. N., Titov A. F. Responses of young cucumber plants to a diurnal temperature drop at different times of day and night. *Acta Agric. Slov.* 2018a;111:567. doi: 10.14720/aas.2018.111.3.05

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Titov A. F. Continuous lighting enhances yield and nutritional value of four genotypes of *Brassicaceae* microgreens. *Plants.* 2022b;11(2):176. doi: 10.3390/plants11020176

Shibaeva T. G., Titov A. F. Comparative effectiveness of short-term daily temperature drop and periodic drought as methods to regulate elongation of cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants. *Sel'skohozyaistvennaya biologiya = Agricultural Biology.* 2019;54:528. doi: 10.15389/agrobiology.2019.3.528rus (In Russ.)

Sysoeva M. I. The impact of environmental factors on the growth and development of cucumber plants at the early stages of ontogeny: A multidimensional approach: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 1991. 22 p. (In Russ.)

Sysoeva M. I. Phenomenology of ontogenetic reactions of plants to daily temperature variables: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 2003. 44 p. (In Russ.)

Sysoeva M. I., Markovskaya E. F. The impact of twenty-four-hour lighting on the life processes in plants. *Uspekhi sovrem. biologii = Advances in Current Biology.* 2008;128(6):580–591. (In Russ.)

Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Kharkina T. G. Optimal temperature drop for the growth and development of young cucumber plants. *Plant Growth Regulation.* 1997;6:1–5. doi: 10.1023/A:1005834702680

Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Kharkina T. G., Sherudilo E. G. Temperature drop, dry matter accumulation and cold resistance of young cucumber plants. *Plant Growth Regul.* 1999;28:89. doi: 10.1023/A:1006243230411

Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Shibaeva T. G. Plants under continuous light: A Review. *Plant Stress.* 2010;4:5–17.

Sysoeva M. I., Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N. Control of continuous irradiation injury on tomato plants with a temperature drop. *Acta Hort.* 2012;956:283–290. doi: 10.17660/ActaHort.2012.956.32

Talanova V. V. Phytohormones as regulators of plant resistance to adverse environmental factors: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 2009. 44 p. (In Russ.)

Talanova V. V., Titov A. F., Boeva N. P. Effect of increasing concentrations of lead and cadmium on cucumber seedlings. *Biologia Plantarum.* 2000;43(3):441–444. doi: 10.1023/A:1026735603890

Talanova V. V., Titov A. F., Boeva N. P. Effect of increasing concentrations of heavy metals on the growth of barley and wheat seedlings. *Russ. J. Plant Physiol.* 2001;48(1):100–103. doi: 10.1023/A:1009062901460

Talanova V. V., Titov A. F., Repkina N. S., Topchieva L. V. Cold-responsive *COR/LEA* genes participate in the response of wheat plants to heavy metals stress. *Doklady Biological Sciences.* 2013;448(1):28–31. doi: 10.1134/S0012496613010080

Talanova V. V., Titov A. F., Topchieva L. V. Specific features of ABA-dependent gene expression in spring wheat during cold adaptation. *Doklady Biological Sciences.* 2011;438(1):165–167. doi: 10.1134/S0012496611030082

Talanova V. V., Titov A. F., Topchieva L. V., Malysheva I. E. Impact of stress factors on CBF transcription factor gene expression in cucumber plants. *Doklady Akademii nauk = Doklady Acad. Sciences.* 2008a;423(2):283–285. (In Russ.)

Talanova V. V., Titov A. F., Topchieva L. V., Malysheva I. E. Differential gene expression in leaf cells of cucumber seedling under various stress factors. *Doklady Akademii nauk = Proceedings of the Russian Academy of Sciences.* 2010a;431(4):570–573. (In Russ.)

Talanova V. V., Titov A. F., Topchieva L. V., Malysheva I. E., Venzhik Yu. V., Frolova S. A. Expression of *WRKY* transcription factor and stress protein genes in wheat plants during cold hardening and ABA treatment. *Russ. J. Plant Physiol.* 2009;56(5):702–708. doi: 10.1134/S1021443709050173

Talanova V. V., Titov A. F., Topchieva L. V., Malysheva I. E., Venzhik Yu. V., Nazarkina E. A. Gene expression in wheat leaves under local exposure of roots to a low temperature. *Doklady Biological Sciences.* 2010;435(1):438–440. doi: 10.1134/S0012496610060190

Talanova V. V., Titov A. F., Topchieva L. V., Repkina N. S. Effect of cadmium on gene expression of proteolytic enzymes and their inhibitors in wheat sprouts. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Trans-actions of Karelian Research Centre RAS.* 2011b;3:112–116. (In Russ.)

Titov A. F. Resistance of actively vegetating plants to low and high temperatures: Variation patterns and mechanisms: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Moscow; 1989. 42 p. (In Russ.)

Titov A. F., Akimova T. V., Krupnova I. V. Features of the initial period of cold and heat adaptation of plants (the phenomenological aspect). *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 1989;36(4):717–723. (In Russ.)

Titov A. F., Akimova T. V., Talanova V. V., Topchieva L. V. Plant resistance in the initial period of adverse temperatures. Moscow: Nauka; 2006. 143 p.

Titov A. F., Drozdov S. N., Kritenko S. P. Impact of specific inhibitors of transcription and translation on the ability of cucumber seedlings to cold and heat hardening. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 1981;28(4):852–859. (In Russ.)

Titov A. F., Drozdov S. N., Kritenko S. P., Talanova V. V. On the role of specific and nonspecific reactions in the processes of thermal adaptation of actively vegetating plants. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 1983;30(3):544–551. (In Russ.)

Titov A. F., Drozdov S. N., Kritenko S. P., Talanova V. V., Sherudilo E. G. Impact of cytokinins on cold and heat resistance of actively vegetating plants. *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenii = Physiology and Biochemistry of Cultivated Plants.* 1986;18(1):64–68. (In Russ.)

Titov A. F., Drozdov S. N., Talanova V. V., Akimova T. V. On the mechanisms of increasing the heat resistance of plants under short-term and long-term exposure to high temperatures. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 1987;34(1):173–178. (In Russ.)

Titov A. F., Drozdov S. N., Talanova V. V., Kritenko S. P. On the question of the functional autonomy of systems controlling the hardening of heat-loving plants to cold and heat. *Doklady AN SSSR = Proceedings of the USSR Academy of Sciences.* 1982;263(3):766–768. (In Russ.)

Titov A. A., Kaznina N. M. Laboratory of Environmental Plant Physiology: 60 years of research and findings. A historical outline. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2019. 66 p. (In Russ.)

Titov A. F., Kritenko S. P. The role of the transcription-translational system in the mechanisms of wheat adaptation to cold and heat. *Biologicheskie nauki = Biological Sciences.* 1985;8:77–81. (In Russ.)

Titov A. F., Laidinen G. F., Kaznina N. M. Impact of high concentrations of cadmium on the growth and development of barley and oats at the early stages of ontogeny. *Agrokhimiya = Agrochemistry.* 2002;9:61–65. (In Russ.)

Titov A. F., Talanova V. V. Plant resistance and phytohormones. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2009. 206 p. (In Russ.)

Titov A. F., Talanova V. V. Local impact of high and low temperatures on plants. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2011. 166 p. (In Russ.)

Titov A. F., Talanova V. V., Akimova T. V. Changes in the heat resistance of tomato seedlings when combining short-term and long-term hardening. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 1988;35(1):158–164. (In Russ.)

Titov A. F., Talanova V. V., Boeva N. P. Growth responses of barley and wheat seedlings to lead and cadmium. *Biologia plantarum.* 1996;38(3):431–436.

Titov A. F., Talanova V. V., Kaznina N. M., Laidinen G. F. Plant resistance to heavy metals. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2007. 170 p. (In Russ.)

Titov A. F., Shibaeva T. G., Ikkonen E. N., Sherudilo E. G. Plant responses to a daily short-term temperature drop: phenomenology and mechanisms. *Russ. J. Plant Physiol.* 2020;67(6):1003–1017. doi: 10.1134/S1021443720060187

Topchieva L. V. Comparative study of plants response to the action of high hardening and damaging temperatures: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 1994. 20 p. (In Russ.)

Trofimova S. A. Plant response to environmental factors: Ontogenetic aspect: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 1995. 22 p. (In Russ.)

Vasilevskaya N. V. Ontogenetic response of *Cucumis sativus* L. to the temperature factor: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow; 1991. 24 p. (In Russ.)

Venzhik Yu. V., Frolova S. A., Koteyeva N. K., Miroslavov E. A., Titov A. F. Structural and functional features of *Triticum aestivum* (Poaceae) plants at the initial period of cold adaptation. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal.* 2008;93(9):1367–1378. (In Russ.)

Volkova R. I., Talanova V. V. Impact of exogenous auxin on the heat resistance of winter wheat plants during adaptation to high temperatures. *Ekologo-fiziologicheskie aspekty ustoychivosti, rosta i razvitiya rastenii = Ecological and physiological aspects of stability, growth, and development of plants.* Petrozavodsk: KNTs AN SSSR; 1990. P. 26–35. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 25.04.2023; принята к публикации / accepted: 16.05.2023.  
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Титов Александр Федорович

чл.-корр. РАН, д-р биол. наук, профессор, руководитель лаборатории экологической физиологии растений

e-mail: titov@krc.karelia.ru

### Казнина Наталья Мстиславовна

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: kaznina@krc.karelia.ru

### Шibaева Татьяна Геннадиевна

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: shibaeva@krc.karelia.ru

## CONTRIBUTORS:

### Titov, Alexander

RAS Corr. Fellow, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of Laboratory

### Kaznina, Natalya

Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher

### Shibaeva, Tatyana

Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher