

УДК 58.036.5:546.48

## О СХОДСТВЕ И РАЗЛИЧИЯХ В РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ НА ДЕЙСТВИЕ НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ И КАДМИЯ

© 2015 г. Ю. В. Венжик, В. В. Таланова, А. Ф. Титов, Е. С. Холощцева

Институт биологии КарНЦ РАН,  
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11  
E-mail: Jul.Venzhik@gmail.com

Поступила в редакцию 09.12.2014 г.

Проведено сравнительное изучение накопления биомассы, динамики показателей активности фотосинтетического аппарата и устойчивости к промораживанию у проростков морозостойкого сорта пшеницы при действии низкой закалывающей температуры и кадмия. Установлено, что реакции растений на действие изученных стрессоров имеют сходство: в обоих случаях наблюдается увеличение холодоустойчивости листьев, снижение темпов роста и скорости фотосинтеза растений, усиление нефотохимического тушения флуоресценции. Наряду с этим отмечено, что реакции растений на действие низкой температуры и Cd имеют определенные различия, связанные с негативным влиянием Cd на рост и фотосинтетическую активность.

DOI: 10.7868/S0002332915060120

Растения в отличие от животных в силу прикрепленности к субстрату очень зависимы от любых изменений окружающей среды (Лархер, 1978). Поэтому в условиях действия внешних неблагоприятных факторов выживание растений в значительной степени определяется их способностью быстро и скоординированно изменять основные физиологические процессы, прежде всего фотосинтез и рост, связанные с образованием, перераспределением и использованием пластических веществ и энергии в растительном организме (Усманов и др., 2001; Кузнецов, Дмитриева, 2011). Существенно, что именно фотосинтез и рост растений наиболее чувствительны к внешним воздействиям (Ci *et al.*, 2010; Theocharis *et al.*, 2012; Gusta, Wisniewski, 2013; Tran, Popova, 2013), хотя реакция растений на действие того или иного стрессора может заметно варьировать в зависимости от их видовой (сортовой) принадлежности, природы и интенсивности действующего стресс-фактора, а также сопутствующих условий.

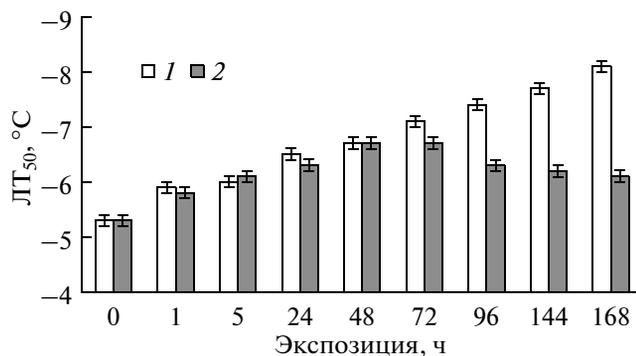
Особо интересен сравнительный анализ реакции растений на действие стрессоров разной природы, например низкой температуры (физический фактор) и тяжелых металлов (химический фактор) в субповреждающих дозах, которые не вызывают необратимых нарушений клеточных структур или гибели организма и с которыми чаще всего сталкиваются растения. Исследования такого рода позволяют расширить представления об адапционных возможностях растений, в том числе об особенностях проявления тех или иных защитно-приспособительных реакций, обеспечивающих устойчивость и выживание растений.

Цель работы – сравнительный анализ накопления биомассы (как интегрального показателя интенсивности ростовых процессов), динамики ряда показателей активности фотосинтетического аппарата (ФСА) и устойчивости к промораживанию у проростков пшеницы, испытывающих воздействие низкой закалывающей температуры (4°C) или Cd (100 мкМ).

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Опыты проводили с проростками озимой пшеницы *Triticum aestivum* L., Роасеа морозостойкого сорта Московская-39, выращенными в рулонах фильтровальной бумаги на питательном растворе Кнопа 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 в течение 7 сут подвергали воздействию низкой закалывающей температуры (4°C) или сульфата кадмия (100 мкМ), сохраняя прочие условия неизменными. Выбор температуры, концентрации Cd и продолжительности их действия основан на результатах предыдущих исследований (Титов и др., 2006; Титов, Таланова, 2009). Контрольные растения оставались в течение всего эксперимента при 22°C.

О холодоустойчивости проростков судили по температуре (ЛТ<sub>50</sub>), вызывающей гибель 50% палисадных клеток паренхимы листовых высеков после их 5-минутного промораживания в термoeлектрическом микрохолодильнике ТЖР-02/-20



**Рис. 1.** Влияние температуры 4°C (1) и Cd (100 мкМ) (2) на устойчивость клеток листа пшеницы к промораживанию (LT<sub>50</sub>), где LT<sub>50</sub> – температура, вызывающая гибель 50% палисадных клеток паренхимы листовых высечек после их 5-минутного промораживания.

(Интерм, Россия) при последовательном снижении температуры промораживания с интервалом 0.4°C (Балагурова и др., 1982). Жизнеспособность клеток после промораживания 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 корней и побегов в соответствии со стандартной методикой (Рогожин, Рогожина, 2013). CO<sub>2</sub>-обмен листьев изучали с помощью портативной фотосинтетической системы HSM-1000 (Walz, Германия), интенсивность нетто-фотосинтеза рассчитывали по известным формулам (Caemmerer, Farquhar, 1981). Флуоресценцию хлорофилла *a* измеряли с помощью флуориметра MINI-PAM (Walz) на предварительно адаптированных к темноте в течение 15 мин листьях. Основные параметры флуоресценции хлорофилла *a* (относительная скорость электронного транспорта (ETR), максимальный квантовый выход фотосистемы II ( $F_v/F_m$ ) и коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции ( $qN$ )) рассчитывали по описанной методике (Венжик и др., 2011). Содержание хлорофиллов в листьях определяли на спектрофотометре СФ-2000 (Спектр, Россия) в спиртовой вытяжке (Lichtenthaler, Wellburn, 1983). Долю пигментов светособирающего комплекса (ССК) в общем содержании хлорофиллов *a* и *b* рассчитывали с учетом того, что весь хлорофилл *b* находится в ССК, а  $a/b = 1.2$  (Lichtenthaler, 1987).

Данные, отражающие динамику изученных показателей у растений контрольного варианта (выращенных при 22°C), приводятся только в тех случаях, когда они в ходе эксперимента достоверно отличались от исходных. При оценке устойчивости и упомянутых выше физиологических показателей в каждом варианте опыта использовали

3–6-кратную повторность, а каждый опыт повторяли не менее 3 раз. В таблицах и на графиках приведены средние арифметические значения (по нескольким независимым опытам) и их стандартные ошибки. Обсуждаются только значения, достоверные при  $P \leq 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Установлено, что увеличение устойчивости листьев пшеницы к промораживанию происходит не только при низкой закалывающей температуре (4°C), но и в присутствии Cd (100 мкМ), причем достоверный прирост устойчивости зафиксирован в обоих случаях уже через 1 ч после начала опыта (рис. 1). В течение первых 2 сут эксперимента устойчивость сходным образом увеличивалась, но в дальнейшем (на 3–7-е сут) динамика устойчивости зависела от вида стрессового воздействия. При 4°C она продолжала нарастать, достигая максимального значения к 7-м сут опыта, а в присутствии Cd, наоборот, уже на 3-и сут она начинала снижаться (рис. 1). Отметим также, что при 4°C максимальный прирост устойчивости был значительно выше, чем при действии Cd.

Накопление сырой биомассы корней и побегов пшеницы снижалось (по сравнению с контрольными проростками того же возраста, выращенными при 22°C) в обоих вариантах опыта, но в каждом из них были выявлены свои особенности (табл. 1). Так, при 4°C накопление биомассы корней полностью прекращалось, а накопление биомассы побегов резко тормозилось в течение первых суток опыта, но тем не менее возобновлялось к его концу (7-е сут). В присутствии Cd, напротив, заметное увеличение сырой биомассы корней и побегов пшеницы (по сравнению с исходной) было отмечено только на 2–4-е сут, а к концу опыта прирост биомассы полностью прекращался (табл. 1).

Также по-разному под влиянием температуры 4°C и Cd накапливалась сухая биомасса корней и побегов пшеницы. При 4°C прирост сухой биомассы корней и побегов был ингибирован в 1-е сут опыта, но на 4–7-е сут возобновлялся (табл. 2), а Cd не оказывал существенного влияния на прирост сухой биомассы корней и побегов пшеницы, который продолжался в течение всего эксперимента (табл. 2). Кроме того, отличия были обнаружены при сравнении отношения сухой биомассы корней и побегов к сырой биомассе этих органов при 4°C и в присутствии Cd. Если под влиянием низкой температуры это отношение резко возрастало на 4–7-е сут опыта, то в присутствии Cd некоторое его увеличение происходило только к концу эксперимента (на 7-е сут) (табл. 3).

**Таблица 1.** Влияние температуры 4°C и Cd (100 мкМ) на накопление сырой биомассы проростков пшеницы

Экспозиция, ч	Биомасса корня, мг			Биомасса побега, мг		
	22°C	4°C	Cd	22°C	4°C	Cd
0	52 ± 4	52 ± 4	52 ± 4	107 ± 3	107 ± 3	107 ± 3
24	60 ± 7	52 ± 1	54 ± 4	126 ± 8	109 ± 3	126 ± 5*
48	65 ± 5	51 ± 3	64 ± 4	158 ± 5	111 ± 6	145 ± 3*
96	88 ± 10	52 ± 2	79 ± 8*	189 ± 6	112 ± 2	169 ± 8*
144	91 ± 12	54 ± 1	79 ± 7*	198 ± 6	114 ± 2	167 ± 6*
168	92 ± 13	55 ± 2	79 ± 5*	201 ± 8	120 ± 3*	169 ± 6*

\* Отличия от исходной достоверны при  $P \leq 0.05$ ; для табл. 1, 2, 5.

**Таблица 2.** Влияние температуры 4°C и Cd (100 мкМ) на накопление сухой биомассы проростков пшеницы

Экспозиция, ч	Биомасса корня, мг			Биомасса побега, мг		
	22°C	4°C	Cd	22°C	4°C	Cd
0	4.9 ± 0.1	4.9 ± 0.1	4.9 ± 0.1	11.4 ± 0.3	11.4 ± 0.3	11.4 ± 0.3
24	5.3 ± 0.4	5.0 ± 0.6	4.9 ± 0.1	14.6 ± 1.4	13 ± 0.7	14.1 ± 0.6*
48	6.2 ± 0.8	5.2 ± 1	6.4 ± 0.3*	17.6 ± 3.4	13 ± 1.6	16.6 ± 2
96	6.4 ± 0.8	5.8 ± 0.8	6.4 ± 0.7	19.6 ± 3.1	16.4 ± 0.6*	18.2 ± 0.4*
144	8.2 ± 0.8	6.2 ± 0.2*	7.4 ± 0.6*	22.8 ± 2	16.8 ± 1.4*	22 ± 0.5*
168	8.2 ± 1	6.6 ± 0.7*	7.8 ± 0.5*	24.8 ± 0.6	18.4 ± 1.2*	22.4 ± 0.4*

**Таблица 3.** Влияние температуры 4°C и Cd (100 мкМ) на соотношение сухой и сырой биомасс корней и побегов пшеницы

Экспозиция, ч	Сухая масса/сырая масса корней			Сухая масса/сырая масса побегов		
	22°C	4°C	Cd	22°C	4°C	Cd
0	0.1 ± 0.001	0.1 ± 0.001	0.1 ± 0.001	0.1 ± 0.001	0.1 ± 0.001	0.1 ± 0.001
24	0.1 ± 0.001	0.1 ± 0.001	0.1 ± 0.001	0.11 ± 0.001	0.12 ± 0.001	0.11 ± 0.001
48	0.09 ± 0.001	0.1 ± 0.001	0.09 ± 0.001	0.11 ± 0.001	0.12 ± 0.001	0.11 ± 0.001
96	0.09 ± 0.001	0.12 ± 0.001	0.1 ± 0.001	0.1 ± 0.001	0.15 ± 0.001	0.11 ± 0.001
144	0.09 ± 0.001	0.12 ± 0.001	0.09 ± 0.001	0.11 ± 0.001	0.15 ± 0.001	0.13 ± 0.001
168	0.09 ± 0.001	0.12 ± 0.001	0.1 ± 0.001	0.12 ± 0.001	0.15 ± 0.001	0.13 ± 0.001

Снижение скорости фотосинтеза было отмечено в обоих вариантах опыта, но если под влиянием Cd значение этого показателя было выше исходного в течение первых 2 сут, а к концу опыта снижалось (на 20% от исходных значений), то при 4°C существенное его уменьшение (на 60%) было отмечено уже через 1 ч после начала эксперимента (рис. 2). В дальнейшем снижения скорости фотосинтеза под влиянием температуры дополнительно не происходило, а к 6–7-м сут опыта было зафиксировано даже небольшое увеличение данного показателя (рис. 2).

В присутствии Cd содержание зеленых пигментов в листьях пшеницы увеличивалось только

в течение первых суток опыта, а на 4–7-е сут значения этого показателя снижались и к концу эксперимента были ниже исходных (рис. 3). Одновременно с этим (на 4–7-е сут действия Cd) у проростков были зафиксированы признаки хлороза – пожелтение и скручивание листьев. В отличие от этого, как следует из нашей предыдущей работы, суммарное содержание хлорофиллов в листьях пшеницы при 4°C постепенно увеличивается и к 7-м сут опыта достигает 115% по отношению к исходному (Венжик и др., 2011, 2012). Однако доля хлорофилла в ССК возрастает по отношению к исходной как при 4°C, так и в присутствии Cd (табл. 4). Содержание каротиноидов в листьях

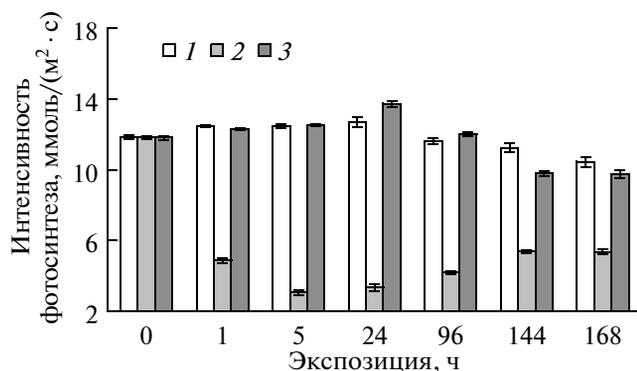


Рис. 2. Влияние температуры 4°C (2) и Cd (100 мкМ) (3) на интенсивность фотосинтеза листьев пшеницы. 1 – 22°C.

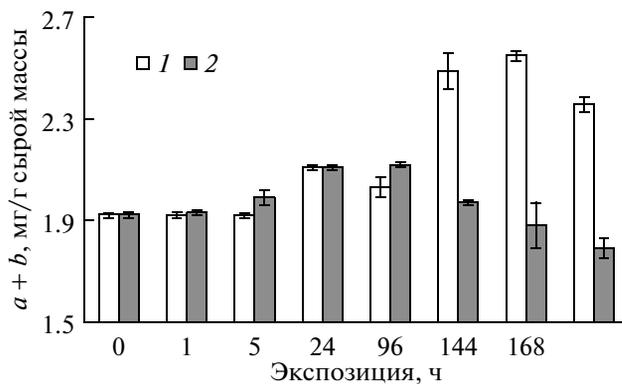


Рис. 3. Влияние Cd (100 мкМ) на содержание хлорофиллов *a+b* в листьях пшеницы. 1 – 22°C, 2 – Cd.

пшеницы под влиянием температуры 4°C также увеличивалось, составляя к концу опыта 130% исходного (Венжик и др., 2011), а в присутствии Cd достоверно не изменялось (данные не приводятся). В результате в обоих вариантах опыта отношение содержания каротиноидов к сумме хлорофиллов в течение эксперимента оставалось постоянным (табл. 4).

Действие Cd вызывало в листьях пшеницы ряд изменений показателей флуоресценции хлорофилла *a*. В частности, ETR в течение первых суток опыта несколько увеличивалась, но к 6–7-м сут снижалась, составляя 90% от исходной (табл. 5). Увеличение  $qN$  также было отмечено только на 6–7-е сут воздействия, а значения  $F_v/F_m$  практически не отличались от исходных (табл. 5). При 4°C значения ETR и  $F_v/F_m$  на 4–7-е сут опыта несколько снижались (на 10–20%), а значения  $qN$  увеличивались уже в первые часы опыта и к 7-м сут превышали исходные на 40% (Венжик и др., 2011, 2012).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследования показали, что не только под влиянием низкой закалывающей температуры (4°C), но и в присутствии Cd (100 мкМ) у растений пшеницы происходит целый ряд важных изменений, касающихся темпов роста и активности ФСА. При этом в реакции растений на действие стрессоров разной природы были выявлены как определенное сходство, так и ряд существенных различий в характере и динамике наблюдаемых изменений. Например, оба стрессора оказывали негативное действие на рост и фотосинтез пшеницы, но динамика изменения этих процессов зависела от вида стрессора. При 4°C достаточно резкое ингибирование роста (судя по накоплению сырой биомассы) и фотосинтеза происходит уже начиная с первых суток воздействия, но к концу опыта (на 7-е сут) рост побегов медленно возобновляется (табл. 1), а фотосинтез стабилизируется (рис. 2). Эти данные соответствуют полученным нами ранее (Венжик и др., 2011) и свидетельствуют о возможности частичного восста-

Таблица 4. Влияние температуры 4°C и Cd (100 мкМ) на содержание хлорофилла в светособирающем комплексе (ССК) и отношение фотосинтетических пигментов в листьях пшеницы

Экспозиция, ч	Доля хлорофилла в ССК, % от <i>a+b</i>			Каротиноиды/хлорофиллы		
	22°C	4°C	Cd	22°C	4°C	Cd
0	52	52	52	0.15	0.15	0.15
1	52	50	53	0.15	0.15	0.14
5	52	57	55	0.15	0.14	0.14
24	59	54	56	0.14	0.14	0.14
48	56	57	55	0.14	0.14	0.14
96	63	55	55	0.13	0.15	0.14
144	60	57	56	0.13	0.15	0.15
168	59	56	56	0.13	0.15	0.15

новления ростовых процессов при холодной адаптации. В присутствии Cd, наоборот, рост корней и побегов пшеницы продолжается только на начальном этапе воздействия (1–4-е сут), а к его концу (6–7-е сут) полностью прекращается (табл. 1), причем в это же время снижается интенсивность фотосинтеза пшеницы (рис. 2).

Интересно, что увеличение сухой биомассы пшеницы продолжается при обоих видах стрессового воздействия (табл. 2), но отношение сухой биомассы корней и побегов к сырой значительно выше при 4°C, чем в присутствии Cd и в контрольном варианте (проростки того же возраста при 22°C) (табл. 3). Эти данные свидетельствуют о том, что при действии низкой температуры фотосинтез ингибирован в меньшей степени, чем рост растений, и в их клетках происходит накопление резервной биомассы (пластических веществ). Кроме того, эти данные хорошо соотносятся с представлениями о том, что выживание растений в условиях действия низких температур в значительной мере зависит от способности быстро “перенастраивать” скорость и направление основных метаболических реакций (Ensminger *et al.*, 2006; Theocharis *et al.*, 2012; Gusta, Wisniewski, 2013). Накапливаемая при этом резервная биомасса служит основой для формирования особой “устойчивой” структуры клеток и органелл (Климов, 2008), характерной для озимых злаков и необходимой для выживания растений при действии холода. В клетках листьев при этом формируются крупные хлоропласты с многочисленными мелкими гранами (Венжик и др., 2012), измененным биохимическим составом мембран, в которых увеличивается доля ненасыщенных жирных кислот (Лось, 2005; Ruelland, Zachovsky, 2010), а в строме хлоропластов, цитоплазме и вакуоли клеток накапливаются углеводы, белки и аминокислоты, действующие как осмолитики и криопротекторы (Трунова, 2007). По мнению ряда авторов, такого рода структурно-функциональная “перестройка” ФСА – неотъемлемая часть адаптации растений к охлаждению (Мокроносов и др., 2006; Трунова, 2007; Crosatti *et al.*, 2013).

Снижение темпов роста и интенсивности фотосинтеза в присутствии Cd считается проявлением его токсического действия на растения (Титов и др., 2007, 2012; Казнина, Титов, 2013; Гран, Ророва, 2013). Чаще всего его связывают с негативным влиянием Cd на деление и растяжение клеток (Гран, Ророва, 2013), синтез белков (Hasan *et al.*, 2009) и пигментов (Хуе *et al.*, 2013), активность ферментов (Wang *et al.*, 2014), работу фотосистем и структуру фотосинтетических мембран (Ci *et al.*, 2010; Хуе *et al.*, 2013), минеральное питание и водный обмен (Hasan *et al.*, 2009; Гран, Ророва, 2013).

**Таблица 5.** Влияние Cd (100 мкМ) на относительную скорость электронного транспорта (ETR), квантовый выход фотосистемы II ( $F_v/F_m$ ) и коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла *a* ( $qN$ ) в листьях пшеницы

Экспозиция, ч	ETR	$F_v/F_m$	$qN$
0	105.3 ± 1.8	0.75 ± 0.01	0.53 ± 0.01
1	107.2 ± 1.8	0.74 ± 0.01	0.57 ± 0.02
5	113.1 ± 2.3*	0.75 ± 0.01	0.53 ± 0.04
24	118.1 ± 1.9*	0.77 ± 0.01	0.53 ± 0.02
48	105.2 ± 3.8	0.76 ± 0.01	0.56 ± 0.02
96	107.4 ± 1.5	0.77 ± 0.01	0.57 ± 0.04
144	92.8 ± 4.8*	0.76 ± 0.01	0.6 ± 0.03*
168	93.3 ± 4.2*	0.76 ± 0.01	0.63 ± 0.04*

В присутствии Cd в первые несколько суток воздействия рост растений продолжается (табл. 1), увеличиваются интенсивность фотосинтеза (рис. 2), скорость электронного транспорта (табл. 5) и содержание хлорофиллов в листьях (рис. 3). Однако на 4–7-е сут опыта эти показатели снижаются, рост растений полностью прекращается и появляются признаки хлороза. Очевидно, это связано с влиянием кадмия на растения по мере его накопления в клетках корней и побегов.

Хлороз листьев – характерный признак токсического действия тяжелых металлов на ФСА растений (Казнина, Титов, 2013; Гран, Ророва, 2013). Обычно хлороз обусловлен снижением содержания зеленых пигментов (Hasan *et al.*, 2009; Хуе *et al.*, 2013), хотя соотношение хлорофиллов *a* и *b* может оставаться постоянным даже при высоких концентрациях тяжелых металлов в субстрате (Караваев и др., 2001). Это свидетельствует о стабильности стереохимического соотношения между реакционными центрами фотосистем (ФС I и II) и ССК (Anderson, 1986). В наших опытах показано, что в присутствии Cd общее содержание зеленых пигментов уменьшается (рис. 3), но доля хлорофилла в ССК растет по отношению к исходной, а соотношение каротиноидов и хлорофиллов остается постоянным (табл. 4). Такого рода данные позволяют предполагать, что Cd в изученной концентрации не вызывает существенных нарушений в структуре пигмент-белковых комплексов и фотосинтетических мембран, а развитие хлороза у пшеницы скорее всего обусловлено отрицательным влиянием Cd на биосинтез хлорофиллов (Wang *et al.*, 2014) и/или число и размеры хлоропластов в клетках листьев (Гран, Ророва, 2013).

При 4°C, наоборот, в листьях пшеницы происходит постепенное увеличение суммарного содержания хлорофиллов за счет их доли в ССК (Венжик и др., 2011, 2012), что считается адаптив-

**Таблица 6.** Характер изменения показателей холодоустойчивости, роста и активности ФСА у растений пшеницы под влиянием низкой температуры и Cd

Показатель	Вид стрессового воздействия	
	4°C	Cd
Устойчивость к промораживанию	Увеличивается	Увеличивается, а затем снижается
Прирост сырой биомассы	Возобновляется к концу воздействия	Происходит только в начале воздействия
Прирост сухой биомассы	То же	Продолжается в течение воздействия
Соотношение сухой и сырой биомасс	Увеличивается	Увеличивается к концу воздействия
Интенсивность фотосинтеза	Снижается, но затем стабилизируется	Снижается
Хлороз	Не наблюдается	Наблюдается
Содержание хлорофиллов $a + b$	Увеличивается	Снижается
Доля хлорофилла в ССК	То же	Увеличивается
Соотношение каротиноидов и хлорофиллов	Остается постоянным	Остается постоянным
ETR	То же	То же
$F_v/F_m$	»	»
$qN$	Увеличивается	Увеличивается к концу воздействия

Примечание. ССК – светособирающий комплекс, ETR – относительная скорость электронного транспорта,  $F_v/F_m$  – максимальный квантовый выход фотосистемы II,  $qN$  – коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла  $a$ .

ной реакцией, необходимой для выживания растений в условиях действия низких температур (Дымова, Головкин, 2001). При этом, как и в присутствии Cd, соотношение фотосинтетических пигментов остается постоянным (табл. 4).

Как известно, ФС II отличается высокой чувствительностью к стрессорам различной природы, в том числе низким температурам и тяжелым металлам (Ci *et al.*, 2010; Ding *et al.*, 2012). Активность ФС II обычно оценивают по показателям флуоресценции хлорофилла  $a$  (Мокроносков и др., 2006). Например, отношение  $F_v/F_m$ , отражающее максимальный квантовый выход ФС II, считается индикатором ее стабильности, а оптимальные значения  $F_v/F_m$  варьируют около 0.84 (Maxwell, Johnson, 2000). Нами установлено, что при изученных видах стрессового воздействия значения  $F_v/F_m$  и ETR в листьях пшеницы незначительно снижаются (Венжик и др., 2011, 2012) или остаются постоянными (табл. 5). Наряду с этим значения  $qN$  при 4°C увеличиваются уже в первые часы воздействия (Венжик и др., 2011, 2012), а в присутствии Cd растут к концу опыта и в меньшей степени (табл. 5). В условиях действия холода высокие значения  $qN$  связывают с диссипацией избыточной энергии света в тепло, что считают одним из механизмов защиты ФС II от фотоингибирования (Theocharis *et al.*, 2012) и окислительного

стресса (Ruelland, Zachovsky, 2010; Ding *et al.*, 2012). Этот механизм частично функционирует и в присутствии Cd. Стабильность же показателей  $F_v/F_m$  и ETR указывает на то, что Cd в изученной концентрации не вызывает у растений пшеницы необратимого повреждения ФС II.

Особенно важны данные об изменении устойчивости листьев пшеницы к промораживанию, которая значительно возрастает не только при 4°C, но и в присутствии Cd (рис. 1). В динамике устойчивости выделяются первые 2 сут, когда она сходно увеличивается в обоих вариантах опыта, но в дальнейшем (на 3–7-е сут) динамика устойчивости определяется видом стрессового воздействия – продолжает возрастать при 4°C и снижается в присутствии Cd (рис. 1). Важно, что увеличение устойчивости под влиянием холода сопровождается рядом защитно-приспособительных реакций (накопление резервной биомассы, стабилизация фотосинтеза, увеличение  $qN$  и содержания хлорофиллов) (табл. 6). В присутствии Cd его токсическое влияние на растения (прекращение роста, уменьшение интенсивности фотосинтеза, суммарного содержания хлорофиллов, признаки хлороза) совпадает со снижением их устойчивости к холоду (табл. 6).

Таким образом, сопоставление динамики изученных показателей у растений пшеницы под

влиянием двух стрессоров разной природы — низкой температуры и Cd — позволило установить, что, несмотря на очевидную однотипность происходящих изменений, в реакции растений на их действие имеется ряд существенных отличий. Если под влиянием холода реализуется комплекс защитно-приспособительных реакций ФСА, направленных на адаптацию и выживание растений в условиях действия низких температур, то в присутствии Cd по мере его накопления в листьях усиливается негативное (токсическое) влияние металла на ФСА. Следовательно, можно заключить, что в реакции растений пшеницы на действие холода и Cd имеются как неспецифические (общие), так и специфические черты, отражающие адаптационные изменения узконаправленного характера.

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

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балагурова Н.И., Дроздов С.Н., Хилков Н.И.* Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1982. 6 с.
- Венжик Ю.В., Титов А.Ф., Таланова В.В., Мирославов Е.А., Котеева Н.К.* Структурно-функциональная реорганизация фотосинтетического аппарата растений пшеницы при холодовой адаптации // *Цитология*. 2012. Т. 54. № 12. С. 916–924.
- Венжик Ю.В., Титов А.Ф., Таланова В.В., Фролова С.А., Таланов А.В., Назаркина Е.А.* Влияние пониженной температуры на устойчивость и функциональную активность фотосинтетического аппарата пшеницы // *Изв. РАН. Сер. биол.* 2011. № 2. С. 171–177.
- Дымова О.В., Головкин Т.К.* Структурно-функциональные свойства фотосинтетического аппарата *Ajuga reptans* в холодном климате // *Физиология растений*. 2001. Т. 48. № 3. С. 406–413.
- Казнина Н.М., Титов А.Ф.* Влияние кадмия на физиологические процессы и продуктивность растений семейства Роасеae // *Успехи соврем. биологии*. 2013. Т. 133. № 6. С. 588–603.
- Караваев В.А., Баулин А.М., Гордиенко Т.В., Давыдьков С.А., Тихонов А.Н.* Изменения фотосинтетического аппарата листьев бобов в зависимости от содержания тяжелых металлов в среде выращивания // *Физиология растений*. 2001. Т. 48. № 1. С. 47–54.
- Климов С.В.* Адаптация растений к стрессам через изменение донорно-акцепторных отношений на разных уровнях структурной организации // *Успехи соврем. биологии*. 2008. Т. 128. № 3. С. 281–299.
- Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А.* Физиология растений. М.: Абрис, 2011. 783 с.
- Лархер В.* Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.
- Лось Д.А.* Молекулярные механизмы холодоустойчивости растений // *Вестн. РАН*. 2005. Т. 75. № 4. С. 338–345.
- Мокронос А.Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В.* Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Академия, 2006. 448 с.
- Рогожин В.В., Рогожина Т.В.* Практикум по физиологии и биохимии растений. СПб.: ГИОРД, 2013. 352 с.
- Титов А.Ф., Таланова В.В.* Устойчивость растений и фитогормоны. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2009. 206 с.
- Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В.* Устойчивость растений к кадмию. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2012. 54 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.
- Трунова Т.И.* Растение и низкотемпературный стресс // *Тимирязевские чтения*. Т. 64. М.: Наука, 2007. 54 с.
- Усманов И.Ю., Рахманкулова Э.Ф., Кулагин А.Ю.* Экологическая физиология растений. М.: Логос, 2001. 224 с.
- Anderson J.M.* Photoregulation of the composition, function, and structure of thylakoid membranes // *Annu. Rev. Plant. Phys.* 1986. V. 37. P. 93–136.
- Caemmerer S., Farquhar G.D.* Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves // *Planta*. 1981. V. 153. № 4. P. 376–381.
- Ci D., Jiang D., Wollenweber B., Dao T., Jing Q., Cao W.* Cadmium stress in wheat seedlings: growth, cadmium accumulation and photosynthesis // *Acta. Physiol. Plant.* 2010. V. 32. № 2. P. 365–373.
- Crosatti C., Rizza F., Badeck F.W., Mazzucotelli E., Cattivelli L.* Harden the chloroplast to protect the plant // *Physiol. Plant.* 2013. V. 147. № 1. P. 55–63.
- Ding Sh., Lei M., Lu Q., Zhang A., Yin Y., Wen X., Zhang L., Lu C.* Enchanted sensitivity and characterization of photosystem II in transgenic tobacco plants with decreased chloroplast glutathione reductase under chilling stress // *Biochim. Biophys. Acta*. 2012. V. 1817. № 11. P. 1979–1991.
- Ensminger I., Busch F., Huner N.* Photostasis and cold acclimation: sensing low temperature through photosynthesis // *Physiol. Plant.* 2006. V. 126. № 1. P. 28–44.
- Gusta L.W., Wisniewski M.* Understanding plant cold hardiness: an opinion // *Physiol. Plant.* 2013. V. 147. № 1. P. 4–14.
- Hasan S.A., Fariduddin Q., Ali B., Hayat B.A., Ahmad A.* Cadmium: toxicity and tolerance in plants // *J. Environ. Biol.* 2009. V. 30. № 2. P. 165–174.

- Lichtenthaler H.K.* Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // *Meth. Enzymol.* 1987. V. 148. P. 350–382.
- Lichtenthaler H.K., Wellburn A.L.* Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents // *Biochem. Soc. Trans.* 1983. V. 11. № 5. P. 591–593.
- Maxwell K., Johnson G.N.* Chlorophyll fluorescence – a practical guide // *J. Exp. Bot.* 2000. V. 51. № 345. P. 659–668.
- Ruelland E., Zachowski A.* How plants sense temperature // *Environ. Exp. Bot.* 2010. V. 69. P. 225–232.
- Theocharis A., Clément Ch., Barka E.A.* Physiological and molecular changes in plants grown at low temperature // *Planta.* 2012. V. 235. № 6. P. 1091–1105.
- Tran T.A., Popova L.P.* Function and toxicity of cadmium in plants: recent advances and future prospects // *Turk. J. Bot.* 2013. V. 37. № 1. P. 1–13.
- Wang Yu., 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. V. 27. № 2. P. 389–401.
- Xue Z.C., Gao H.-Y., Zhang L.-T.* Effects of cadmium on growth, photosynthetic rate, and chlorophyll content in leaves of soybean seedlings // *Biol. Plant.* 2013. V. 57. № 3. P. 587–590.

## Similarities and Differences in Wheat Plant Responses to Low Temperature and Cadmium

**Yu. V. Venzhik, V. V. Talanova, A. F. Titov, and E. S. Kholoptseva**

*Institute of Biology, Karelian Scientific Center, Russian Academy of Sciences,  
ul. Pushkinskaya 11, Petrozavodsk, 185910 Russia  
e-mail: Jul.Venzhik@gmail.com*

A comparative study was performed on the accumulation of biomass, dynamics of indicators of the activity of photosynthetic apparatus, and cold tolerance in the seedlings of frost-tolerance wheat varieties under the effect of a low hardening temperature and cadmium. It was found that the plant responses to the effects of the stressors studied are similar: an increase in cold tolerance of leaves, slowing rates of plant growth and photosynthesis, and increased non-photochemical fluorescence quenching were observed in both cases. At the same time, it was noted that the plant responses to the actions of low temperature and Cd have certain differences associated with the negative effect of Cd on growth and photosynthetic activity.