
**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ**

УДК 581.1

РЕАКЦИЯ ДЫХАНИЯ ПРОРОСТКОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОЕ И КРАТКОВРЕМЕННОЕ ЕЖЕСУТОЧНОЕ ПОНИЖЕНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ

© 2020 г. Е. Н. Икконен^{а, *}, Т. Г. Шибаева^а, Е. Г. Шерудило^а, А. Ф. Титов^а

^аИнститут биологии Карельского научного центра Российской академии наук,
Федеральный исследовательский центр “Карельский научный центр РАН”, Петрозаводск, Россия

*e-mail: likkonen@gmail.com

Поступила в редакцию 21.05.2019 г.

После доработки 11.07.2019 г.

Принята к публикации 18.07.2019 г.

В условиях контролируемой среды изучали влияние длительного (6 сут) действия низкой положительной температуры (4°C, вариант НТ) и кратковременных (3 ч) ежесуточных (в течение 6 суток) понижений температуры до 4°C (вариант ДРОП, от англ. *drop* – понижение) на дыхание листьев озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L., с. Московская 39). В результате НТ-воздействий скорость дыхания листьев в темноте (R_d) увеличивалась на 36%, а при ДРОП-воздействиях выявлена лишь тенденция к ее повышению. ДРОП- и НТ-воздействия слабо влияли на скорость дыхания на свету (R_l) и температурную чувствительность R_d и R_l . В отличие от ДРОП-воздействий, действие НТ увеличило степень ингибирования светом дыхания растений. При 12°C скоростьgross-фотосинтеза (A_g) листьев вариантов НТ и ДРОП увеличивалась соответственно на 23 и 54% по сравнению с контрольными растениями. ДРОП-воздействия не повлияли на соотношение R_d/A_g и R_l/A_g растений. При 22°C величина R_d/A_g у растений варианта НТ была выше, а при 12°C величина R_l/A_g была ниже, чем у контрольных растений. ДРОП-воздействие не повлияло на чувствительность дыхания к действию ингибитора альтернативного пути дыхания СГК (салицилгидроксамовая кислота). НТ-воздействие увеличило долю СГК-чувствительного дыхания в общем дыхании листьев растений в среднем на 25%, что косвенно отражает активизацию альтернативного пути переноса электронов в дыхательной цепи. Таким образом, продолжительное непрерывное пребывание проростков озимой пшеницы при низкой положительной температуре оказывало модифицирующее действие на дыхание, что проявлялось в изменении скорости дыхания, активности СГК-чувствительного дыхания и соотношения дыхания и gross-фотосинтеза. В условиях кратковременных ежесуточных воздействий пониженной температурой дыхание проявляло высокую стабильность.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*, озимая пшеница, дыхание, низкая положительная температура

DOI: 10.31857/S0015330320020062

ВВЕДЕНИЕ

Возможность выращивания озимой пшеницы в различных почвенно-климатических условиях определяется наличием у нее значительного адаптивного потенциала [1], который в условиях действия пониженных температур проявляется через разнообразные структурно-функциональные изменения, носящие адаптивный характер и направленные на повышение устойчивости и выживаемости растений. Одним из основных механизмов

повышения холодоустойчивости растений является изменение характера CO_2 -газообмена, необходимое для ряда структурно-функциональных перестроек [2, 3]. При этом дыхание в большей степени, чем фотосинтез подвержено изменениям в процессе закаливания из-за его более высокой зависимости от температуры [4]. На начальном этапе холодового воздействия скорость дыхания снижается как реакция на стресс, но с повышением периода действия низкой температуры у растений активизируются защитно-приспособительные механизмы, приводящие к ряду преобразований, в том числе и в дыхательном метаболизме [5]. Данные преобразования могут проявиться уже в течение суток после понижения окружающей температуры и способствовать частичному или даже

Сокращения: АП – альтернативный путь дыхания; ДРОП – кратковременные ежесуточные понижения температуры (от англ. *drop*); НТ – продолжительное действие низкой положительной температуры; СГК – салицилгидроксамовая кислота; СКП – световой компенсационный пункт; LMA – отношение сухой массы листа к его площади (от англ.: leaf mass per area).

полному восстановлению скорости дыхания в холоде [6].

Поскольку во многих регионах понижение температуры в период активной вегетации растений нередко носит затяжной характер (неделя и более), то именно такого типа холодовые воздействия всегда привлекали наибольшее внимание исследователей и тщательно изучены [7–9]. Кратковременные (часы) ежесуточные понижения температуры исследованы гораздо в меньшей степени и, главным образом, на теплолюбивых культурах [10–12]. Холодостойкие растения также попадают под их воздействие, поэтому необходимо знать, как наиболее широко культивируемые из них, например, пшеница, реагируют на данный вид температурных воздействий, и насколько их реакция отлична от той, которая наблюдается при длительном холоде. Логично предположить, что кратковременные понижения температуры способны оказывать определенное влияние на дыхание растений, однако неизвестно, могут ли они вызывать у холодостойких растений те же адаптивные изменения, которые были выявлены ранее у теплолюбивых растений [13].

Температура влияет на процесс дыхания независимо от световых условий, но дыхание на свету часто слабее, чем дыхание в темноте вследствие ингибирования его светом [14, 15] и менее чувствительно к изменениям температуры [16]. Определено, что адаптивные изменения дыхания растений при смене условий роста могут проявляться как в темноте, так и на свету [17], однако вопрос о том, в равной ли степени дыхание на свету и дыхание в темноте реагируют на низкую температуру как продолжительного, так и кратковременного действия, пока недостаточно изучен.

Одним из механизмов повышения устойчивости дыхания растений к холоду может выступать активизация переноса электронов в митохондриях на альтернативную оксидазу, часто приводящая к смене соотношения путей дыхательного метаболизма [18, 19]. Но если активизация альтернативного энергетически малоэффективного пути дыхания холодостойких растений в результате длительного действия низких температур показана на примере озимой пшеницы [20], то вопрос о переключении переноса электронов на альтернативную оксидазу и повышение доли альтернативного пути в общем дыхании при кратковременных ежесуточных понижениях температуры остается пока открытым.

Цель работы – сравнительная оценка влияния продолжительного действия низкой положительной температуры и кратковременных ежесуточных понижений температуры на дыхание озимой пшеницы. Для этого были изучены особенности холодовой адаптации дыхания растений на свету и в темноте и оценено возможное участие альтер-

нативного пути дыхания растений в процессе его холодовой адаптации.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растения озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L., с. Московская 39) выращивали в рулонах фильтровальной бумаги на питательном растворе (рН 6.2–6.4) в камере искусственного климата (“Vötsch”, Германия) при температуре воздуха 22°C, 150 мкмоль/(м² с) фотосинтетически активной радиации (ФАР), фотопериоде 12 ч, влажности воздуха 70%. Часть растений в возрасте 7 сут ежедневно в течение 6 сут переносили в конце темного периода на 3 ч в камеру (“Snijders Microclima 1750”; “Snijders Scientific BV”, Нидерланды) с температурой 4°C (вариант ДРОП, от англ.: drop – понижение), вторую часть растений выращивали в течение 6 суток при температуре 4°C, 100 мкмоль/(м² с) ФАР и прочих сохраненных условиях (вариант НТ), а растения, не подвергавшиеся действию холода, служили контролем.

СО₂-газообмен измеряли с использованием портативной фотосинтетической системы НСМ-1000 (“Walz”, Германия) при температуре листа 12 и 22°C. Газообмен на свету определяли последовательно при ФАР, равной 1000, 800, 300, 100, 60, 40 и 20 мкмоль/(м² с). При каждой интенсивности ФАР величину газообмена измеряли после полной его стабилизации. После окончания измерений газообмена листа на свету растение выдерживали в течение 30 мин в темноте и определяли скорость газообмена при 0 мкмоль/(м² с) ФАР, приняв данную величину за дыхание листьев в темноте (R_d). Митохондриальное дыхание листьев на свету (R_l) рассчитывали согласно методу Kok [21] путем экстраполяции на ось Y прямой линии, аппроксимирующей значения СО₂-газообмена при 60, 40 и 20 мкмоль/(м² с) ФАР. Точка пересечения аппроксимирующей прямой с осью Y отражала величину газообмена при 0 мкмоль/(м² с) ФАР и была принята за R_l [22]. Степень ингибирования светом дыхания выявляли посредством величины отношения R_l/R_d , показывающей долю дыхания на свету в темновом дыхании листьев. Снижение значения R_l/R_d отражает увеличение степени ингибирования светом дыхания.

По завершению измерений СО₂-газообмена определяли площадь листьев и их сухую биомассу путем высушивания при 105°C. Рассчитывали величину отношения сухой массы листьев к их площади (LMA, от англ.: leaf mass per area). Видимый квантовый выход фотосинтеза (α) и световой компенсационный пункт (СКП) вычисляли по значениям скорости видимого фотосинтеза при 60, 40 и 20 мкмоль/(м² с) ФАР [23]. Скорость gross-фотосинтеза (A_g) рассчитывали как сумму

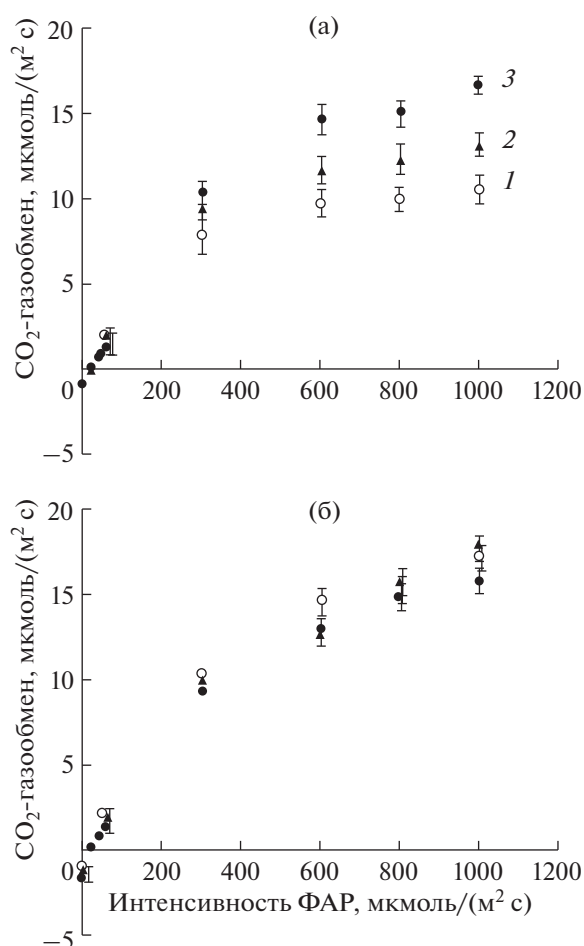


Рис. 1. Влияние интенсивности ФАР на CO_2 -газообмен проростков озимой пшеницы, не подвергавшихся (1) и подвергавшихся кратковременному (3 ч) ежесуточному (6 сут) понижению температуры в конце ночи до 4°C (2) или постоянному (6 сут) воздействию температуры 4°C (3). Измерения выполнены при температуре листа 12°C (а) и 22°C (б).

величины CO_2 -газообмена при $1000 \text{ мкмоль}/(\text{м}^2 \text{ с})$ ФАР и R_l .

Интенсивность дыхания листьев определяли полярографически с использованием электрода Кларка (Oxygraph System Plus, "Hansatech", UK). Для этого у растений из средней части листа острой бритвой вырезали образцы и термостатировали их в темноте не менее 15 мин. В среднем сухая масса образцов составляла 6.9 мг. Затем отобранные образцы разрезали на полоски не более 2 мм по ширине и помещали в измерительную кювету с 2 мл буферного раствора 100 мМ HEPES (pH 7.5) с добавлением или без добавления ингибитора альтернативного пути дыхания 30 мМ салицилгидроксамовой кислоты (СГК), предварительно растворенной в спирте. Буферный раствор насыщали кислородом перед каждым измерением. Образцы выдерживали в буферном растворе в

темноте не менее 15 мин и после стабилизации процесса скорость снижения содержания кислорода измеряли в течение 5 мин. Концентрацию ингибитора и длительность инкубации подбирали в предварительном эксперименте. Интенсивность поглощения кислорода растительным материалом в буферном растворе, не содержащем СГК, была принята за общее дыхание, в буферном растворе, содержащем СГК — за совместное цитохромное и остаточное дыхание. Различия скорости поглощения кислорода из буфера, не содержащего и содержащего СГК, были приняты за СГК-чувствительное дыхание, косвенно отражающее активность альтернативного пути (АП) дыхания. Измерения проводили при температуре буферного раствора 12 и 22°C . Для создания требуемой температуры камеру с измерительной кюветой, содержащей буферный раствор, подсоединяли к жидкостному термостату MLW (VEB MLW "PRUFGERATE-WERK", Германия). Калибровку электрода проводили при каждой температуре измерения.

В работе представлены средние значения из шести и более биологических повторностей и их стандартные ошибки. Достоверность различий между средними значениями определяли при $P < 0.05$ на основе дисперсионного анализа (LSD-тест) с использованием программного обеспечения Statistica (v. 8.0.550.0, "StatSoft, Inc.").

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние ДРОП- и НТ-воздействий на CO_2 -газообмен озимой пшеницы проявилось в большей степени при температуре измерения 12°C , чем при 22°C (рис. 1). При 12°C в области светового насыщения величина видимого поглощения CO_2 у листьев вариантов ДРОП и НТ была, соответственно, на 23 и 57% выше, чем у контрольных значений. Темновое дыхание листьев, определенное по выделению углекислого газа, изменялось в большей степени при продолжительном действии низкой температуры (вариант НТ), чем в случае кратковременных ежесуточных понижений температуры (вариант ДРОП). При 22°C величина R_d у растений варианта НТ была выше на 36 и 25%, чем в контроле и в варианте ДРОП, соответственно (рис. 2а). Низкотемпературные воздействия обоих видов мало влияли на величину R_l независимо от температуры измерения (рис. 2б). Величина R_l/R_d у растений в варианте НТ была в среднем на 43% ниже, чем в контроле и в варианте ДРОП (рис. 2в). Скорость дыхания увеличивалась с повышением температуры листа независимо от того, на свету или в темноте осуществлялся этот процесс, и независимо от того, подвергались растения действию низкой температуры или нет. При этом ДРОП- и НТ-воздействия, судя по зна-

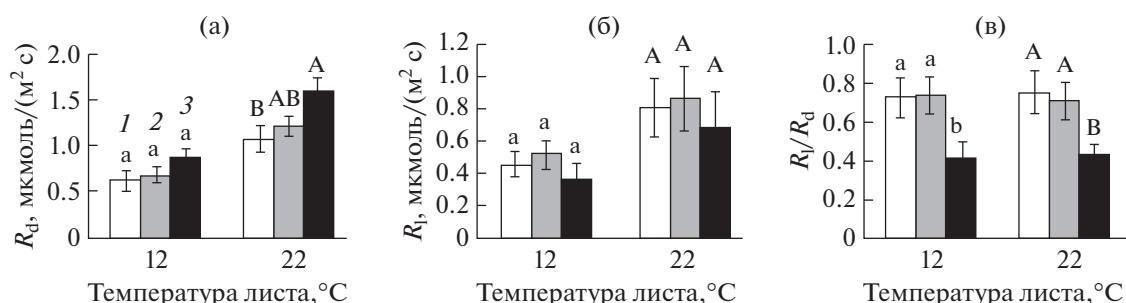


Рис. 2. Дыхание в темноте (R_d , а), на свету (R_l , б) и отношение R_l/R_d (в) в листьях озимой пшеницы, не подвергавшихся (1) и подвергавшихся кратковременному (3 ч) ежесуточному (6 сут) понижению температуры в конце ночи до 4°C (2, вариант ДРОП) или постоянному (6 сут) воздействию температуры 4°C (3, вариант НТ). Измерения выполнены при температуре листа 12 и 22°C. В пределах каждого параметра и каждой температуры измерения разные буквы указывают на достоверность различий средних значений при $P < 0.05$.

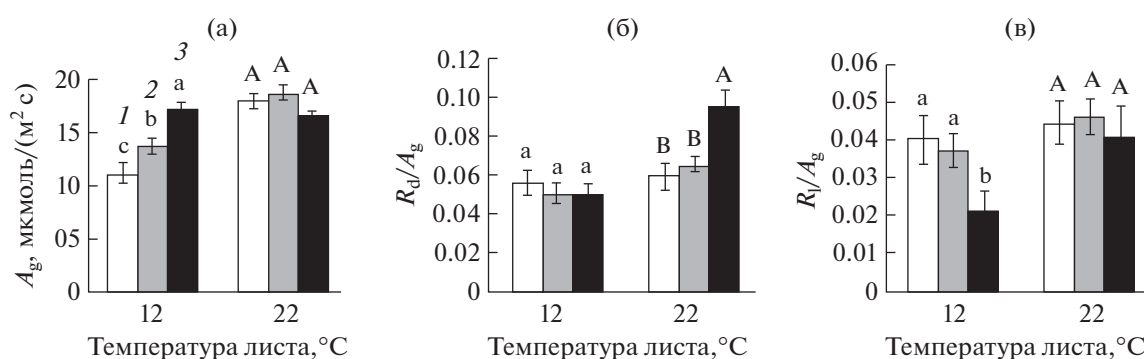


Рис. 3. Скорость gross-фотосинтеза (A_g , а), отношение R_d/A_g (б) и R_l/A_g (в) в листьях озимой пшеницы, не подвергавшихся (1) и подвергавшихся кратковременному (3 ч) ежесуточному (6 сут) понижению температуры в конце ночи до 4°C (2, вариант ДРОП) или постоянному (6 сут) воздействию температуры 4°C (3, вариант НТ). Измерения выполнены при температуре листа 12 и 22°C. В пределах каждого параметра и каждой температуры измерения разные буквы указывают на достоверность различий средних значений при $P < 0.05$.

чениям Q_{10} , не влияли на температурную чувствительность дыхания листьев (табл. 1). Также не было выявлено значимых различий в величине Q_{10} для R_d и R_l .

Влияние ДРОП- и НТ-воздействий на скорость gross-фотосинтеза (A_g) проявилось при низкой температуре измерения (рис. 3а). Так, при 12°C значения A_g в вариантах ДРОП и НТ были выше контрольных, соответственно, на 23 и 54%. Оба типа низкотемпературных воздействий снижали зависимость фотосинтеза от температуры, но в большей степени это проявлялось в варианте НТ. Соотношение дыхания к фотосинтезу изменялось только в результате НТ-воздействия (рис. 3б, 3в). У растений в варианте НТ величина R_d/A_g была на 62% выше, чем в контроле при температуре измерения 22°C, а R_l/A_g было на 52% ниже контрольных значений при 12°C. Последнее в большей степени обуславливалось усилением скорости ассимиляции углерода, чем снижением дыхания на свету. Оба типа низкотемпературного воздействия незначительно повлияли на такие показате-

тели как отношение сухой массы листьев к их площади (LMA) и световой компенсационный пункт (СКП) (табл. 2). Однако прослеживается тенденция к снижению величины LMA и повышению СКП у растений в варианте ДРОП, а также к повышению LMA и снижению СКП в варианте НТ. Понижение СКП, видимо, было вызвано усилением дыхания в темноте. Величина видимого квантового выхода фотосинтеза у растений в варианте ДРОП была немного выше, а в варианте НТ существенно ниже, чем у контрольных растений (табл. 2).

Темновое дыхание, измеренное по поглощению кислорода, не было чувствительно к действию ингибитора альтернативного пути дыхания

Таблица 1. Величина Q_{10} дыхания листьев озимой пшеницы в темноте (R_d) и на свету (R_l)

	Контроль	ДРОП	НТ
R_d	1.7	1.8	1.8
R_l	1.8	1.7	1.9

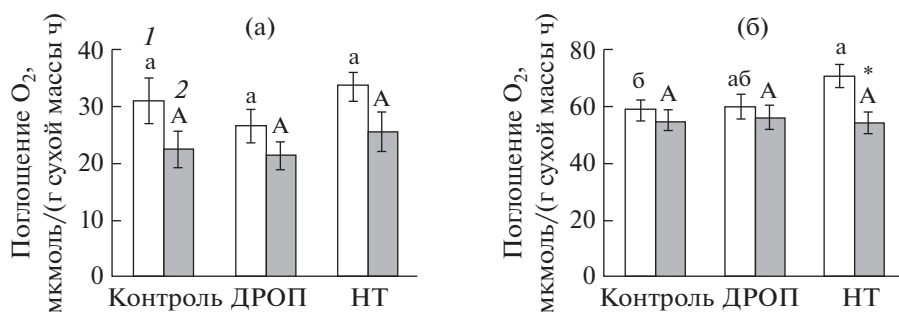


Рис. 4. Темновое дыхание листьев пшеницы без ингибитора (1) и с ингибитором (2) альтернативного пути дыхания (СГК), не подвергавшихся (контроль) и подвергавшихся кратковременному (3 ч) ежесуточному (6 сут) понижению температуры до 4°C (ДРОП) или продолжительному (6 сут) действию низкой (4°C) температуры (НТ). Измерения выполнены при температуре листа 12°C (а) и 22°C (б). * — достоверность различий средних значений дыхания без ингибирования и с ингибированием СГК альтернативного пути дыхания при каждой температуре измерения для каждого варианта опыта отдельно.

СГК у контрольных растений и растений варианта ДРОП (рис. 4). Температура измерения влияла на скорость дыхания растений всех опытных вариантов независимо от того, в присутствии или отсутствии СГК в буферном растворе было определено дыхание. В результате ингибирования скорость дыхания достоверно снижалась только у растений в варианте НТ при температуре измерения 22°, что может отражать функционирование у них альтернативного пути (АП) дыхания. Доля СГК-чувствительного дыхания в общем дыхании листьев в варианте НТ составляла в среднем 25%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали результаты исследования, у растений озимой пшеницы, подвергавшихся действию НТ, изменения процесса дыхания проявились в гораздо большей степени, чем у растений, испытавших ДРОП (рис. 1). Повышение интенсивности дыхания растений при действии низких, но не повреждающих температур, отмечалось ранее и другими авторами [24–26]. Причиной изменения дыхательной активности растений может являться рост потребности в энергии и интермедиатах, необходимых для структурно-функциональной реорганизации клеток и обеспечения возможности сохранения жизнедеятельности в холоде [25]. Наряду

со скоростью дыхания, показателем, по которому можно судить о способности растения к адаптации, является величина температурного коэффициента Q_{10} [25]. Холодовая адаптация дыхания может проявляться в снижении величины Q_{10} [6], однако не редки случаи, когда данный параметр не изменялся при смене температурных условий роста растений [27]. Результаты данной работы не выявили снижения температурной чувствительности дыхания листьев пшеницы в результате ДРОП и НТ воздействий (табл. 1). Стабильность величины Q_{10} дыхания листьев пшеницы на фоне увеличения интенсивности их дыхания при НТ-воздействии может отражать высокий уровень гомеостатической регуляции дыхания растений [6].

Дыхание листьев пшеницы на свету (R_l) отреагировало на НТ-воздействие в меньшей степени, чем дыхание в темноте (R_d) (рис. 2), что согласуется с результатами некоторых более ранних исследований, показавших, что чувствительность дыхания растений к изменениям температуры ниже на свету, чем в темноте [16]. Различие в реакции R_l и R_d на длительное действие пониженной температуры обусловило снижение величины соотношения R_l/R_d (рис. 2б), что отражает повышение степени ингибирования светом дыхания. Последнее могло быть вызвано усилением фотодыхания при активизации

Таблица 2. Отношение сухой массы листьев к их площади (LMA), видимый квантовый выход фотосинтеза (α), световой компенсационный пункт (СКП) у растений пшеницы в последствии кратковременного ежесуточного (ДРОП) или длительного (НТ) охлаждения до 4°C

	Контроль	ДРОП	НТ
LMA, мг/см ²	2.93 ± 0.05 ^a	2.52 ± 0.11 ^a	3.12 ± 0.06 ^a
α , моль CO ₂ /моль квант	0.045 ± 0.003 ^a	0.052 ± 0.002 ^a	0.028 ± 0.003 ^b
СКП, мкмоль/(м ² с)	17.8 ± 3.5 ^a	18.8 ± 3.1 ^a	15.8 ± 4.6 ^a

Примечание. Измерения выполнены после окончания действия ДРОП или НТ при температуре листа 22°C. В пределах каждого параметра различные буквы указывают на достоверность различий средних значений при уровне значимости $P < 0.05$.

ции оксигеназной активности Рубиско [22] и связанными с этим изменениями в энергетическом обмене клеток.

В способности растений сохранять жизнеспособность в стрессовых условиях ключевую роль часто играет устойчивость фотосинтетического аппарата [2, 9]. В частности, повышение холодоустойчивости растений в процессе адаптации может достигаться в результате увеличения скорости ассимиляции CO_2 [9]. ДРОП-и НТ-воздействия повлияли на фотосинтетическую активность растений в условиях пониженной температуры, при этом увеличение скорости фотосинтеза было более выраженным при НТ (рис. 1а, 3а). Поскольку процессы дыхания и фотосинтеза различаются по способности к холодовой адаптации, доля дыхательных затрат от фотосинтеза может различаться у растений, выросших в тепле и холоде [26]. В отличие от ДРОП-воздействий, действие НТ вызывало изменение величины соотношения дыхания к фотосинтезу. Повышение величины R_d/A_g в варианте НТ при оптимальной температуре (рис. 3б) отражает, видимо, увеличение энергетических потребностей клеток, связанных с их реорганизацией и формированием адаптированной структуры. При низкой температуре, напротив, доля дыхательных затрат фотосинтезирующих клеток снижалась (рис. 3в), что может способствовать накоплению водорастворимых углеводов, необходимых для формирования устойчивой к низким температурам ультраструктуры клеток, органелл, мембран [3].

Как известно, низкие температуры могут вызывать определенные изменения в дыхательном метаболизме растений, например, изменения активности путей дыхания [6, 28]. Смена соотношений путей дыхательного метаболизма может происходить за счет увеличения доли альтернативного пути (АП) дыхания [18], что может рассматриваться как один из механизмов процесса адаптации [19] и повышения устойчивости дыхания растений к холоду. ДРОП-воздействия не повлияли на интенсивность СГК-чувствительного дыхания, которое косвенно отражает поток электронов по АП дыхания (рис. 4). НТ-воздействие повышало скорость дыхания листьев пшеницы за счет активизации АП, что согласуется с результатами, полученными О.И. Грабельных с соавт. [20]. При этом НТ не лимитировало СГК-устойчивое дыхание, основную долю которого составляет цитохромный путь дыхания, что, по-видимому, связано с необходимостью поддержания максимально возможной энергетической эффективности дыхания для обеспечения энергией всех процессов, осуществляемых в холоде. Вовлечение АП в дыхание пшеницы в этом случае могло способствовать поддержанию сбалансированных митохондриально-хлоропластных отношений, оптимального энергетического баланса и редокс-статуса кле-

ток, препятствуя накоплению избыточного количества активных форм кислорода [19, 20].

Таким образом, продолжительное действие низкой положительной температуры, в отличие от ее кратковременных ежесуточных понижений, оказывало модифицирующее действие на дыхание проростков озимой пшеницы. При этом адаптивные преобразования затрагивали в большей степени дыхание в темноте, чем на свету. Различия в изменении скорости дыхания и фотосинтеза в ответ на продолжительный рост растений при низкой температуре отражались на соотношении этих двух процессов. Вовлечение в дыхание альтернативного пути потока электронов проявилось при длительном пребывании проростков в условиях низкой температуры, но не при кратковременных ежесуточных понижениях температуры. Видимо, при ДРОП-воздействиях не происходит столь глубокой перестройки процесса дыхания и поэтому становится понятным, почему они не сказываются или сказываются незначительно на накоплении биомассы и развитии растений [29]. Высокая стабильность и эффективная регуляция процесса дыхания является важным фактором, благодаря которому растения, часто испытывающие в природных условиях понижения температуры, способны сохранять и поддерживать активную жизнедеятельность, которая в конечном итоге выражается в сохранении высокой продуктивности.

Работа выполнена в рамках государственного задания Карельского научного центра РАН (0218-2019-0074) и при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 14-04-00840а). В работе использовано оборудование Центра коллективного пользования ФИЦ “Карельский научный центр РАН”.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Теория и практика. Москва: Агрорус, 2008. 816 с.
2. Креславский В.Д., Карпентьер Р., Климов В.В., Мурата Н., Аллавердиев С.И. Молекулярные механизмы устойчивости фотосинтетического аппарата к стрессу // Биологические мембраны. 2007. Т. 24. С. 195.
3. Климов С.В. Адаптация растений к стрессам через изменение донорно-акцепторных отношений на разных уровнях структурной организации // Успехи соврем. биологии. 2008. Т. 128. С. 281.
4. Campbell C., Atkinson L., Zaragoza-Castells J., Lundmark M., Atkin O., Hurry V. Acclimation of photosynthesis and respiration is asynchronous in response to

- changes in temperature regardless of plant functional group // *New Phytol.* 2007. V. 176. P. 375.
5. Loveys B.R., Atkinson L.J., Sherlock D.J., Roberts R.L., Fitter A.H., Atkin O.K. Thermal acclimation of leaf and root respiration: an investigation comparing inherently fast- and slow-growing plant species // *Global Change Biology.* 2003. V. 9. P. 895.
 6. Atkin O.W., Tjoelker M.G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature // *TRENDS in Plant Science.* 2003. V. 8. P. 343.
 7. Головки Т.К. Дыхание растений. Санкт-Петербург: Наука, 1999. 229 с.
 8. Титов А.Ф., Акимов Т.В., Таланова В.В., Топчиева Л.В. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. Москва: Наука, 2006. 143 с.
 9. Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. 64-ое Тимирязевское чтение. М.: Наука, 2007. 54 с.
 10. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Шерудило Е.Г. Кратковременная гипотермия и растение. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2013. 194 с.
 11. Икконен Е.Н., Шибаева Т.Г., Титов А.Ф. Влияние кратковременных ежесуточных понижений температуры на соотношение дыхания и фотосинтеза у теплолюбивых растений // *Физиология растений.* 2018. Т. 65. С. 45.
 12. Шибаева 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. 266.
 13. Икконен Е.Н., Грабельных О.И., Шерудило Е.Г., Шибаева Т.Г. Устойчивое и чувствительное к салицил-гидроксамовой кислоте дыхание теплолюбивых растений в условиях кратковременных ежесуточных понижений температуры // *Физиология растений.* 2020. Т. 67. С. 67.
 14. Hurry V., Igamberdiev A.U., Keerbergh O., Pärnik T.R., Atkin O.K., Zaragoza-Castells J., Gardeström P. Respiration in photosynthetic cells: gas exchange components, interactions with photorespiration and the operation of mitochondria in the light // *Advances in Photosynthesis and Respiration*, H. Lambers, M. Ribas-Carbo (Eds.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 2005. P. 43.
 15. Гармаш Е.В. Митохондриальное дыхание фотосинтезирующей клетки // *Физиология растений.* 2016. Т. 63. С. 17.
 16. Zaragoza-Castells J., Sanchez-Gomez D., Valladares F., Hurry V., Atkin O.K. Does growth irradiance affect temperature dependence and thermal acclimation of leaf respiration? Insights from a Mediterranean tree with long-lived leaves // *Plant, Cell and Environment.* 2007. V. 30. P. 820.
 17. Atkin O.K., Scheurwater I., Pons T.L. High thermal acclimation potential of both photosynthesis and respiration in two lowland *Plantago* species in contrast to an alpine congeneric // *Global Change Biology.* 2006. V. 12. P. 500.
 18. Шугаев А.Г., Шугаева Н.А., Выхребенцева Э.И. Цианид- и ротенон-резистентное дыхание митохондрий корнеплода сахарной свеклы в ходе онтогенеза // *Физиология растений.* 2006. Т. 53. С. 503.
 19. Гармаш Е.В. Альтернативный путь дыхания в растениях: Регуляция и функции // *Известия Коми научного центра УрО РАН.* 2010. Выпуск 3. С. 26.
 20. Грабельных О.И., Побежимова Т.П., Корзун А.М., Возненко С.А., Королева Н.А., Павловская Н. С., Боровик О.А., Войников В.К. Участие цианид-резистентного дыхания в термогенерации и антиокислительной защите клетки в проростках озимой пшеницы при холодовом воздействии // *J. Stress Physiol. Biochem.* 2011. V. 7. P. 447.
 21. Kok B. A critical consideration of the quantum yield of *Chlorella*-photosynthesis // *Enzymologia.* 1948. V. 13. P. 1.
 22. Ayub G., Zaragoza-Castells J., Griffin K.L., Atkin O.K. Leaf respiration in darkness and in the light under pre-industrial, current and elevated atmospheric CO₂ concentrations // *Plant Science.* 2014. V. 226. P. 120.
 23. Гармаш Е.В., Головки Т.К. СО₂-газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* в условиях подзоны средней тайги европейского северо-востока. 1. Зависимость фотосинтеза и дыхания от внешних факторов // *Физиология растений.* 1997. Т. 44. С. 854.
 24. Буболо Л.С., Палеева Т.В., Кислюк И.М. Влияние температуры выращивания и кратковременной температурной акклимации на ультраструктуру клеток, фотосинтез и дыхание листьев *Tradescantia albiflora* (Commelinaceae) // *Ботанический журн.* 1988. Т. 73. С. 45.
 25. Семихатова О.А. Оценка адаптационной способности растения на основании исследований темнового дыхания // *Физиология растений.* 1998. Т. 45. С. 142.
 26. Gorsuch P.A., Pandey S., Atkin O.K. Temporal heterogeneity of cold acclimation phenotypes in *Arabidopsis* leaves // *Plant Cell Environ.* 2010. V. 33. P. 244.
 27. Ow L.F., Griffin K.L., Whitehead D., Walcroft A.S., Turnbull M.H. Thermal acclimation of leaf respiration but not photosynthesis in *Populus deltoids* × *nigra* // *New Phytologist.* 2008. V. 178. P. 123.
 28. Grabelnych O.I., Kolesnichenko A.V., Pobezhimova T.P., Tourchaninova V.V., Korzun A.M., Koroleva N.A., Zylova V.V., Voinikov V.K. The role of different plant seedling shoots mitochondrial uncoupling systems in thermogenesis during low-temperature stress // *Journal of Thermal Biology.* 2003. V. 28. P. 571.
 29. Шибаева Т.Г., Шерудило Е.Г., Титов А.Ф. Реакция растений *Cucumis sativus* L. на длительное постоянное и кратковременные ежесуточные воздействия низких температур // *Физиология растений.* 2018. Т. 65. С. 68.