

УДК 581.1

РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) НА РАЗДЕЛЬНОЕ И СОВМЕСТНОЕ ДЕЙСТВИЕ НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ И КАДМИЯ

Н. С. Репкина, В. В. Таланова, А. Ф. Титов, И. В. Букарева

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучена реакция растений пшеницы на действие пониженных температур, сульфата кадмия и на их совместное действие. Установлено, что чем ниже действующая на растения температура (4–12 °C) и выше концентрация сульфата кадмия (100–2000 мкМ), тем более выражено их негативное влияние на ростовые процессы. Совместное действие температуры 4 °C и сульфата кадмия (100 мкМ) в начальный период действия (1–3 сут) не приводит к усилению торможения роста побега по сравнению с действием только низкой температуры, тогда как при более продолжительном действии происходит частичное суммирование их негативных эффектов. При этом как раздельное, так и совместное действие двух факторов не вызывает полной остановки роста побега и значительных изменений выхода электролитов из клеток листа, что свидетельствует об активации механизмов адаптации растений к действию указанных неблагоприятных факторов.

К л ю ч е в ы е с л о в а: низкая температура, кадмий, рост, проницаемость мембран.

**N. S. Repkina, V. V. Talanova, A. F. Titov, I. V. Bukareva. WHEAT
RESPONSE TO SEPARATE AND COMBINED IMPACT OF LOW
TEMPERATURE AND CADMIUM**

In the present study, the response of wheat to the effect of low temperature, cadmium sulphate and their combined effect was investigated. The results showed that the lower the temperature wheat is exposed to (4–12 °C) and the higher the concentration of cadmium sulphate (100–2000 µM), the more negative their effect on growth processes is. In the first period (1–3 days) a combined influence of low temperature (4 °C) and cadmium sulphate (100 µM) did not lead to a greater inhibition of the seedling growth in comparison with the low temperature impact alone, whereas a longer combined influence of low temperature and cadmium sulphate caused partial summation of their negative effects. Neither separate nor combined effects of the two environmental factors led to a full stop of the seedlings growth or to significant changes in electrolyte leakage from leaf cells. Together, the above results clearly indicate an activation of adaptation to the influence of the studied stress factors.

K e y w o r d s: low temperature, cadmium, growth, permeability of cell membranes.

Введение

В природных условиях одним из главных факторов внешней среды, лимитирующих рост, развитие и продуктивность растений, является температура и ее флуктуации [Дроздов и др., 1984; Коровин, 1984; Xin, Browse, 2000; Sung et al., 2003; Войников, 2013]. В целом диапазон температур, пригодных для жизни растений суши, достаточно широк (около 60 °C), однако адаптационный потенциал многих видов весьма ограничен, а некоторые из них практически не могут приспосабливаться к неблагоприятным температурам [Лархер, 1978]. В последние десятилетия в связи с активным развитием промышленности и автотранспорта к отрицательным факторам добавляется воздействие на растения различных загрязнителей, в частности тяжелых металлов, среди которых одним из наиболее токсичных является кадмий [Титов и др., 2007]. Этот элемент негативно влияет на все основные физиологические и биохимические процессы растений [Титов и др., 2007; Башмаков, Лукаткин, 2009; Gallego et al., 2012]. Кроме того, кадмий и его соединения, попадая в окружающую среду и поглощаясь растениями, по цепи питания могут поступать в организм животных и человека, оказывая токсическое действие [Казнина, Титов, 2013].

Необходимо отметить, что обычно исследователи изучают реакцию растений на действие одного конкретного неблагоприятного фактора, а работы, посвященные изучению комбинированного (совместного или последовательного) действия факторов разной природы, пока единичны [Гармаш, Головкин, 2009; Hu et al., 2010; Iqbal, Ashraf, 2010; Grigorova et al., 2011]. В природных же условиях неблагоприятные факторы зачастую действуют на растения одновременно, а ответная реакция на совместное действие факторов может заметно отличаться от реакции на действие одного из них.

Учитывая вышеизложенное, цель данного исследования заключалась в изучении реакции растений пшеницы на раздельное и совместное действие низкой температуры и ионов кадмия.

Материалы и методы

Исследования проведены с использованием приборно-аналитической базы Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН.

В качестве объекта исследований использовали проростки озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 39. Растения выращивали в рулонах фильтровальной бумаги на

питательном растворе (pH 6,2–6,4) с добавлением микроэлементов в климатических камерах при температуре воздуха 22 °C, его относительной влажности 60–70 %, освещенности около 10 клк и 14-часовом фотопериоде. По достижении недельного возраста проростки пшеницы в течение 7 сут подвергали действию низких закалывающих температур (4, 8, 12 °C) или кадмия в форме сульфата (100–2000 мкМ), сохраняя прочие условия неизменными. В специальном опыте проростки пшеницы подвергали воздействию температуры 4 °C, сульфата кадмия в концентрации 100 мкМ, а также их совместному действию.

Биометрические показатели (высота растений и длина 1-го листа) анализировали общепринятым методом.

Проницаемость мембран клеток определяли кондуктометрически по выходу электролитов из высечек листьев пшеницы с использованием кондуктометра («HANNA», Италия) [Гришеникова, Лукаткин, 2005].

Результаты

Изучение динамики биометрических показателей растений пшеницы при действии температур 4, 8 и 12 °C показало, что чем ниже температура, тем в большей степени замедляются ростовые процессы (табл. 1). Так, при температуре 4 °C уже в начальный период ее действия (1 сут) происходило практически полное прекращение роста побега пшеницы, и несмотря на то, что через 2–3 сут начиналось частичное его восстановление, даже к концу эксперимента (на 7-е сут) высота побега превышала исходный уровень всего на 20 % (в контроле – на 70 %). При температурах 8 и 12 °C также наблюдалось торможение роста побега, хотя и в меньшей степени, чем при 4 °C (прирост за 7 сут составил 25 и 35 % соответственно).

Аналогичный эффект температур 4, 8 и 12 °C отмечен и в отношении роста 1-го листа пшеницы (см. табл. 1).

Таким образом, чем ниже действующая на растения температура, тем более выражено ее негативное влияние на ростовые процессы. Вместе с тем, полученные результаты показали, что хотя температуры 4, 8 и 12 °C и вызывают торможение роста пшеницы, полной его остановки не происходит. Это говорит о способности растений пшеницы поддерживать на определенном уровне основные процессы жизнедеятельности в условиях пониженных температур. Наблюдаемое при этом торможение роста можно рассматривать как защитно-приспособительную реакцию растений, поскольку известно, что у них в условиях действия пониженных темпера-

тур происходит перестройка метаболизма и энергетического обмена в сторону усиления синтеза резервных, энергоемких и протекторных соединений, например, углеводов, необходимых растению для увеличения устойчивости к холоду [Чиркова, 2002; Трунова, 2007; Климов, 2009; Wenifield et al., 2010]. Очевидно, одним из результатов такого рода изменений, наряду с увеличением холодоустойчивости, является преобладание донорной функции (фотосинтеза) над акцепторной (рост) [Трунова, 2007; Климов и др., 2008].

Таблица 1. Влияние пониженных температур на рост растений пшеницы

Экспозиция, сут	Вариант			
	контроль	12 °C	8 °C	4 °C
Высота растений, см				
исходный уровень	17,5 ± 0,1	18,3 ± 0,2	17,8 ± 0,3	15,5 ± 0,3
1	19,8 ± 0,2	19,8 ± 0,2	18,4 ± 0,3	15,9 ± 0,3
2	22,2 ± 0,1	21,2 ± 0,2	19,2 ± 0,3	16,3 ± 0,3
3	23,3 ± 0,1	22,5 ± 0,2	19,9 ± 0,3	16,8 ± 0,3
6	27,9 ± 0,3	24,3 ± 0,2	21,6 ± 0,3	17,8 ± 0,3
7	30,0 ± 0,3	24,7 ± 0,2	22,2 ± 0,3	18,5 ± 0,3
Длина 1-го листа, см				
исходный уровень	13,6 ± 0,2	14,9 ± 0,2	14,0 ± 0,3	12,0 ± 0,3
1	16,1 ± 0,2	16,1 ± 0,2	14,7 ± 0,3	12,3 ± 0,3
2	18,7 ± 0,1	17,5 ± 0,2	15,4 ± 0,3	12,8 ± 0,3
3	19,7 ± 0,1	18,8 ± 0,2	16,1 ± 0,3	13,2 ± 0,3
6	20,0 ± 0,1	20,5 ± 0,2	17,8 ± 0,3	14,3 ± 0,3
7	20,1 ± 0,1	20,6 ± 0,2	18,3 ± 0,3	14,8 ± 0,3

Как известно, торможение роста представляет собой общее проявление ответной реакции растений на действие многих стресс-факторов, включая тяжелые металлы [Гуральчук, 1994; Vassilev, Iordanov, 1997; Чиркова, 2002; Титов и др., 2007 и др.]. Причем существует достаточно хорошо выраженная дозовая зависимость между концентрацией тяжелого металла и продолжительностью его воздействия, с одной стороны, и степенью ингибирования роста – с другой [Алексеева-Попова, 1991; Титов и др., 1995].

Нами проведено изучение действия сульфата кадмия в диапазоне концентраций от 100 до 2000 мкМ на ростовые показатели растений пшеницы. Установлено, что под влиянием ионов кадмия прирост побега растений за 7 сут уменьшался, составляя в зависимости от его концентрации 32 % и менее (табл. 2), в то время как в контрольном варианте он достигал, как уже отмечалось, примерно 70 %. Аналогичное действие кадмий оказывал и на размеры 1-го листа. В частности, если в контроле длина 1-го листа увеличилась за 7 сут на 50 %, то при действии сульфата кадмия в концентрациях 100, 200, 500, 700, 1000 и 2000 мкМ – на 45, 40, 26, 25, 16 и 12 % соответственно (см. табл. 2). Отметим, что торможение роста растений пшеницы проявлялось уже через 1 сут от начала действия кадмия, и с увеличением экспозиции этот процесс усиливался (см. табл. 2).

Из полученных результатов следует, что сульфат кадмия в концентрациях 100–700 мкМ тормозит рост пшеницы, но не подавляет его полностью, т. е. повреждения растений в данном случае не происходит. В отличие от этого под влиянием сульфата кадмия в концентрациях 1000 и 2000 мкМ отмечено резкое торможение и даже полная остановка роста, что может свидетельствовать о повреждающем эффекте указанных концентраций на растения.

Эти данные хорошо согласуются с результатами изучения проницаемости мембран клеток листа пшеницы. В частности, сульфат кадмия в концентрациях 1000 и 2000 мкМ в течение 7 сут вызывал значительное увеличение выхода электролитов из тканей листа, указывающее на нарушение проницаемости мембран и повреждение растений, в то время как концентрации сульфата кадмия 100–500 мкМ не вызывали существенных изменений в проницаемости мембран (рис. 1).

В дальнейшем нами было изучено влияние совместного действия низкой температуры

Таблица 2. Влияние сульфата кадмия на рост растений пшеницы

Экспозиция, сут	Концентрация сульфата кадмия, мкМ					
	контроль	100	200	500	1000	2000
Высота растений, см						
исходный уровень	16,6 ± 0,2	16,4 ± 0,3	16,5 ± 0,3	16,5 ± 0,1	15,4 ± 0,4	16,3 ± 0,2
1	19,5 ± 0,2	18,3 ± 0,7	18,4 ± 0,3	17,4 ± 0,4	16,7 ± 0,4	16,6 ± 0,1
2	22,0 ± 0,2	20,7 ± 0,4	19,9 ± 0,3	18,3 ± 0,4	17,6 ± 0,3	17,5 ± 0,3
3	22,9 ± 0,1	21,5 ± 0,5	20,7 ± 0,3	18,9 ± 0,4	18,2 ± 0,3	18,2 ± 0,3
6	26,5 ± 0,2	22,0 ± 0,3	21,6 ± 0,2	19,3 ± 0,2	18,6 ± 0,3	18,6 ± 0,3
7	28,3 ± 0,2	22,2 ± 0,3	21,8 ± 0,1	19,5 ± 0,2	18,7 ± 0,3	18,6 ± 0,3
Длина 1-го листа, см						
исходный уровень	13,4 ± 0,2	12,9 ± 0,3	12,9 ± 0,2	12,7 ± 0,3	12,2 ± 0,4	13,0 ± 0,3
1	15,9 ± 0,2	15,2 ± 0,3	14,9 ± 0,2	14,0 ± 0,3	13,3 ± 0,4	13,4 ± 0,1
2	18,0 ± 0,2	17,0 ± 0,3	16,3 ± 0,3	14,9 ± 0,3	14,3 ± 0,4	14,0 ± 0,1
3	18,7 ± 0,2	17,8 ± 0,4	17,1 ± 0,3	15,5 ± 0,3	14,8 ± 0,3	14,7 ± 0,1
6	19,3 ± 0,3	18,5 ± 0,3	17,9 ± 0,1	15,9 ± 0,2	15,3 ± 0,3	15,1 ± 0,9
7	20,1 ± 0,2	18,7 ± 0,3	18,1 ± 0,1	16,0 ± 0,2	15,3 ± 0,3	15,1 ± 0,9

и кадмия на растения пшеницы. В опытах использованы температура 4 °C и сульфат кадмия в концентрации 100 мкМ, при которых наблюдалось заметное замедление роста, но его остановка и повреждение растений не происходили.

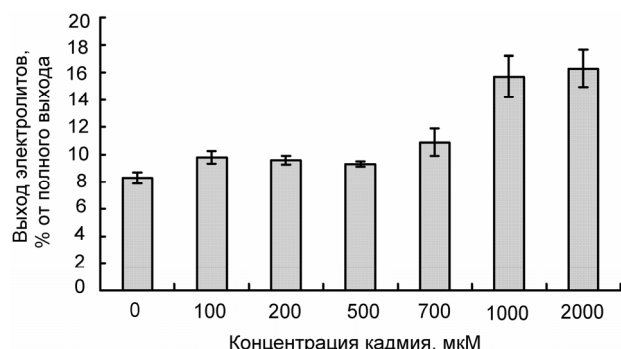


Рис. 1. Зависимость выхода электролитов из листьев пшеницы от концентрации сульфата кадмия. Продолжительность действия сульфата кадмия – 7 сут

Опыты показали, что непродолжительное (1–3 сут) совместное действие этих факторов не приводит к усилению торможения роста побега по сравнению с действием только низкой температуры. В отличие от этого более продолжительное совместное действие температуры 4 °C и кадмия вызывало большее замедление роста, чем их раздельное действие. Так, за 7 сут высота растений увеличилась в этом случае лишь на 12 % по сравнению с исходным уровнем (табл. 3), что свидетельствует о частичном суммировании негативных эффектов этих факторов на ростовые процессы. Но так же, как при их раздельном воздействии, полной остановки роста не происходило.

Таблица 3. Раздельное и совместное влияние температуры 4 °C и сульфата кадмия (100 мкМ) на высоту растений пшеницы

Экспозиция, сут	Показатель			
	контроль	4 °C	Cd	4 °C + Cd
Высота растений, см				
исходный уровень	16,0 ± 0,1	15,5 ± 0,3	16,7 ± 0,2	17,0 ± 0,2
1	19,1 ± 0,1	15,9 ± 0,3	18,5 ± 0,2	17,4 ± 0,2
2	21,8 ± 0,1	16,3 ± 0,3	19,8 ± 0,2	17,7 ± 0,2
3	23,6 ± 0,1	16,8 ± 0,3	20,9 ± 0,2	17,9 ± 0,2
6	28,7 ± 0,3	17,8 ± 0,3	22,0 ± 0,2	18,5 ± 0,2
7	31,0 ± 0,4	18,5 ± 0,3	22,1 ± 0,2	19,0 ± 0,2
Высота растений, % к исходному уровню				
исходный уровень	100	100	100	100
1	119*	102	111	102
2	136*	105*	119*	104*
3	148*	108*	126*	106*
6	180*	115*	132*	109*
7	194*	119*	133*	112*

Примечание. * – отличия от исходного уровня достоверности $p \leq 0,05$.

В дальнейшем нами была проанализирована динамика выхода электролитов из клеток листа растений пшеницы. Установлено, что температура 4 °C не вызывает существенных изменений в выходе электролитов из листьев на протяжении всего эксперимента (1–7 сут) (рис. 2). Действие сульфата кадмия (100 мкМ) приводило к увеличению выхода электролитов из листьев пшеницы через 1 сут от его начала, но затем (2–3-е сут) он снижался и на 6–7-е сут возвращался к исходному уровню. При совместном действии температуры 4 °C и кадмия в течение 1–3 сут также отмечено некоторое увеличение выхода электролитов, но к концу эксперимента его значения не отличались от исходного уровня (см. рис. 2). Отметим, что обнаруженное в наших опытах повышение проницаемости мембран в начальный период действия кадмия и низкой температуры считается одной из первых неспецифических реакций растений в ответ на действие неблагоприятных абиотических факторов [Чиркова, 2002].

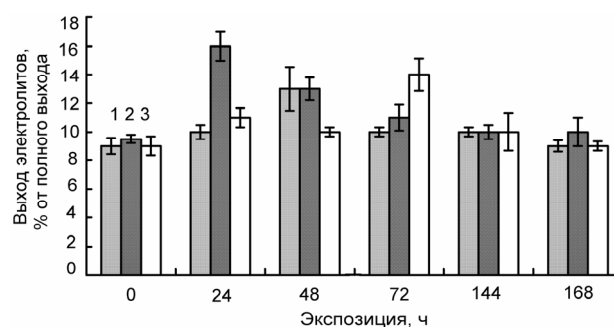


Рис. 2. Динамика выхода электролитов из листьев проростков пшеницы при действии низкой температуры 4 °C (1), сульфата кадмия (100 мкМ) (2) и при их совместном действии (3)

Таким образом, незначительные изменения в выходе электролитов при действии низкой температуры (4 °C) и кадмия в концентрации 100 мкМ свидетельствуют, что в этом случае не происходит нарушения проницаемости мембран клеток листьев пшеницы, а следовательно, и их повреждения.

На основании полученных данных можно заключить, что растения пшеницы способны успешно адаптироваться как к раздельному, так и к совместному действию пониженной температуры и кадмия в зависимости от его концентрации воздействия. В пользу этого свидетельствуют также результаты проведенного нами ранее изучения динамики холодоустойчивости проростков пшеницы [Таланова и др., 2013]. В частности, было показано, что уже в начальный период (минуты, часы) действия температуры 4 °C холодоустойчивость проростков пшеницы возрастала и

продолжала в дальнейшем увеличиваться, достигая максимума на 6–7-е сут. Под влиянием кадмия и его совместного действия с температурой 4 °C также происходило быстрое, хотя и меньшее по величине повышение устойчивости.

В целом результаты проведенного исследования характеризуют реакцию растений пшеницы на действие пониженных температур и кадмия. Причем низкая температура действует в данном случае на все растение (на корни и надземную часть), а ионы кадмия первоначально поступают в корневую систему и только по истечении некоторого времени могут попасть в побег. Поскольку пшеница относится к растениям-исключателям, т. е. к видам, у которых большая часть тяжелых металлов удерживается в корневой системе (предотвращая тем самым их поступление в надземную часть), то при поступлении кадмия в корни в начальный период его действия активируются защитные механизмы, направленные на предотвращение его поступления в побег. Тем не менее уже через 1 сут от начала действия сульфата кадмия (100 мкМ) на корни пшеницы наблюдается его поступление и накопление в листьях, а с увеличением продолжительности воздействия (2–7-е сут) его содержание продолжает там нарастать [Репкина и др., 2012]. Следует отметить, что на скорость поступления кадмия в растения оказывает влияние низкая температура [Прасад, 2003]. Изменение поглощения и транспорта кадмия по растению под влиянием температуры может, в свою очередь, способствовать повышению устойчивости растений к его действию [Pourghasemian et al., 2013].

Известно, что воздействие на растения абиотических факторов разной природы в зависимости от его интенсивности и продолжительности приводит или к нарушению многих физиолого-биохимических процессов, или к общей перестройке метаболизма, направленной на поддержание жизнедеятельности организма в изменившихся условиях [Чиркова, 2002]. Отрицательное действие тяжелых металлов на рост растений обусловлено их влиянием на деление и растяжение клеток, с одной стороны, и нарушением метаболизма, с другой стороны [Ваулина и др., 1978; Бессонова, 1991; Кошкин, 2010]. В частности, при этом происходит ингибирование фотосинтеза [Кошкин, 2010], дыхания [Башмаков, Лукаткин, 2009], нарушение гормонального баланса [Титов, Таланова, 2009] и минерального питания [Титов и др., 2007]. Совокупность этих изменений приводит к замедлению ростовых процессов и снижению накопления биомассы [Серегин, Иванов, 2001; Molnarava, Fargasova, 2012].

В то же время торможение роста является необходимым условием повышения устойчивости растений к низкой температуре [Туманов, 1979; Трунова, 2007; Войников, 2013].

Таким образом, судя по характеру изменения роста, который выступает интегральным показателем, отражающим реакцию растений на изменение условий среды, низкая температура 4 °C и сульфат кадмия в концентрации 100 мкМ не оказывают повреждающего действия на растения пшеницы. Более того, даже их совместное действие не приводит к полному торможению роста и повреждению проростков пшеницы. Подобного рода данные могут рассматриваться как проявление у растений пшеницы неспецифических ответных реакций и феномена кросс-адаптации, когда воздействие одного неблагоприятного фактора способствует повышению устойчивости к другому фактору. Как показывают многочисленные исследования, спектр неспецифических адаптивных реакций растений очень широк, включает изменения, происходящие на разных уровнях организации (от молекулярного до организменного), и во многом благодаря им растения успешно приспосабливаются и выживают в условиях раздельного и совместного действия тех или иных неблагоприятных факторов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 14-04-31676 мол_a).

Литература

- Алексеева-Попова Н. В. Устойчивость к тяжелым металлам дикорастущих видов. Л.: Ботанический институт им. Комарова, 1991. 214 с.
- Башмаков Д. И., Лукаткин А. С. Эколого-физиологические аспекты аккумуляции и распределения тяжелых металлов у высших растений. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2009. 236 с.
- Бессонова В. П. Клеточный анализ роста корней *Lathyrus odoratus* L. при действии тяжелых металлов // Цитология и генетика. 1991. Т. 25, № 5. С. 18–22.
- Ваулина Э. Н., Аникеева И. Д., Коган И. Г. Влияние ионов кадмия на деление клеток корневой меристемы *Crepis capillaries* (L.) Wallr. // Цитология и генетика. 1978. Т. 12, № 6. С. 479–502.
- Войников В. К. Энергетическая и информационная системы растительных клеток при гипотермии. Новосибирск: Наука, 2013. 212 с.
- Гармаш Е. В., Головкин Т. К. Влияние кадмия на рост и дыхание ячменя при двух температурных режимах выращивания // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 3. С. 382–387.
- Гришенкова Н. Н., Лукаткин А. С. Определение устойчивости растительных тканей к абиотическим стрессам с использованием кондуктометрического метода // Поволжский экологический журнал. 2005. № 1. С. 3–11.

Гуральчук Ж. З. Механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам // Физиология и биохимия культ. растений. 1994. Т. 26, № 2. С. 107–117.

Дроздов С. Н., Курец В. К., Титов А. Ф. Терморезистентность активно вегетирующих растений. Л.: Наука, 1984. 168 с.

Казнина Н. М., Титов А. Ф. Влияние кадмия на физиологические процессы и продуктивность растений семейства Poaceae // Усп. совр. биол. 2013. Т. 133, № 6. С. 588–603.

Климов С. В. Морозостойкость растений озимой пшеницы зависит от адаптации фотосинтеза и дыхания в разных временных интервалах // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 3. С. 313–322.

Климов С. В., Бураханова Е. А., Дубинина И. М., Алиева Г. П., Сальникова Е. Б., Олениченко Н. А., Загоскина Н. В., Трунова Т. И. Подавление донорной функции влияет на распределение углерода и морозостойкость вегетирующих растений озимой пшеницы // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 3. С. 340–347.

Коровин А. И. Растения и экстремальные температуры. Л.: Гидрометеиздат, 1984. 272 с.

Кошкин Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур. М.: Дрофа, 2010. 638 с.

Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.

Прасад М. Н. Практическое использование растений для восстановления экосистем, загрязненных металлами // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 5. С. 768–780.

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 КарНЦ РАН. 2012. № 2. С. 113–118.

Серегин Н. В., Иванов В. Б. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 4. С. 606–630.

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 // Доклады академии наук. 2013. Т. 448, № 2. С. 242–245.

Титов А. Ф., Таланова В. В., Боева Н. П., Минаяева С. В., Солдатов С. Е. Влияние ионов свинца на рост проростков пшеницы, ячменя и огурца // Физиология растений. 1995. Т. 42, № 3. С. 457–462.

Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 172 с.

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

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

Туманов И. И. Физиология закалывания и морозостойкости растений. М.: Наука, 1979. 350 с.

Чиркова Т. Ф. Физиологические основы устойчивости растений. СПб: Изд-во СПб. ун-та, 2002. 244 с.

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

Grigорова B., Vaseva I., Demirevska K., Feller U. Combined drought and heat stress in wheat: changes in some heat shock proteins // Bol. Plant. 2011. Vol. 55, N 1. P. 105–111.

Hu X., Liu R., Li Y., Wang W., Tai F., Xue R., Li C. Heat shock protein 70 regulates the abscisic acid-induced antioxidant response of maize to combined drought and heat stress // Plant Growth Regul. 2010. Vol. 60. P. 225–235.

Iqbal M., Ashraf M. Changes in hormonal balance: a possible mechanism of pre-sowing chilling-induced salt tolerance in spring wheat // J. Agro. Crop Sci. 2010. Vol. 196. P. 440–454.

Molnarova M., Fargasova A. Relationship between various physiological and biochemical parameters activated by cadmium in *Sinapis alba* L. and *Hordeum vulgare* L. // Ecol. Engineer. 2012. Vol. 49. P. 65–72.

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

Sung D. Y., Kaplan F., Lee K. J., Guy C. L. Acquired tolerance to temperature extremes // Trends Plant Sci. 2003. Vol. 8, N 3. P. 179–187.

Vassilev A., Iordanov I. Reductive analysis of factors limiting growth of cadmium-treated plants: a review // Bulg. J. Plant. Physiol. 1997. Vol. 23, N 3. P. 114–133.

Wenfield M. O., Lu C., Wilson I. D., Coghill J. A., Edwards K. J. Plant responses to cold: transcriptome analysis of wheat // Plant Biotech. J. 2010. Vol. 8. P. 749–771.

Xin Z., Browse J. Cold comfort farm: the acclimation of plants to freezing temperatures // Plant Cell Environ. 2000. Vol. 23, N 9. P. 893–902.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Репкина Наталья Сергеевна

младший научный сотрудник
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Карелия, Россия, 185910
эл. почта: nrt9@ya.ru
тел.: (8142) 762712

Репкина, Natalia

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: nrt9@ya.ru
tel.: (8142) 762712

Таланова Вера Викторовна

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

Титов Александр Федорович

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

Букарева Ирина Викторовна

стажер-исследователь
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Карелия, Россия, 185910
эл. почта: irisha_girl89@mail.ru
тел.: (8142) 762712

Talanova, Vera

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

Titov, Alexandr

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

Bukareva, Irina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: irisha_girl89@mail.ru
tel.: (8142) 762712