



DOI: 10.26898/0370-8799-2019-3-4

УДК: 632.4.01/08:535.37

АДАПТИВНЫЕ РЕАКЦИИ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ, ДИФФЕРЕНЦИРУЮЩИЕ СОРТА ПРИ ГИПЕРТЕРМИИ

Гурова Т.А., Луговская О.С., Свежинцева Е.А.

Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий Российской академии наук
Новосибирская область, р.п. Краснообск, Россия

Для цитирования: Гурова Т.А., Луговская О.С., Свежинцева Е.А. Адаптивные реакции проростков пшеницы, дифференцирующие сорта при гипертермии // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2019. Т. 49. № 3. С. 31–40, DOI: 10.26898/0370-8799-2019-3-4

For citation: Gurova T.A., Lugovskaya O.S., Svezhintseva E.A. Adaptivnye reaktsii prorostkov pshenitsy, differentsiruyushchie sorta pri gipertermii [Adaptive reactions of wheat seedlings differentiating varieties under hyperthermia]. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaystvennoi nauki* [Siberian Herald of Agricultural Science], 2019, vol. 49, no. 3, pp. 31–40, DOI: 10.26898/0370-8799-2019-3-4

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

При создании сортов, адаптированных к температурным стрессовым факторам, необходима диагностика их устойчивости к данным факторам. Методы диагностики должны обладать высокой дифференцирующей способностью: достоверно разделять по устойчивости близкородственные объекты – сорта одной культуры, растения из одной сортовой популяции. Для обеспечения дифференцирующей способности метода оценку устойчивости сортов культуры необходимо проводить при одной и той же силе стрессовой нагрузки и режимах воздействия факторов, позволяющих ранжировать сорта. В модельных лабораторных вегетационных опытах оценены адаптивные реакции 10-суточных проростков трех сортов яровой пшеницы по изменению показателей роста, сырой и сухой биомассы, проницаемости клеточных мембран проростков при гипертермии (прогреве семян) для определения температуры, дифференцирующей сорта. Проростки выращивали в рулонной культуре на водопроводной воде в климакамере при заданных параметрах микроклимата. Перед

ADAPTIVE REACTIONS OF WHEAT SEEDLINGS DIFFERENTIATING VARIETIES UNDER HYPERTHERMIA

Gurova T.A., Lugovskaya O.S.,
Svezhintseva E.A.

Siberian Federal Scientific Centre
of Agro-BioTechnologies
of the Russian Academy of Sciences
Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia

When creating varieties, adapted to temperature stress factors, it is necessary to carry out diagnostics of their resistance to stress factors. Diagnostic methods should have high differentiating ability in reliably distinguishing the resistance of closely related objects, such as varieties from the same crop or plants from the same variety population. To ensure the differentiating ability of the method, the assessment of resistance diagnostics towards stress factors should be conducted with the same strength of stress load and modes of stress factors that would enable to range varieties. In model laboratory vegetation experiments, the adaptive reactions of 10-day-old seedlings of three varieties of spring wheat were assessed according to changes in growth rates, wet and dry biomass, and permeability of cell membranes of seedlings under hyperthermia (warming the seeds) with the purpose of identifying the temperature that differentiates varieties. The seedlings were grown in roll culture on tap water in a climate chamber with preset parameters of microclimate. Before that, the seeds were pre-heated in hot water in

этим проводили предварительный прогрев семян в горячей воде в термостате при температурах 30, 43 и 54° С. Проростки контрольного варианта культивировали в аналогичных условиях без прогрева семян. Обнаружена сортовая специфика формирования адаптивных реакций у проростков яровой пшеницы сортов Новосибирская 18, Новосибирская 44 и Омская 18 при гипертермии семян. Адаптация сортов к одинаковым температурным факторам формировалась различными путями, что может быть обусловлено наследственной природой растений. По полученным в исследованиях максимальным значениям коэффициентов вариации биофизического и биометрических показателей проростков установлено значение температуры 43 °С, которая является дифференцирующей при оценке адаптации сортов яровой пшеницы к повышенной температуре. Данная температура применена в экспериментах по исследованию реакции сортов пшеницы на раздельное и совместное действие хлоридного засоления, инфицирования проростков возбудителем обыкновенной корневой гнили злаков и гипертермии.

Ключевые слова: мягкая яровая пшеница, адаптация, гипертермия, температура, дифференцирующая сорта

thermostat at temperatures of 30, 43 и 54°C. The seedlings of control variety were cultivated in the same conditions without warming the seeds. The formation of adaptive reaction to hyperthermia of seeds differed across varieties of seedlings of spring wheat varieties Novosibirskaya 18, Novosibirskaya 44 and Omskaya 18. Adaptation of varieties to similar temperature factors formed in different ways, which can be explained by hereditary nature of plants. According to the results of the research, the maximum values of variation coefficient of biophysical and biometric indicators of seedlings was identified at the temperature of 43°C. This is the differentiating temperature in assessment of wheat crop varieties adaptation to the increased temperature. This temperature was applied in experiments to study the reaction of wheat varieties to separate and joint effects of chloride salinity, seed infection with common root rot and hyperthermia.

Keywords: spring common wheat, adaptation, hyperthermia, temperature differentiating varieties

ВВЕДЕНИЕ

Температура и ее флуктуации – один из наиболее значимых факторов внешней среды, лимитирующих рост, развитие и продуктивность растений [1, 2]. Как повышенные, так и пониженные температуры вызывают изменения структуры биополимеров, метаболических процессов в растительной клетке и при высокой напряженности приводят к повреждениям и гибели растений [3, 4]. По прогнозам, глобальные изменения климата, особенно повышение температуры, будут оказывать общее негативное влияние на рост и развитие растений, которое может привести к катастрофической потере урожая [1, 5, 6].

За три десятилетия (1980–2008) мировое производство пшеницы сократилось из-за теплового стресса на 3,8% и будет продолжать снижаться [6, 7]. Считается, что превышение оптимальной температуры для конкретного вида растений на 10–15 °С является стрессирующим фактором и вызывает в растениях цепь метаболических и физиологических процессов, направленных на повышение их устойчивости¹.

Многообразие погодных и климатических условий Сибири, отличающихся особенно резкими повышениями или понижениями температуры, требует создания и использования в производстве широкого спектра сортов, адаптированных к темпе-

¹Лебедева А.С. Влияние гипертермии и экзогенной гибберелловой кислоты на активность протеолитических и амилолитических ферментов в прорастающих семенах пшеницы: автореф. дис... канд. биол. наук. М.: ИФР РАН, 2010. 17 с.

ратурным стрессовым факторам^{2,3}. При создании сортов необходима диагностика их устойчивости к действующим стрессовым факторам, которая проводится с использованием прямых и косвенных методов [8–10].

Практическая ценность и возможность использования того или иного метода диагностики определяется тем, в какой мере он отвечает общим требованиям. Наиболее существенным из них наряду с прочими (достоверность оценки, количественный критерий учета, техническая (инструментальная) база метода, степень трудоемкости, длительность оценки и пропускная способность метода) является дифференцирующая способность метода⁴. Она определяется тем, насколько достоверно удастся разделить по устойчивости близкородственные объекты (сорта одной культуры, растения из одной сортовой популяции). Невозможность сортовой диагностики снижает пригодность метода в селекционных и растениеводческих работах. Для обеспечения дифференцирующей способности метода оценку устойчивости сортов культуры необходимо проводить при одной и той же силе стрессовой нагрузки и режимах воздействия факторов, позволяющих ранжировать сорта.

Цель исследования – оценить диапазон изменчивости показателей роста, биомассы, проницаемости клеточных мембран проростков мягкой яровой пшеницы при гипертермии для определения температуры, дифференцирующей сорта.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экспериментальная работа выполнена в лаборатории изучения физических процессов в агрофитоценозах Сибирского физико-технического института СФНЦА РАН. Исследования проводили в лабораторных условиях в вегетационных опытах на районированных сортах пшеницы: Омская 18 (селекции Омского НИИСХ); Новосибирская 44, Новосибирская 18 (селекции СибНИИРС – ИЦиГ СО РАН). Варианты опыта: а) контроль – семена без прогрева; б) прогрев семян при температуре 30 °С; в) при 43 °С; г) при 54 °С.

Семена предварительно стерилизовали 90%-м этиловым спиртом в течение 1 мин с последующим трехкратным промыванием дистиллированной водой. Прогрев семян проводили в течение 20 мин в горячей воде в термостате по методике ВИР (см. сноску 4). Затем семена подсушивали, раскладывали в чашки Петри с увлажненной фильтровальной бумагой и проращивали в термостате при температуре 21 °С в течение трех суток. Далее проростки выращивали в рулонной культуре на водопроводной воде в климакере «Биотрон-6» (разработка СибФТИ СФНЦА РАН) при фотопериоде «день – ночь» 16 и 8 ч соответственно, освещенности 20 000 и 0 лк («день – ночь»), температуре 22 и 18 °С («день – ночь»), влажности 60%.

Адаптивную реакцию 10-суточных проростков сортов пшеницы при действии повышенной температуры (прогрев семян) оценивали по комплексу следующих показателей: изменению проницаемости клеточных мембран по удельной электропроводности (УЭП) настояв листьев, линейным размерам и накоплению сырой и сухой биомассы ростков и корней проростков⁵.

²Программа работ селекцентра Сибирского НИИ растениеводства до 2030 года: вып. 3 / Сибирское региональное отделение Россельхозакадемии ГНУ СибНИИРС. Новосибирск. 2011. 141 с.

³Программа работ селекцентра Сибирского НИИ сельского хозяйства до 2030 года: вып. 3 / Сибирское региональное отделение Россельхозакадемии ГНУ СибНИИСХ. Омск. 2011. 141 с.

⁴Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям: метод. рекомендации / под ред. Г.В. Удовенко. Л., 1988. 228 с.

⁵Оценка стрессоустойчивости сортов зерновых культур кондуктометрическим методом: научно-методические рекомендации / Л.Н. Коробова, Т.А. Гурова Е.А. Голошапова, Н.С. Куцерубова, О.С. Луговская, В.В. Минеев. Новосибирск: СибФТИ СО РАН, 2010. 48 с.

В исследованиях использовали компьютерный лабораторный кондуктометр КЛ-С-К (ОАО «Сибпромприбор-Аналит», г. Барнаул) с программным обеспечением «Terminal RS323C» для регистрации и записи экспериментальных данных в персональный компьютер с пакетом программ Microsoft Office 2003/2010 (Excel, Word, Access)⁶ для систематизации, структурирования и хранения результатов экспериментальных исследований. Репрезентативная выборка – 200 проростков в каждом варианте опыта. Повторность опытов 4–6-кратная. Экспериментальные данные математически обрабатывали с помощью программы Statistica 6,0.

Ошибка среднего не превышала 3–5%. Проведено три серии экспериментов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Одно из характерных свойств адаптации растений – их способность противостоять действующему стрессовому фактору в условиях, когда воздействие фактора еще не вызывает необратимых повреждений, но приводит к формированию нового уровня гомеостаза. Чтобы сохранить жизнеспособность в условиях повышения температуры, растения обладают рядом адаптивных, избегающих или акклиматизирующих механизмов, включающих многочисленные физиологические, биохимические и молекулярные реакции, чувствительные к гипертермии [11, 12]. Отклик растений на тепловой стресс варьирует в значительных пределах в зависимости от степени напряженности стрессора, его продолжительности, а также от вида растения.

Важная составляющая методики оценки адаптации сортов при стрессовых температурных воздействиях – выбор дифференцирующей концентрации стрессового фактора, которая обеспечивает проявление значимого влияния стрессора на исследуемые геноти-

пы. Ранее установлено, что закаливающий эффект для пшеницы проявляется при температуре 30 °С, температура 43 °С приводит к повреждениям [13], а температура 54 °С используется для дифференциации сортов по устойчивости (см. сноску 4).

В наших исследованиях для определения температуры, дифференцирующей сорта при гипертермии, оценивали диапазон изменчивости показателей роста, биомассы, проницаемости клеточных мембран проростков яровой пшеницы после воздействия на семена повышенных температур 30, 43 и 54 °С. Применение в качестве диагностического показателя изменения проницаемости клеточных мембран обусловлено тем, что она определяет стабильность тканей, клеток и клеточных органелл и характеризует статическую генетически обусловленную потенциальную устойчивость генотипа при стрессовых воздействиях на клеточном уровне. Нарушение проницаемости клеточных мембран определяется кондуктометрическим методом по выходу электролитов из растительных тканей [14, 15].

Известно, что наиболее эффективная организменная адаптация к длительно действующим стрессовым факторам осуществляется через новообразование более устойчивых к стрессу клеток и органов в процессе роста. Ростовые реакции, очевидно, являются интегрирующими при определении адаптации растений к стрессовым условиям [16, 17].

Изменения ростовых показателей и удельной электропроводности клеточных мембран проростков трех сортов яровой пшеницы при действии повышенных температур (прогрев семян) представлены в табл. 1. Установлено, что данные температуры вызывали разнонаправленные изменения теплоустойчивости проростков сортов пшеницы – от увеличения до значительного снижения или отсутствия изменений по сравнению с контролем.

⁶Гурова Т.А., Денисюк С.Г., Луговская О.С., Свежинцева Е.А., Минеев В.В. Методические положения ранней диагностики устойчивости сортов яровой пшеницы и ячменя к совокупному действию стрессоров. Новосибирск: СФНЦА РАН, 2017. 62 с.

Табл. 1. Влияние повышенной температуры (прогрев семян) на показатели проростков сортов яровой пшеницы ($M \pm m$)
Table 1. The effect of increased temperature (warming of seeds) on seedlings of spring wheat varieties ($M \pm m$)

Вариант	Удельная электропроводность, См/м	Длина (на одно растение), мм			Сырая биомасса (на одно растение), мг			Сухая биомасса (на одно растение), мг		
		ростков	корней	проростков	ростков	корней	проростков	ростков	корней	проростков
Новосибирская 44										
Контроль	2,1 ± 0,2	16,4 ± 0,4	7,8 ± 0,1	24,2 ± 0,5	97,5 ± 1,5	63,5 ± 1,5	161,0 ± 2,5	15,0 ± 0,5	5,5 ± 5,0	20,5 ± 0,5
30 °С	2,1 ± 0,1	16,3 ± 1,1	5,9 ± 0,7*	22,2 ± 1,7	84,0 ± 2,0*	47,5 ± 4,5*	131,5±4,0*	14,0 ± 1,0	4,5 ± 4,0*	18,5 ± 2,0
43 °С	2,6 ± 0,3*	15,2 ± 2,3	5,8 ± 0,3*	21,0 ± 2,6*	80,0 ± 1,2*	38,5 ± 3,5*	118,5±2,1*	11,5 ± 2,5*	4,0 ± 1,0*	15,5 ± 3,0*
54 °С	1,8 ± 0,4*	15,7 ± 0,2	8,6 ± 0,1*	24,3 ± 0,5	91,5 ± 0,5	66,5 ± 1,5	158,0 ± 2,5	13,0 ± 1,0*	6,5 ± 0,5*	19,5 ± 0,5
Новосибирская 18										
Контроль	2,4 ± 0,4	13,1 ± 0	9,5 ± 0,5	22,6 ± 0,5	65,0 ± 3,0	45,0 ± 5,0	110,0 ± 4,0	11,0 ± 1,0	4,5 ± 0,5	15,5 ± 0,5
30 °С	2,2 ± 0,3	16,3 ± 0,1*	10,9 ± 0,1	27,2 ± 0,1	75,0 ± 2,0*	64,0 ± 0*	139,0 ± 3,5*	13,0 ± 1,0*	6,0 ± 0,4*	19,0 ± 1,0*
43 °С	2,8 ± 0,5*	17,3 ± 0,3*	8,9 ± 1,4*	26,2 ± 1,2	76,0 ± 0,9*	43,0 ± 4,0	119,0 ± 3,0	11,5 ± 0,5	4,5 ± 0,5	16,0 ± 1,0
54 °С	2,5 ± 0,1	14,5 ± 0,4*	5,7±0,7*	20,2 ± 1,1	68,0 ± 0,8	31,5 ± 0,5*	99,5 ± 0,5	11,0 ± 0	3,0 ± 0,3*	14,0 ± 0,5
Омская 18										
Контроль	2,9 ± 0	16,4 ± 0,2	10,8 ± 0,4	27,2 ± 0,6	93,0 ± 2,3	79,0 ± 2,0	172,0 ± 2,7	15,2 ± 1,1	7,8 ± 1,5	23,0 ± 0,5
30 °С	2,5 ± 0,2*	17,8 ± 0,1	11,9 ± 0,1	29,7 ± 0,2	100,0 ± 2,2	91,0 ± 1,7*	191,0 ± 2,5	17,4 ± 1,0*	9,3 ± 0,8*	26,7 ± 1,4*
43 °С	2,6 ± 0,1*	16,8 ± 1,3	12,0 ± 1,3	28,8 ± 1,1	93,0 ± 3,1	93,0 ± 2,5*	186,0 ± 3,7	16,7 ± 0,7	9,4 ± 0,5*	26,1 ± 1,5
54 °С	2,4 ± 0,3	13,9 ± 0,4*	10,3 ± 0,6	24,2 ± 1,0	75,0 ± 2,1*	73,0 ± 1,5	148,0 ± 1,5*	12,5 ± 1,8*	6,9 ± 0,9*	19,4 ± 1,6*

*Различия с контролем достоверны на 5%-м уровне значимости.

У сорта Новосибирская 44 при температурах 30 и 43 °С наблюдали достоверное нарастание ингибирования ростовых процессов, накопления сырой и сухой биомассы, увеличение УЭП по сравнению с контролем. При действии на семена температуры 54 °С отмечено повышение теплоустойчивости проростков. Выражалось это в недостоверных изменениях по сравнению с контролем всех показателей проростков, кроме УЭП и сухой биомассы (достоверные изменения на 14,3 и 18,2% соответственно). Аналогичная тенденция по возрастанию теплоустойчивости у растений при действии температур, близких к повреждающим, отмечена в работах В.Я. Александрова [13]. У сорта Новосибирская 18 наблюдали формирование адаптивной реакции к стрессу, выраженной при действии температуры 30 °С на семена. Происходили стимуляция роста, накопления сухой и сырой биомассы и снижение УЭП – достоверные изменения от 14,7% (длина корней) до 42,2% (сырая биомасса корней) по сравнению с контролем. С нарастанием температуры до 43 °С адаптивная реакция была наиболее выражена только у показателей длины ростков, проростка, сырой биомассы и УЭП (32,1; 15,9; 16,9 и 16,7% соответственно). У остальных показателей – недостоверные изменения по сравнению с контролем. При действии на семена температуры 54 °С отмечено значительное снижение теплоустойчивости корневой системы проростков – достоверное ингибирование длины, сырой и сухой биомассы корней на 40, 30 и 33% соответственно. У сорта Омская 18 защитно-адаптивная реакция к прогреву семян при температуре 30 °С выражена как достоверное увеличение накопления сырой биомассы корней (15,2%), сухой биомассы ростков, корней, проростка и снижении УЭП (14,5; 19,2; 16,1 и 13,8% соответственно) по сравнению с контро-

лем. При прогреве семян при температуре 43 °С она аналогично выражена как достоверное увеличение сырой биомассы корней, сухой биомассы корней, проростка и снижение УЭП (17,8; 20,5; 13,5; 17,2% соответственно). У остальных показателей – недостоверные изменения по сравнению с контролем. При действии на семена температуры 54 °С установлено проявление ингибирующего действия температурного стрессора на рост проростков – достоверное уменьшение длины ростка, сырой и сухой биомассы ростков и проростков на 15,2; 19,4; 14,0; 17,8 и 15,7% соответственно. Таким образом, при действии повышенных температур (прогрев семян) наблюдается сортовая специфика формирования адаптивных реакций:

- нарастание ингибирования ростовых процессов, накопления сырой и сухой биомассы, увеличение УЭП при повышении температуры прогрева семян от 30 до 43 °С, затем формирование адаптации при действии температуры 54 °С у проростков сорта Новосибирская 44;

- закаливающий эффект у пшеницы сорта Новосибирская 18 при действии температуры 30 °С, заключающийся в стимуляции роста, увеличении накопления сухой и сырой биомассы и снижении УЭП с последующим снижением адаптационной способности при дальнейшем повышении температуры (см. рисунок).

У сорта Омская 18 закаливающий эффект при прогреве семян до 30 и 43 °С заключался в стимуляции накопления сырой биомассы корней, сухой биомассы ростков, корней и проростка, снижении УЭП. При температуре прогрева 54 °С происходило снижение адаптационной способности проростков. Полученные результаты свидетельствуют о том, что адаптация сортов к одинаковым температурным факторам формируется различными путями и может быть обусловлена наследственной природой растений.



Табл. 2. Коэффициенты вариации параметров сортов пшеницы при температурном воздействии (прогрев семян), среднее по трем сортам, %**Table 2.** Variation coefficients of parameters of wheat varieties under temperature exposure (warming of seeds), average for three varieties, %

Показатель	Контроль (без прогрева)	Температура прогрева, °С		
		30	43	54
Длина ростков	1,7	5	11,7	2,9
Длина корней	4,4	8	14,1	9
Длина проростков	2,9	5,5	11,7	5
Сырая биомасса ростков	6,5	5,4	10,5	0,4
Сырая биомасса корней	9,5	8,2	25,0	2,7
Сырая биомасса проростков	6,1	4	16,1	1,5
Сухая биомасса ростков	6,5	10,5	18,4	5,5
Сухая биомасса корней	7,9	7,9	25,6	5,5
Сухая биомасса проростков	3,9	11,2	17,7	4,3
Удельная электропроводность	3,5	5,3	6,9	5,4
Среднее по параметрам	5,3	7,1	15,8	4,2

Для определения информативности анализируемых показателей с целью оценки адаптивных реакций и устойчивости сортов использовали коэффициент вариации. Высокий коэффициент вариации результатов показывает разнородность образцов, оцениваемых по исследуемому признаку.

При действии температуры 54 °С коэффициенты вариации показателей роста, накопления биомассы и УЭП уменьшаются, что свидетельствует о сглаживании сортовых различий при более высоком уровне гипертермии (см. табл. 2).

В условиях проведенных экспериментов максимальные значения коэффициентов вариации биофизического и биометрических показателей, особенно сырой и сухой биомассы, наблюдали при прогреве семян температурой 43 °С. Это дает возможность использовать данную температуру в качестве дифференцирующей для исследования адаптивных реакций и устойчивости сортов яровой пшеницы на стадии проростков. Данная температура была применена нами в экспериментах по исследованию адаптивных реакций сортов пшеницы на раздельное и совместное действие хлоридного засоления, инфицирования проростков возбудителем обыкновенной корневой

гнили злаков и гипертермии с последующим ранжированием сортов по устойчивости к стрессорам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях проведенного эксперимента обнаружена сортовая специфика формирования адаптивных реакций у проростков яровой пшеницы сортов Новосибирская 18, Новосибирская 44 и Омская 18 при гипертермии семян (30, 43 и 54 °С). Адаптация сортов к одинаковым температурным факторам формируется различными путями, что может быть обусловлено наследственной природой растений.

По полученным в исследованиях максимальным значениям коэффициентов вариации биофизического и биометрических показателей проростков установлено значение температуры 43 °С. Она является дифференцирующей при оценке адаптации исследуемых сортов яровой пшеницы к повышенной температуре. Это дает возможность применять ее в экспериментах по оценке стрессоустойчивости сортов при раздельном и совместном действии хлоридного засоления, инфицирования проростков возбудителем обыкновенной корневой гнили злаков и гипертермии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Kaur Gurpreet Goraya, Kaur Balraj, Asthir Bavita, Bala Shashi, Kaur Gurpreet and Farooq Muhammad. Rapid Injuries of High Temperature in Plants // *Journal of Plant Biology*. 2017. Vol. 60, P. 298–305. DOI: 10.1007/s12374-016-0365-0.
2. Parvaiz Ahmad, M.N.V. Prasad. Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change. New York: Springer. 2012. P. 297–324.
3. Hatfield Jerry L., Prueger John H. Temperature extremes: Effect on plant growth and development // *Weather and Climate Extremes*. 2015. Vol. 10. P. 4–10.
4. Титов А.Ф., Таланова В.В. Локальное действие высоких и низких температур на растения. Петрозаводск: КарНЦ, 2011. 166 с.
5. Barlow K.M., Christy B.P., O'Leary G.J., Riffkin P.A., Nuttall J.G. Simulating the impact of extreme heat and frost events on wheat crop production // *Field Crops Research*. 2015. Vol. 171 (1). P. 109–119.
6. Hatfield J.L., Ziska L.H., Boote K.J., Izaurralde R.C., Kimball B.A., Ort D., Thomson A.M., Wolfe D.W. Climate impacts on agriculture: implications for crop production // *Agronomy Journal*. 2011. Vol. 103. P. 351–370. DOI: 10.2134/agronj2010.0303.
7. Lobell D.B., Schlenker W., Costa-Roberts J. Climate Trends and Global Crop Production Since 1980 // *Science*. 2011. Vol. 333. P. 616–620.
8. Карманенко Н.М. Адаптация зерновых культур к стрессовым факторам: монография. М.: Издательство ВНИИА, 2014. 160 с.
9. Полонский В.И. Оценка функционального состояния растений: продукционные, селекционные и экологические аспекты: монография. Красноярск: Издательство Красноярского государственного аграрного университета, 2014. 408 с.
10. Марченкова Л.А., Давыдова Н.В., Чайдарь Р.Ф., Орлова Т.Г., Казаченко А.О., Грачева А.В., Широколава А.В. Оценка адаптивности сортов и линий яровой пшеницы на фоне искусственно моделируемых стрессов // *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. 2017. № 5 (151). С. 9–15.
11. Hasanuzzaman Mirza, Nahar Kamrun, Alam Md. Mahabub, Roychowdhury Rajib Physiological, Biochemical, and Molecular Mechanisms of Heat Stress Tolerance in Plants // *International Journal of Molecular Sciences*. 2013. Vol. 14 (5). P. 9643–9684. DOI: 10.3390/ijms14059643.
12. Zandalinas Sara I., Mittler Ron, Balfagyna Damián, Arbona Vicent and Gmez-Cadenas. Aurelio Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures // *Physiologia Plantarum*. 2017. Vol. 162 (1). P. 2–12. DOI: 10.1111/ppl.12540.
13. Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений: монография. М.: Наука. 1982. 280 с.
14. Demidchik V., Straltsova D., Medvedev S.S., Pozhvanov G.A., Sokolik A., Yurin V. Stress – induced electrolyte leakage: the role of K⁺ permeable channels and involvement in programmed cell death and metabolic adjustment // *Journal of Experimental Botany*. 2014. Vol. 65 (5). P. 1259–1270. DOI: 10.1093/jxb/eru 004.
15. Хохлова Л.П., Валиулина Р.Н., Мудер Д.Р., Акберова Н.И. Термостабильность мембран и экспрессия генов низкомолекулярных белков теплового шока при действии на растения повышенных температур и водного дефицита // *Биологические мембраны*. 2015. Т. 33. № 1. С. 59–71.
16. Li B.I., Gao K.I., Ren H.I., Tang W.I. Molecular mechanisms governing plant responses to high temperatures // *Journal of Integrative Plant Biology*. 2018. Vol. 60 (9). P. 757–779. DOI: org/10.1111/jipb.12701.
17. Зобова Н.В., Коньшева Е.Н. Использование биотехнологических методов в повышении соле- и кислотоустойчивости ярового ячменя: монография. Новосибирск: СО РАНХ; КНИИСХ, 2007. 124 с.

REFERENCES

1. Kaur Gurpreet Goraya, Kaur Balraj, Asthir Bavita, Bala Shashi, Kaur Gurpreet and Farooq Muhammad. Rapid Injuries of High Temperature in Plants. *Journal of Plant Biology*, 2017, vol. 60, pp. 298–305. DOI: 10.1007/s12374-016-0365-0.
2. Parvaiz Ahmad, M.N.V. Prasad. Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change. New York: Springer, 2012, pp. 297–324.
3. Hatfield Jerry L., Prueger John H. Temperature extremes: Effect on plant growth and development. *Weather and Climate Extremes*, 2015, vol. 10, pp. 4–10.
4. Titov A.F., Talanova V.V. Lokal'noe deistvie vysokikh i nizkikh temperatur na rasteniya [Local effect of high and low temperatures on plants]. Petrozavodsk: KarNTs Publ., 2011. 166 p. (In Russian).
5. Barlow K.M., Christy B.P., O'Leary G.J., Riffkin P.A., Nuttall J.G. Simulating the im-

- pact of extreme heat and frost events on wheat crop production. *Field Crops Research*, 2015, vol. 171 (1), pp. 109–119.
6. Hatfield J.L., Ziska L.H., Boote K.J., Izaurralde R.C., Kimball B.A., Ort D., Thomson A.M., Wolfe D.W. Climate impacts on agriculture: implications for crop production. *Agronomy Journal*, 2011, vol. 103, pp. 351–370. DOI: 10.2134/agronj2010.0303.
 7. Lobell D.B., Schlenker W., Costa-Roberts J. Climate Trends and Global Crop Production Since 1980. *Science*, 2011, vol. 333, pp. 616–620.
 8. Karmanenko N.M. *Adaptatsiya zernovykh kul'tur k stressovym faktoram* [Adaptation of crops to stress factors]. M.: VNIIA Publ., 2014. 160 p. (In Russian).
 9. Polonskii V.I. *Otsenka funktsional'nogo sostoyaniya rastenii: produktsionnye, selektsionnye i ekologicheskie aspekty* [Evaluation of the functional state of plants: production, selection and environmental aspects]. Krasnoyarsk: Izdatel'stvo Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta [Publishing House of the Krasnoyarsk State Agrarian University], 2014, 408 p. (In Russian).
 10. Marchenkova L.A., Davydova N.V., Chaidar' R.F., Orlova T.G., Kazachenko A.O., Gracheva A.V., Shirokolava A.V. Otsenka adaptivnosti sortov i linii yarovoi pshenitsy na fone iskusstvenno modeliruemykh stressov [Evaluation of the adaptability of varieties and lines of spring wheat against the background of artificially simulated stresses]. *Vestnik Altaiskogo gosagrouniversiteta*. [Bulletin of Altai State Agrarian University] 2017, no. 5 (151), pp. 9–15. (In Russian).
 11. Hasanuzzaman Mirza, Nahar Kamrun, Alam Md. Mahabub, Roychowdhury Rajib. Physiological, Biochemical, and Molecular Mechanisms of Heat Stress Tolerance in Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013, vol. 14 (5). pp. 9643–9684. DOI: 103390/ijms14059643.
 12. Zandalinas Sara I., Mittlerb Ron, Balfagyna Dami n, Arbonaa Vicent, Gymeza-Cadenas. Aurelio Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures. *Physiologia Plantarum*, 2017, vol. 162(1), pp. 2–12. DOI: 10.1111/ppl.12540.
 13. Genkel' P.A. *Fiziologiya zhara- i zasukhovostoi chivosti rastenii* [Physiology of heat and drought resistance of plants]. M.: Nauka [Nauka Publ.], 1982, 280 p. (In Russian).
 14. Demidchik V., Straltsova D., Medvedev S. S., Pozhvanov G.A., Sokolik A., Yurin V. Stress – induced electrolyte leakage: the role of K[±] permeable channels and involvement in programmed cell death and metabolic adjustment. *Journal of Experimental Botany*, 2014, vol. 65 (5). p. 1259–1270. DOI: 10.1093/jxb/eru 004.
 15. Khokhlova L.P., Valiulina R.N., Mider D.R., Akberova N.I. Termostabil'nost' membran i ekspressiya genov nizkomolekulyarnykh belkov teplovogo shoka pri deistvii na rasteniya povyshennykh temperatur i vodnogo defitsita [Thermal stability of membranes and gene expression of low molecular weight heat shock proteins when exposed to plants at elevated temperatures and water deficiency]. *Biological membranes* [Biological membranes], 2015, vol. 33, no. 1. pp. 59–71. (In Russian).
 16. Li B.I., Gao K.I., Ren H.I., Tang W.I. Molecular mechanisms governing plant responses to high temperatures. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018, vol. 60(9), pp. 757–779. DOI: org/10.1111/jipb.12701.
 17. Zobova N.V., Konysheva E.N. *Ispol'zovanie biotekhnologicheskikh metodov v povyshenii sole-i kisloutoistoichivosti yarovogo yachmenya* [The use of biotechnological methods in increasing the salt and acid resistance of spring barley] Novosibirsk: SO RASKhN. KNIISKH Publ., 2007. 124 p. (In Russian).

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

✉ **Гурова Т.А.**, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующая лабораторией; **адрес для переписки:** Россия, 630501, Новосибирская область, р.п. Краснообск, СФНЦА РАН, а/я 463; e-mail: guro-tamara@yandex.ru

Луговская О.С., научный сотрудник

Свежинцева Е.А., младший научный сотрудник

AUTHOR INFORMATION

✉ **Gurova T.A.**, Candidate of Science in Agriculture, Laboratory Head; **address:** PO Box 463, SFSCA RAS, Krasnoobsk, Novosibirsk Region, 630501, Russia; e-mail: guro-tamara@yandex.ru

Lugovskaya O.S., Researcher

Svezhintseva E.A., Junior Researcher

Дата поступления статьи 27.04.2019
Received by the editors 27.04.2019