

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ МЕТИЛЖАСМОНАТА НА ПРОЦЕСС ХОЛОДОВОЙ АДАПТАЦИИ ПШЕНИЦЫ

Е. С. Холопцева, А. А. Игнатенко, **В. В. Таланова**, А. Ф. Титов

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,
Петрозаводск, Россия

Исследовали влияние метилжасмоната (МЖ) на морозоустойчивость, фотосинтетическую и дыхательную активность, водный обмен растений пшеницы (*Triticum aestivum* L.) подвергнутых действию низкой закаливающей температуры (4 °С). Установлено, что в условиях закаливания под влиянием МЖ наблюдается больший прирост морозоустойчивости растений, чем без него, усиливается накопление сухой биомассы побегов и корней. Кроме того, предобработка проростков МЖ способствовала поддержанию более высокой интенсивности нетто-фотосинтеза и транспирации, а также увеличивала устьичную проводимость в период закаливания. В присутствии МЖ отмечено повышение интенсивности темнового дыхания, что приводило к росту величины соотношения дыхания и истинного фотосинтеза (Rd/Pg). На основании полученных результатов сделан вывод о положительном влиянии МЖ на процесс холодной адаптации растений пшеницы, которое обусловлено его регулирующим воздействием на основные физиологические процессы.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L.; метилжасмонат; морозоустойчивость; фотосинтез; устьичная проводимость; транспирация; рост.

E. S. Kholoptseva, A. A. Ignatenko, **V. V. Talanova, A. F. Titov. METHYL JASMONATE EFFECT ON THE PROCESS OF COLD ADAPTATION IN WHEAT**

The effect of methyl jasmonate (MeJA) on frost resistance, photosynthetic and respiratory activity, and water metabolism in wheat plants (*Triticum aestivum* L.) exposed to a low hardening temperature (4 °C) was studied. It was found that under hardening conditions, treatment with MeJA led to a greater increase in the plants' frost resistance than without it, and also augmented dry shoot and root biomass gain. In addition, pretreatment with MeJA helped the seedlings maintain a higher rate of net photosynthesis and transpiration, and increased stomatal conductance during the hardening period. Also, the rate of dark respiration was observed to rise in the presence of MeJA, leading an increase in the ratio of respiration to gross photosynthesis (Rd/Pg). Based on the obtained results, it was concluded that MeJA had a positive effect on the cold adaptation of wheat plants, which is due to its regulatory effect on the main physiological processes.

Keywords: *Triticum aestivum* L.; methyl jasmonate; frost resistance; photosynthesis; stomatal conductance; transpiration; growth.

Введение

Жасмоновую кислоту (ЖАК) и ее производные, в том числе метиловый эфир ЖАК (МЖ), относят к физиологически активным соединениям, которые обнаружены практически во всех органах растений и участвуют в процессах их роста и развития [Kazan, 2015; Ahmad et al., 2016; Huang et al., 2017]. Наряду с этим жасмонаты являются одним из звеньев защитной системы растений, обеспечивающей поддержание их жизнедеятельности в неблагоприятных условиях. Например, хорошо известно, что они играют ключевую роль в повышении устойчивости растений к патогенам и вредителям, вызывающим механические повреждения их тканей [Васюкова и др., 2009; Ahmad et al., 2016]. Показано также, что экзогенная ЖАК или ее производные способны повышать устойчивость растений не только к биотическим, но и к абиотическим стресс-факторам [Kazan, 2015; Shahzad et al., 2015; Huang et al., 2017]. В частности, имеются данные о позитивном влиянии экзогенных жасмонатов на устойчивость растений к патогену *Phytophthora infestans* [Максимов и др., 2011], солевому стрессу [Ефимова и др., 2019], засухе [Ma et al., 2014], UV-B облучению [Quan et al., 2018] и тяжелым металлам [Sharma et al., 2013]. При этом установлено, что защитное действие этих веществ связано со стабилизацией основных физиологических процессов, включая рост, фотосинтез, дыхание, водный обмен и др.

Что касается участия жасмонатов в реакции растений на действие низких температур, то таких данных в литературе относительно немного. Показано, в частности, что под влиянием ЖАК и ее производных снижается негативный эффект холодостресса на растения арабидопсиса [Hu et al., 2013], гороха [Shahzad et al., 2015], кукурузы [Battal et al., 2008], огурца [Li et al., 2012] и перца [Moradmand et al., 2015], благодаря их участию в поддержании основных физиологических процессов, гормонального баланса, сохранении нативной ультраструктуры клеток, активизации работы антиоксидантной системы и др. При этом стоит подчеркнуть, что положительная роль жасмонатов в холодоустойчивости растений продемонстрирована главным образом на плодах [Aghdam, Vodbodak, 2013]. Тогда как их участие в процессе низкотемпературной адаптации интактных растений практически не изучено. Более того, единичны сведения о регуляции ЖАК и ее производными важнейших физиологических процессов – фотосинтеза, дыхания и роста, играющих ключевую роль в приспособлении

растений к неблагоприятным температурным условиям [Moradmand et al., 2015; Shahzad et al., 2015].

Учитывая вышесказанное, целью данного исследования явилось изучение способности экзогенного МЖ создавать через регуляцию основных физиологических процессов более благоприятные условия для холодовой адаптации растений пшеницы.

Материалы и методы

Опыты проводили с проростками озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 39, выращенными в рулонах фильтровальной бумаги на модифицированном питательном растворе Кнопа с добавлением микроэлементов при факторостатных условиях: температуре воздуха 22 °С, его относительной влажности 60–70 %, освещенности ФАР 180 мкмоль/(м² с) и фотопериоде 14 ч. По достижении недельного возраста проростки опытного варианта помещали на раствор МЖ (1 мкМ) и выдерживали на нем в течение 1 сут при 22 °С. Затем растения помещали на 7 сут в холодовую камеру (4 °С) на питательный раствор с МЖ или без него. Контрольными считали растения недельного возраста, которые не подвергались обработке МЖ и находились в течение всего эксперимента при 22 °С. Выбор концентрации МЖ (1 мкМ) основан на результатах предварительных экспериментов [Игнатенко, 2019].

О морозоустойчивости проростков судили по температуре (ЛТ₅₀, °С), вызывающей гибель 50 % палисадных клеток паренхимы листовых высеков после их тестирующего 5-минутного промораживания в термоэлектрическом микрохолодильнике ТЖР-02/-20 («Интерм», Россия) при последовательном снижении температуры с интервалом 0,4 °С [Балагурова и др., 1982]. Жизнеспособность клеток после промораживания определяли с помощью светового микроскопа (ЛОМО, Россия) по деструкции хлоропластов и коагуляции цитоплазмы.

Накопление сырой и сухой биомассы проростков анализировали в соответствии с общепринятой методикой [Рогожин, Рогожина, 2013].

Показатели CO₂- и водного обмена анализировали с помощью портативной системы для исследования CO₂-газообмена и водяных паров HCM-1000 (Walz, Германия), соединенной с листовой камерой при контролируемых условиях освещенности, температуры и влажности воздуха. Измерения интенсивности нетто-фотосинтеза, устьичной проводимости и транспи-

рации проводили на свету. Темновое дыхание листьев определяли по скорости CO_2 -газообмена после 30-минутного выдерживания растений в темноте. Рассчитывали отношение темнового дыхания к истинному фотосинтезу (R_d/P_g). Величина истинного фотосинтеза определялась как сумма интенсивности видимого фотосинтеза (P_n) и темнового дыхания (R_d) [Рахманкулова, 2002].

Биологическая повторность в пределах каждого варианта опыта составляла для разных показателей от 5 до 10 растений. Весь опыт повторяли трижды. Статистическую значимость различий между средними оценивали на основании t -критерия Стьюдента. В статье обсуждаются величины, статистически различающиеся при $p < 0,05$.

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты

Анализ морозоустойчивости растений пшеницы показал, что под влиянием температуры 4°C она постепенно увеличивалась и к концу опыта (7 сут) превышала исходный уровень примерно в 1,5 раза (рис. 1). Что касается проростков, обработанных МЖ, их морозоустойчивость повышалась еще до начала низкотемпературного воздействия (при 22°C), а в услови-

ях действия температуры 4°C она была выше, чем в варианте закаливания без МЖ (рис. 1).

Накопление сырой (табл. 1) и сухой (табл. 2) биомассы побегов и корней растений пшеницы при действии температуры 4°C первоначально тормозилось, но в дальнейшем (3–7 сут) возобновлялось. Под влиянием МЖ накопление сырой биомассы побегов и корней пшеницы в условиях холодного закаливания усиливалось (табл. 1). В частности, на 7-е сутки опыта сырая биомасса корней у необработанных проростков относительно исходного уровня повышалась на 15 %, тогда как в варианте с МЖ – на 24 % (табл. 1).

Вместе с тем у проростков, обработанных МЖ, в условиях действия температуры 4°C несколько увеличивалось накопление сухой биомассы побегов и корней (табл. 2). Так, например, на 7-е сутки опыта сухая биомасса побегов и корней у необработанных растений относительно исходного уровня увеличилась на 42 и 29 % соответственно, а в присутствии МЖ – на 47 % и у побегов, и у корней пшеницы (табл. 2).

Оценка интенсивности фотосинтеза показала, что уже через 1 сутки от начала действия температуры 4°C происходит ее значительное (примерно в 2 раза относительно контроля) снижение (рис. 2). Причем уменьшение данного показателя отмечено в обоих вариантах (с МЖ и без МЖ). С увеличением продолжительности низкотемпературного воздействия интенсивность нетто-фотосинтеза у необрабо-

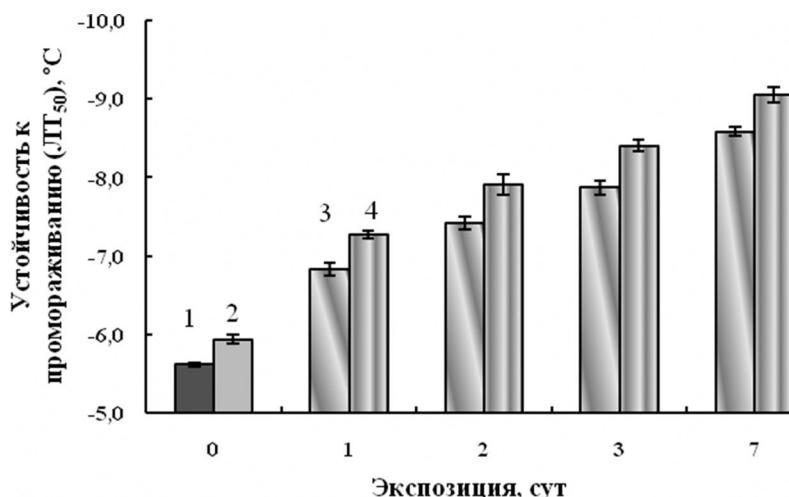


Рис. 1. Устойчивость клеток листа пшеницы к промораживанию при действии МЖ (1 мкМ) и температуры 4°C .

Здесь и на рис. 2–4: 1 – 22°C , 2 – $22^\circ\text{C}+\text{МЖ}$, 3 – 4°C , 4 – $4^\circ\text{C}+\text{МЖ}$

Fig. 1. Tolerance of wheat leaf cells to freezing under the action of MeJA (1 μM) and a temperature of 4°C .

Here and in Fig. 2–4: 1 – 22°C , 2 – $22^\circ\text{C}+\text{MeJA}$, 3 – 4°C , 4 – $4^\circ\text{C}+\text{MeJA}$

Таблица 1. Сырая биомасса побегов и корней пшеницы при действии МЖ (1 мкМ) и температуры 4 °С

Table 1. The fresh biomass of wheat shoots and roots under the action of MeJA (1 μM) and a temperature of 4 °C

Экспозиция, сут Exposition, days	Сырая биомасса побегов, мг Fresh biomass of shoots, mg		Сырая биомасса корней, мг Fresh biomass of roots, mg	
	4 °C	4 °C+МЖ 4 °C+MeJA	4 °C	4 °C+МЖ 4 °C+MeJA
0	140,6 ± 3,3	149,6 ± 2,5*	51,7 ± 2,0	52,7 ± 1,5
1	144,9 ± 3,2	152,9 ± 4,4	53,8 ± 2,0	55,7 ± 2,7
2	145,9 ± 3,0	161,9 ± 4,8*	55,3 ± 2,0	58,1 ± 4,4
3	152,0 ± 3,0	164,3 ± 4,9*	57,9 ± 2,0	60,2 ± 2,5
7	164,4 ± 3,6	176,9 ± 5,3	59,5 ± 1,9	65,5 ± 1,8*

Примечание. Здесь и в табл. 2: * – отличия между вариантами 4 °С и 4 °С+МЖ статистически значимы при p < 0,05.

Note. Here and in Tab. 2: * – differences between options 4 °C and 4 °C+MJ are statistically significant at p < 0,05.

Таблица 2. Сухая биомасса побегов и корней пшеницы при действии МЖ (1 мкМ) и температуры 4 °С

Table 2. The dry biomass of wheat shoots and roots under the action of MeJA (1 μM) and a temperature of 4 °C

Экспозиция, сут Exposition, days	Сухая биомасса побегов, мг Dry biomass of shoots, mg		Сухая биомасса корня, мг Dry biomass of roots, mg	
	4 °C	4 °C+МЖ 4 °C+MeJA	4 °C	4 °C+МЖ 4 °C+MeJA
0	14,0 ± 0,4	14,7 ± 0,3	4,9 ± 0,3	4,9 ± 0,2
1	15,0 ± 0,4	15,9 ± 0,5	5,0 ± 0,3	5,3 ± 0,3
2	15,6 ± 0,4	16,5 ± 0,1	5,2 ± 0,2	5,8 ± 0,4
3	16,3 ± 0,6	17,9 ± 0,5*	5,8 ± 0,4	6,7 ± 0,4*
7	19,9 ± 0,5	21,6 ± 0,5*	6,3 ± 0,1	7,2 ± 0,4*

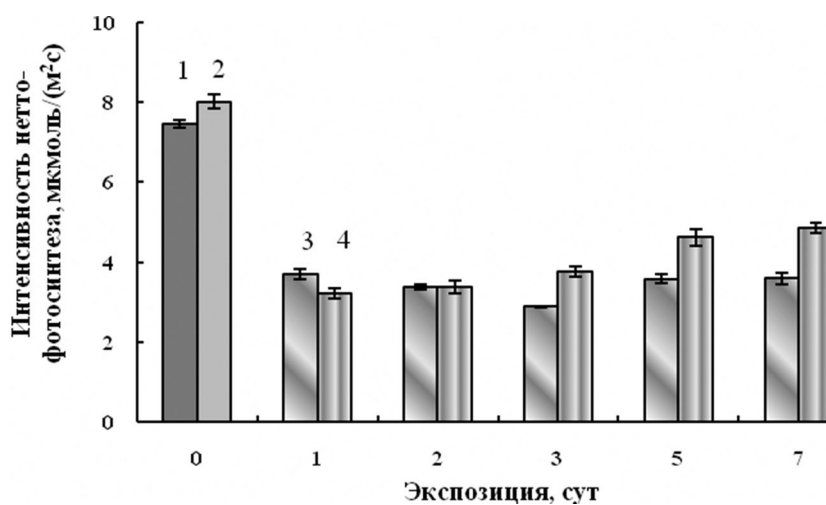


Рис. 2. Интенсивность нетто-фотосинтеза листьев пшеницы при действии МЖ (1 мкМ) и температуры 4 °С

Fig. 2. The visible photosynthesis intensity of wheat leaves under the action of MeJA (1 μM) and a temperature of 4 °C

танных проростков практически не изменялась, тогда как под влиянием МЖ начиная с 3-х суток от начала охлаждения наблюдалось ее некоторое повышение (рис. 2).

Исследование интенсивности темнового дыхания показало, что оно резко (более чем в 2 раза относительно контроля) снижается уже через 1 сутки действия температуры 4 °С (рис. 3). С увеличением продолжительности низкотем-

пературного воздействия темновое дыхание постепенно увеличивалось, однако на 7-е сутки опыта так и не достигало контрольных значений. Под влиянием МЖ его интенсивность поддерживалась на более высоком уровне, чем у необработанных проростков, в течение всего периода действия температуры 4 °С (рис. 3).

Анализ изменения соотношения темнового дыхания листьев (Rd) к истинному фотосин-

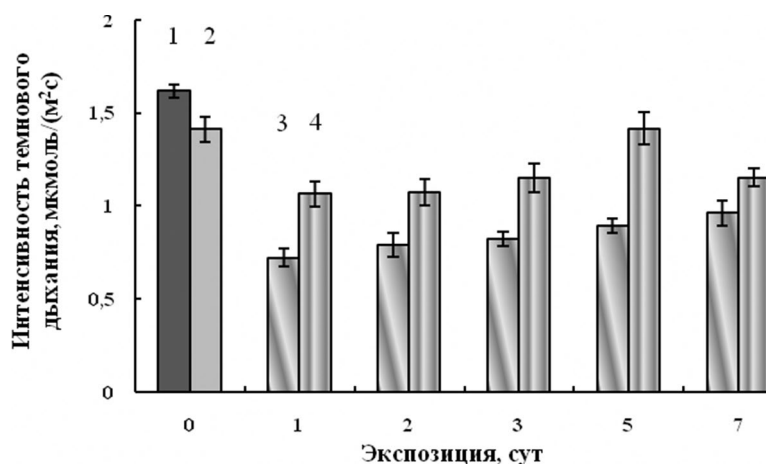


Рис. 3. Интенсивность темнового дыхания листьев пшеницы при действии МЖ (1 мкМ) и температуры 4 °С

Fig. 3. The dark respiration intensity in the wheat leaves under the action of MeJA (1 μM) and a temperature of 4 °C

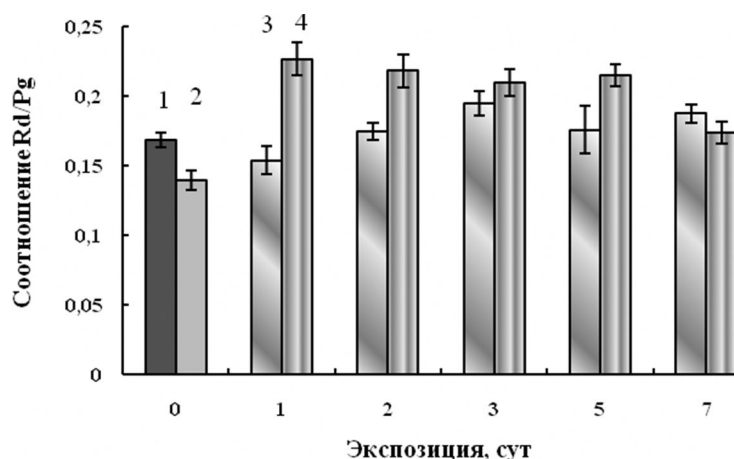


Рис. 4. Соотношение темнового дыхания и истинного фотосинтеза (Rd/Pg) у растений пшеницы при действии МЖ (1 мкМ) и температуры 4 °С

Fig. 4. The ratio of dark respiration and gross photosynthesis (Rd/Pg) in wheat plants under the action of MeJA (1 μM) and a temperature of 4 °C

тезу (Pg) показал, что в условиях холодого закаливания величина Rd/Pg несколько увеличивалась на 3-и сутки опыта, а затем (5–7 сут) оставалась на достигнутом уровне (рис. 4). Под влиянием МЖ величина Rd/Pg значительно повышалась (примерно на 30 % по отношению к контролю) в первые сутки действия температуры 4 °С, существенно превышая при этом таковую у необработанных растений (рис. 4). В дальнейшем этот показатель поддерживался на достигнутом уровне, снижаясь к концу опыта (7 сут) до контрольных значений.

Исследования показали, что устьичная проводимость (рис. 5) и интенсивность транспирации (рис. 6) резко снижались уже через сутки от начала действия на проростки пшеницы тем-

пературы 4 °С. С увеличением продолжительности закаливания эти показатели практически не изменялись и на 7-е сутки опыта были ниже исходного уровня на 45 % (устьичная проводимость) и 75 % (интенсивность транспирации).

У растений, обработанных МЖ, проводимость устьиц в течение всего эксперимента была выше (в среднем более чем на 30 %) по сравнению с вариантом, в котором растения не подвергались подобной обработке (рис. 5). Интенсивность транспирации в присутствии МЖ с увеличением продолжительности действия температуры 4 °С постепенно снижалась, но, так же как и в случае с устьичной проводимостью, на протяжении всего опыта превышала таковую у необработанных растений (рис. 6).

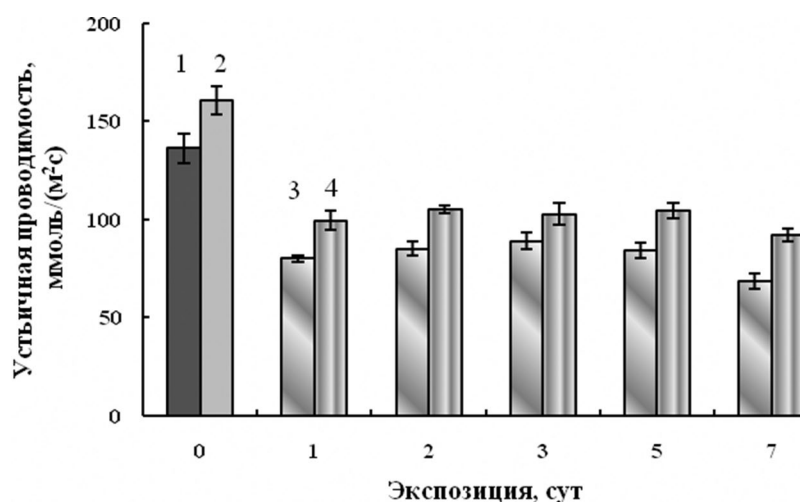


Рис. 5. Устьичная проводимость листьев пшеницы при действии МЖ (1 мкМ) и температуры 4 °С

Fig. 5. The stomatal conductance of wheat leaves under the action of MeJA (1 μ M) and a temperature of 4 °C

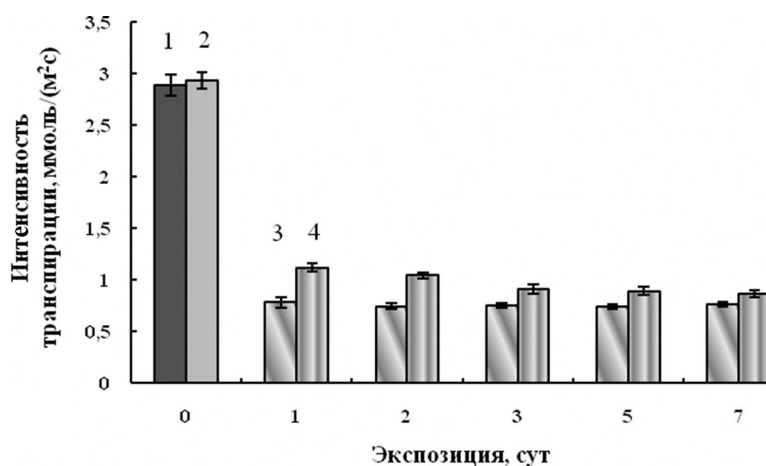


Рис. 6. Интенсивность транспирации листьев пшеницы при действии МЖ (1 мкМ) и температуры 4 °С

Fig. 6. The transpiration intensity of wheat leaves under the action of MeJA (1 μ M) and a temperature of 4 °C

Обсуждение

К настоящему времени появилось достаточно много данных, свидетельствующих о снижении под влиянием жасмонатов негативного действия низких температур на теплолюбивые растения [Battal et al., 2008; Sayyari et al., 2011; Li et al., 2012]. В отличие от этого сведения о роли ЖАК и ее производных в механизмах низкотемпературной адаптации холодостойких растений единичны [Hu et al., 2013; Shahzad et al., 2015]. Результаты нашего исследования указывают на то, что МЖ влияет на морозоустойчивость растений озимой пшеницы. У проростков, обработанных МЖ, в течение всего периода закаливания зафиксирована бо-

лее высокая морозоустойчивость по сравнению с растениями, которые не подвергались подобной обработке.

Как известно, интегральной характеристикой физиологического состояния растений и тех условий, в которых они находятся, является их рост. В ответ на действие низких температур ростовые процессы, как правило, тормозятся [Чиркова, 2002]. Более того, в случае холодостойких растений замедление роста является необходимым условием для их успешной адаптации к низким температурам, поскольку позволяет накапливать резервные соединения, выполняющие различные функции, в том числе криопротекторную [Трунова, 2007; Theocharis et al., 2012]. В нашем исследовании

действие низкой температуры 4 °С первоначально вызывало торможение ростовых процессов у проростков озимой пшеницы. Однако к концу опыта их рост возобновлялся, а МЖ в условиях закаливания оказывал ростстимулирующий эффект: под его влиянием обнаружено усиление накопления сухой биомассы. Отметим, что положительное влияние жасмонатов на ростовые процессы растений ранее отмечали и другие исследователи [Li et al., 2012].

Указанная стимуляция ростовых процессов, по всей видимости, была обусловлена изменением под влиянием МЖ интенсивности нетто-фотосинтеза. Так, у проростков, которые предварительно не были обработаны МЖ, при действии низкой температуры наблюдалось значительное снижение фотосинтетической активности, которая оставалась ниже контрольных значений в течение всего опыта. Резкое уменьшение интенсивности фотосинтеза у растений в низкотемпературных условиях могло быть связано со снижением активности ферментов цикла Кальвина и/или ингибированием флоэмного транспорта [Попов и др., 2019]. У проростков, обработанных МЖ, при температуре 4 °С также зафиксировано снижение интенсивности нетто-фотосинтеза, однако необходимо подчеркнуть, что в течение всего периода закаливания этот показатель поддерживался на более высоком уровне, чем в варианте закаливания без МЖ. Более того, в отличие от варианта, где растения не подвергались обработке МЖ, в варианте с МЖ к концу опыта фотосинтетическая активность даже несколько возросла.

Повышение интенсивности фотосинтеза в условиях действия низкой температуры, по-видимому, было связано с участием МЖ в регуляции устьичной проводимости и интенсивности транспирации листьев пшеницы. Так, под влиянием температуры 4 °С эти показатели у контрольных (без МЖ) и у опытных (с МЖ) растений значительно снижались, что, вероятно, было обусловлено быстрым закрыванием устьиц. При этом, как показывают исследования, холодостойкие растения могут поддерживать градиент водного потенциала и при закрытых устьицах, а уменьшение устьичной проводимости и транспирации направлено на то, чтобы избежать обезвоживания клеток и тканей в условиях гипотермии [Reynolds et al., 2005]. Причиной снижения этих показателей могло стать усиленное накопление под влиянием холода АБК, которое отмечено в целом ряде работ [Smoleńska-Sym et al., 1995; Шакирова и др., 2005; Gusta et al., 2005; Титов, Таланова, 2009]. В этом случае, выступая в качестве анти-

транспиранта, АБК вызывает закрывание устьиц, защищая тем самым растения от потери воды. Что касается варианта, в котором растения пшеницы находились на растворе с добавлением МЖ, устьичная проводимость и интенсивность транспирации при действии низкой температуры также снижались, но при этом на протяжении всего опыта превышали аналогичные показатели в контроле (закаливание без МЖ). Полученные данные коррелируются с результатами других авторов, которые показали, что жасмонаты влияют на работу устьичного аппарата посредством регуляции содержания активных форм кислорода (АФК), ионов кальция и оксида азота [Munemasa et al., 2007, 2011; Ma et al., 2014; Ollas, Dodd, 2016; Quan et al., 2018; Yastreb et al., 2018]. При этом действие ЖАК и ее производных на устьица может быть сходным с АБК и приводить к их закрыванию [Munemasa et al., 2007, 2011] или, напротив, вызывать повышение устьичной проводимости [Quan et al., 2018]. Это, в свою очередь, может зависеть от вида и состояния растения, способа и длительности обработки жасмонатами, их концентрации, а также от типа воздействующего стресс-фактора.

Обнаруженное в ходе наших исследований повышение устьичной проводимости и интенсивности транспирации у растений пшеницы под влиянием МЖ при действии низкой температуры также, возможно, было связано с увеличением содержания осморегулирующих веществ, в частности, свободного пролина. Так, нами ранее показано, что обработка озимой пшеницы МЖ в условиях низкотемпературного закаливания вызывала повышение уровня пролина и экспрессии генов *P5CS* и *P5CR*, кодирующих ферменты его синтеза [Игнатенко, 2019]. Накопление пролина в клетках растений приводило к восстановлению осмотического потенциала и в конечном итоге способствовало увеличению оводненности клеток, в том числе замыкающих клеток устьиц.

Отметим также, что повышение фотосинтетической активности в присутствии МЖ в условиях действия холода, помимо его участия в регуляции водного обмена пшеницы, могло быть обусловлено влиянием МЖ на фотосинтетический аппарат растений. Об этом, в частности, свидетельствуют результаты исследований, в которых показано, что жасмонаты способствуют поддержанию более высокого уровня фотосинтетических пигментов у растений, испытывающих действие низкой температуры [Moradmand et al., 2015], засоления [Ефимова и др., 2019] или ионов меди [Roopam et al., 2013]. Исходя из этого можно предполо-

жить, что в наших опытах МЖ наряду с повышением устьичной проводимости оказывал также положительное влияние на фотосинтетический аппарат пшеницы, способствуя тем самым усилению накопления сухой биомассы.

Ростстимулирующий эффект МЖ на проростки пшеницы при действии низкой температуры мог быть также связан с его участием в регуляции дыхания. Так, в частности, у растений пшеницы, не подвергавшихся обработке МЖ, в ответ на холодовое воздействие отмечено значительное снижение интенсивности темного дыхания, которое с увеличением продолжительности закаливания несколько повышалось. Последнее, в свою очередь, очевидно, послужило причиной роста соотношения Rd/Pg , являющегося показателем сбалансированности основных физиологических процессов в растениях [Рахманкулова, 2002]. Как показывают исследования, в оптимальных условиях величина Rd/Pg довольно постоянная [Головко, 1999]. Но при изменении внешних условий наблюдается изменение Rd/Pg , как правило, в сторону его увеличения в результате повышения доли дыхательных затрат на процесс адаптации и/или снижения интенсивности фотосинтеза [Рахманкулова, 2002; Икконен и др., 2018]. При этом растения с высоким адаптивным потенциалом, к которым относится озимая пшеница, способны поддерживать относительное постоянство величины Rd/Pg [Головко, 1999; Икконен и др., 2018]. В нашем эксперименте стабилизация данного показателя у растений пшеницы отмечена в конце опыта (5–7 сут).

Что касается растений, обработанных МЖ, то в их листьях обнаружен более высокий уровень темного дыхания, интенсивность которого с увеличением продолжительности низкотемпературного закаливания возрастала. Усиление дыхания под влиянием МЖ, по всей видимости, было направлено на увеличение количества интермедиатов и энергии, необходимых для более успешной адаптации растений в условиях действия холода. Одновременно с повышением интенсивности темного дыхания значительно (особенно в первые сутки действия холода) увеличивалось соотношение Rd/Pg . Последнее, очевидно, было обусловлено прежде всего снижением интенсивности фотосинтеза в ответ на действие низкой температуры. Кроме того, увеличение интенсивности темного дыхания под влиянием МЖ могло быть следствием активизации альтернативной оксидазы (АО), осуществляющей в том числе и антиоксидантную функцию. Так, например, ранее было показано, что обработка МЖ плодов перца [Fung et al., 2004] и томата [Fung

et al., 2006] увеличивает содержание мРНК гена АОХ, кодирующего АО, и это способствует снижению низкотемпературных повреждений. Как известно, действие низких температур на растения вызывает усиление генерации в их клетках АФК [Колупаев и др., 2018]. Активизация альтернативной оксидазы, в свою очередь, способствует рассеиванию неиспользуемой в обмене веществ энергии и ведет к уменьшению уровня АФК в клетках растений. Не исключено, что в нашем случае обработка растений пшеницы МЖ содействовала усилению активности альтернативной оксидазы, что выразилось в повышении интенсивности темного дыхания и, соответственно, величины Rd/Pg . К концу опыта (7 сут) интенсивность темного дыхания в листьях растений пшеницы, обработанных МЖ, снижалась, а интенсивность фотосинтеза, напротив, увеличивалась. Преобладание ассимиляции CO_2 над процессами дыхания и расходования энергетически емких соединений привело к уменьшению дыхательной составляющей в процессе газообмена и снижению величины Rd/Pg до контрольных значений. В конечном итоге это способствовало не только накоплению сухой биомассы побегов и корней проростков пшеницы, но и благоприятствовало дополнительному приросту их холодоустойчивости.

Таким образом, проведенные исследования свидетельствуют о том, что МЖ положительно влияет на процесс холодовой адаптации растений пшеницы. Очевидно, его защитная роль при действии низкой положительной температуры на проростки обусловлена, наряду с другими возможными механизмами, регуляцией основных физиологических процессов, а именно поддержанием более высокой интенсивности транспирации, фотосинтеза и дыхания. Это, в свою очередь, не только обеспечивает возобновление ростовых процессов, но и способствует повышению морозоустойчивости растений пшеницы.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0074).

Литература

- Балагурова Н. И., Дроздов С. Н., Хилков Н. И. Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1982. 6 с.
- Васюкова Н. И., Зиновьева С. В., Удалова Ж. В., Герасимова Н. Г., Озерецковская О. Л., Сонин М. Д.

Жасмоновая кислота и устойчивость томатов к галловой нематоде // ДАН. 2009. Т. 428, № 3. С. 420–422.

Головко Т. Г. Дыхание растений. Физиологические аспекты. СПб.: Наука, 1999. 204 с.

Ефимова М. В., Мухаматдинова Е. А., Ковтун И. С., Кабил Ф., Медведева Ю. В., Кузнецов В. В. Жасмоновая кислота повышает устойчивость растений картофеля в культуре *in vitro* к хлоридному засолению // ДАН. 2019. Т. 488, № 6. С. 685–689. doi: 10.31857/S0869-56524886685-689

Игнатенко А. А. Участие антиоксидантной системы в регуляции холодоустойчивости растений пшеницы и огурца салициловой кислотой и метилжасмонатом: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2019. 191 с.

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(1). С. 63–69. doi: 10.7868/S0015330318010050

Колупаев Ю. Е., Горелова Е. И., Ястреб Т. О. Механизмы адаптации растений к гипотермии: роль антиоксидантной системы // Вісник Харківського Національного Аграрного Університету. Сер. Біологія. 2018. Вип. 1(43). С. 6–33.

Максимов И. В., Сорокань А. В., Черепанова Е. А., Сурина О. Б., Трошина Н. Б., Яруллина Л. Г. Влияние салициловой и жасмоновой кислот на компоненты про-антиоксидантной системы в растениях картофеля при фитофторозе // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 2. С. 243–251.

Попов В. Н., Антипина О. В., Селиванов А. А., Рахманкулова З. Ф., Дерябин А. Н. Функциональная активность фотосинтетического аппарата табака и арабидопсиса при воздействии на растения низкой положительной температуры // Физиология растений. 2019. Т. 66(1). С. 73–80.

Рахманкулова З. Ф. Энергетический баланс целого растения в норме и при неблагоприятных внешних условиях // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63, № 3. С. 239–248.

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, 2009. 206 с.

Трунова Т. И. Растение и низкотемпературный стресс / Отв. ред. Вл. В. Кузнецов. М.: Наука, 2007. 54 с.

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

Шакирова Ф. М., Аллагурова Ч. Р., Безрукова М. В., Гималов Ф. Р. Индукция экспрессии гена дегидрина TADHN и накопление абсцизовой кислоты в растениях пшеницы при гипотермии // Доклады РАН. 2005. Т. 400. С. 550–552.

Aghdam M. S., Vodobodak S. Physiological and biochemical mechanisms regulating chilling tolerance in fruits and vegetables under postharvest salicylates and jasmonates treatments // Sci. Hortic. 2013. Vol. 156. P. 73–85. doi: 10.1016/J.SCIENTA.2013.03.028

Ahmad P., Rasool S., Gul A., Sheikh S. A., Akram Parvaiz N. A., Ashraf M., Kazi A. M., Gucel S. Jasmonates: multifunctional roles in stress toleran-

ce // Front. Plant Sci. 2016. Vol. 7. Article 813. doi: 10.3389/fpls.2016.00813

Battal P., Erez M. E., Turker M., Berber I. Molecular and physiological changes in maize (*Zea mays*) induced by exogenous NAA, ABA and MeJA during cold stress // Ann. Bot. Fennici. 2008. Vol. 45. P. 173–185. doi: 10.5735/085.045.0302

Fung R. W. M., Wang C. Y., Smith D. L., Gross K. C., Tao Y., Tian M. Characterization of alternative oxidase (AOX) gene expression in response to methyl salicylate and methyl jasmonate pre-treatment and low temperature in tomatoes // J. Plant Physiol. 2006. Vol. 163. P. 1049–1060. doi: 10.1016/j.jplph.2005.11.003

Fung R. W. M., Wang C. Y., Smith D. L., Gross K. C., Tian M. MeSA and MeJA increase steady-state transcript levels of alternative oxidase and resistance against chilling injury in sweet peppers (*Capsicum annuum* L.) // Plant Sci. 2004. Vol. 166. P. 711–719. doi: 10.1016/j.plantsci.2003.11.009

Gusta L. V., Trischuk R., Weiser C. Plant cold acclimation: the role of abscisic acid // J. Plant Growth Regul. 2005. Vol. 24. P. 308–318. doi: 10.1007/s00344-005-0079-x

Hu Y., Jiang L., Wang F., Yu D. Jasmonate regulates the inducer of CBF EXPRESSION-C-REPEAT BINDING FACTOR/DRE BINDING FACTOR1 cascade and freezing tolerance in Arabidopsis // Plant Cell. 2013. Vol. 25. P. 2907–2924. doi: 10.1105/tpc.113.112631

Huang H., Liu B., Liu L., Song S. Jasmonate action in plant growth and development // J. Exp. Bot. 2017. Vol. 68(6). P. 1349–1359. doi: 10.1093/jxb/erw495

Kazan K. Diverse roles of jasmonates and ethylene in abiotic stress tolerance // Trends Plant Sci. 2015. Vol. 20(4). P. 219–229. doi: 10.1016/j.tplants.2015.02.001

Li D. M., Guo Y. K., Li Q., Zhang J., Wang X. J., Bai J. G. The pretreatment of cucumber with methyl jasmonate regulates antioxidant enzyme activities and protects chloroplast and mitochondrial ultrastructure in chilling-stressed leaves // Sci. Hortic. 2012. Vol. 143. P. 135–143. doi: 10.1016/j.scienta.2012.06.020

Ma C., Wang Z. Q., Zhang L. T., Sun M. M., Lin T. B. Photosynthetic responses of wheat (*Triticum aestivum* L.) to combined effects of drought and exogenous methyl jasmonate // Photosynthetica. 2014. Vol. 52. P. 377–385. doi: 10.1007/s11099-014-0041-x

Moradmand Y., Mobli M., Ramin A. A. Effects of methyl jasmonate and salicylic acid on increasing cold tolerance of bell pepper (cv. Emily) seedlings // J. Crop Production and Processing. 2015. Vol. 5(16). P. 123–133. doi: 10.18869/acadpub.jcpp.5.16.123

Munemasa S., Mori I. C., Murata Y. Methyl jasmonate signaling and signal crosstalk between methyl jasmonate and abscisic acid in guard cells // Plant Signaling & Behavior. 2011. Vol. 6(7). P. 939–941. doi: 10.4161/psb.6.7.15439

Munemasa S., Oda K., Watanabe-Sugimoto M., Nakamura Y., Shimoishi Y., Murata Y. The coronatine-insensitive 1 mutation reveals the hormonal signaling interaction between abscisic acid and methyl jasmonate in Arabidopsis guard cells. Specific impairment of ion channel activation and second messenger production¹ [OA] // Plant Physiol. 2007. Vol. 143. P. 1398–1407. doi: 10.1104/pp.106.091298

Ollas C., Dodd I. C. Physiological impacts of ABA – JA interactions under water-limitation // *Plant Mol. Biol.* 2016. Vol. 91. P. 641–650. doi: 10.1007/s11103-016-0503-6

Poonam S., Kaur H., Geetika S. Effect of Jasmonic acid on photosynthetic pigments and stress markers in *Cajanus cajan* (L.) Millsp. seedlings under copper stress // *A. J. Plant Sci.* 2013. Vol. 4(4). P. 817–823. doi: 10.4236/ajps.2013.44100

Quan J., Song S., Abdulrashid K., Chai Y., Yue M., Liu X. Separate and combined response to UV-B radiation and jasmonic acid on photosynthesis and growth characteristics of *Scutellaria baicalensis* // *Int. J. Mol. Sci.* 2018. Vol. 19(4), 1194. doi: 10.3390/ijms19041194

Reynolds M. P., Mujeeb-Kasi A., Sawkins M. Prospects for utilizing plant-adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought- and salinity-prone environment // *Ann. Appl. Biol.* 2005. Vol. 146(2). P. 239–259.

Sayyari M., Babalar M., Kalantari S., Martínez-Romero D., Guillén F., Serrano M., Valero D. Vapour treatments with methyl salicylate or methyl jasmonate alleviated chilling injury and enhanced antioxidant potential during postharvest storage of pomegranates // *Food Chem.* 2011. Vol. 124. P. 964–970.

References

Balagurova N. I., Drozdov S. N., Khilkov N. I. Metod opredeleniya ustoichivosti rastitel'nykh tkanei k promorazhivaniyu [Method for determination of plant tissues tolerance to freezing]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1982. 6 p.

Chirkova T. F. Fiziologicheskie osnovy ustoichivosti rastenii [Physiological basis of plant tolerance]. St. Petersburg: SPb. Univ., 2002. 244 p.

Efimova M. V., Mukhamatdinova E. A., Kovtun I. S., Kabil F., Medvedeva Yu. V., Kuznetsov V. V. Zhasmonovaya kislota povyshaet ustoichivost' rastenii kartofelya v kul'ture *in vitro* k khloridnomu zasoleniyu [Jasmonic acid increases the tolerance of potato plants in *in vitro* culture to chloride salinity]. *DAN [Dokl. RAS]*. 2019. Vol. 488, no. 6. P. 685–689. doi: 10.31857/S0869-56524886685-689

Golovko T. G. Dykhanie rastenii. Fiziologicheskie aspekty [Breathing of plants. Physiological aspects]. St. Petersburg: Nauka, 1999. 204 p.

Ignatenko A. A. Uchastie antioksidantnoi sistemy v regulyatsii kholodoustoichivosti rastenii pshenitsy i ogurtsa salitsilovoi kislotoi i metilzhasmonatom [Participation of the antioxidant system in the regulation of cold tolerance of wheat and cucumber plants with salicylic acid and methyl jasmonate]: PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg, 2019. 191 p.

Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Titov A. F. Vliyanie kratkovremennykh ezhesutochnykh ponizhenii temperatury na sootnoshenie dykhaniya i fotosinteza u teplolyubivyykh rastenii [The effect of short-term daily temperature drops on the ratio of respiration and photosynthesis in thermophilic plants]. *Fiz. rast. [Rus. J. Plant Physiol.]*. 2018. Vol. 65(1). P. 63–69. doi: 10.7868/S0015330318010050

Shahzad R., Wagas M., Khan A. L., Hamayun M., Kang S.-M., Lee I.-J. Foliar application of methyl jasmonate induced physio-hormonal changes in *Pisum sativum* under diverse temperature regimes // *Plant Physiol. Biochem.* 2015. Vol. 96. P. 406–416. doi: 10.1016/j.plaphy.2015.08.020

Sharma P., Kaur H., Sirhindi G. Effect of jasmonic acid on photosynthetic pigments and stress markers in *Cajanus cajan* (L.) Millsp. seedlings under copper stress // *Am. J. Plant Sci.* 2013. Vol. 4. P. 817–823. doi: 10.4236/ajps.2013.44100

Smoleńska-Sym G., Gawrońska H., Kacperska A. Modifications of abscisic acid level in winter oilseed rape leaves during acclimation of plants to freezing temperatures // *Plant Growth Regul.* 1995. Vol. 17. P. 61–65.

Theocharis A., Clement Ch., Barka E. A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperature // *Planta*. 2012. Vol. 235. P. 1091–1105.

Yastreb T. O., Kolupaev Yu. E., Kokoreva A. I., Horie-lova E. I., Dmitriev A. P. Methyl jasmonate and nitric oxide in regulation of the stomatal apparatus of *Arabidopsis thaliana* // *Cytology and Genetics*. 2018. Vol. 52(6). P. 400–405. doi: 10.3103/S0095452718060129

Поступила в редакцию 09.07.2020

Kolupaev Yu. E., Gorelova E. I., Yastreb T. O. Mekhanizmy adaptatsii rastenii k gipotermii: rol' antioksidantnoi sistemy [Mechanisms of plant adaptation to hypothermia: the role of the antioxidant system]. *Visnik Kharkivs'kogo nats. agr. univ. Ser. Biol.* [Bull. Dokuchaev Kharkiv national agr. univ. Ser. Biol.]. 2018. Iss. 1(43). P. 6–33.

Maksimov I. V., Sorokan' A. V., Cherepanova E. A., Surina O. B., Troshina N. B., Yarullina L. G. Vliyanie salitsilovoi i zhasmonovoi kislot na komponenty pro-antioksidantnoi sistemy v rasteniyakh kartofelya pri fitoforoze [The effect of salicylic and jasmonic acids on the components of the pro/antioxidant system in potato plants infected late blight]. *Fiz. rast. [Rus. J. Plant Physiol.]*. 2011. Vol. 58, no. 2. P. 243–251.

Popov V. N., Antipina O. V., Selivanov A. A., Rakhmankulova Z. F., Deryabin A. N. Funktsional'naya aktivnost' fotosinteticheskogo apparata tabaka i arbidopsisa pri vozdeistvii na rasteniya nizkoi polozhitel'noi temperatury [Functional activity of the photosynthetic apparatus in tobacco and arbidopsis plants exposed to chilling temperatures]. *Fiz. rast. [Rus. J. Plant Physiol.]*. 2019. Vol. 66, no. 1. P. 73–80.

Rakhmankulova Z. F. Energeticheskii balans tselogo rasteniya v norme i pri neblagopriyatnykh vneshnikh usloviyakh [The energy balance of the whole plant under normal and adverse external conditions]. *Zhurn. obshchei biol.* [J. General Biol.]. 2002. Vol. 63, no. 3. P. 239–248.

Rogozhin V. V., Rogozhina T. V. Praktikum po fiziologii i biokhimii rastenii [Workshop on the physiology and biochemistry of plants]. St. Petersburg: GIOR, 2013. 352 p.

Shakirova F. M., Allagurova Ch. R., Bezrukova M. V., Gimalov F. R. Induktsiya ekspressii gena degidrina

TADHN i nakoplenie abstsizovoi kisloty v rasteniyakh pshenitsy pri gipotermii [Induction of TADHN dehydrin gene expression and accumulation of abscisic acid in wheat plants at hypothermia]. *Dokl. RAN* [Dokl. RAS]. 2005. Vol. 400, no. 4. P. 550–552.

Titov A. F., Talanova V. V. Ustoichivost' rastenii i fitogormony [Plant resistance and phytohormones]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2009. 206 p.

Trunova T. I. Rastenie i nizkotemperaturnyi stress [Plant and low temperature stress]. Ed. VI. V. Kuznetsov. Moscow: Nauka, 2007. 54 p.

Vasyukova N. I., Zinov'eva S. V., Udalova Zh. V., Gerasimova N. G., Ozeretskoykaya O. L., Sonin M. D. Zhasmonovaya kislota i ustoichivost' tomatov k gallovoi nematode [Jasmonic acid and tomato resistance to gall nematode]. *DAN* [Dokl. RAS]. 2009. Vol. 428, no. 3. P. 420–422.

Aghdam M. S., Bodbodak S. Physiological and biochemical mechanisms regulating chilling tolerance in fruits and vegetables under postharvest salicylates and jasmonates treatments. *Sci. Hortic.* 2013. Vol. 156. P. 73–85. doi: 10.1016/J.SCIENTA.2013.03.028

Ahmad P., Rasool S., Gul A., Sheikh S. A., Akram Parvaiz N. A., Ashraf M., Kazi A. M., Gucel S. Jasmonates: multifunctional roles in stress tolerance. *J. Frontiers in plant science*. 2016. Vol. 7. Article 813. doi: 10.3389/fpls.2016.00813

Battal P., Erez M. E., Turker M., Berber I. Molecular and physiological changes in maize (*Zea mays*) induced by exogenous NAA, ABA and MeJa during cold stress. *Ann. Bot. Fennici*. 2008. Vol. 45. P. 173–185. doi: 10.5735/085.045.0302

Fung R. W. M., Wang C. Y., Smith D. L., Gross K. C., Tao Y., Tian M. Characterization of alternative oxidase (AOX) gene expression in response to methyl salicylate and methyl jasmonate pre-treatment and low temperature in tomatoes. *J. Plant Physiol.* 2006. Vol. 163. P. 1049–1060. doi: 10.1016/j.jplph.2005.11.003

Fung R. W. M., Wang C. Y., Smith D. L., Gross K. C., Tian M. MeSA and MeJA increase steady-state transcript levels of alternative oxidase and resistance against chilling injury in sweet peppers (*Capsicum annuum* L.). *Plant Sci.* 2004. Vol. 166. P. 711–719. doi: 10.1016/j.plantsci.2003.11.009

Gusta L. V., Trischuk R., Weiser C. Plant cold acclimation: the role of abscisic acid. *J. Plant Growth Regul.* 2005. Vol. 24. P. 308–318. doi: 10.1007/s00344-005-0079-x

Hu Y., Jiang L., Wang F., Yu D. Jasmonate regulates the inducer of CBF EXPRESSION-C-REPEAT BINDING FACTOR/DRE BINDING FACTOR1 cascade and freezing tolerance in Arabidopsis. *Plant Cell*. 2013. Vol. 25. P. 2907–2924. doi: 10.1105/tpc.113.112631

Huang H., Liu B., Liu L., Song S. Jasmonate action in plant growth and development. *J. Exp. Bot.* 2017. Vol. 68(6). P. 1349–1359. doi: 10.1093/jxb/erw495

Kazan K. Diverse roles of jasmonates and ethylene in abiotic stress tolerance. *Trends Plant Sci.* 2015. Vol. 20(4). P. 219–229. doi: 10.1016/j.tplants.2015.02.001

Li D. M., Guo Y. K., Li Q., Zhang J., Wang X. J., Bai J. G. The pretreatment of cucumber with methyl jasmonate regulates antioxidant enzyme activities and pro-

ducts chloroplast and mitochondrial ultrastructure in chilling-stressed leaves. *Sci. Hortic.* 2012. Vol. 143. P. 135–143. doi: 10.1016/j.scienta.2012.06.020

Ma C., Wang Z. Q., Zhang L. T., Sun M. M., Lin T. B. Photosynthetic responses of wheat (*Triticum aestivum* L.) to combined effects of drought and exogenous methyl jasmonate. *Photosynthetica*. 2014. Vol. 52. P. 377–385. doi: 10.1007/s11099-014-0041-x

Moradmand Y., Mobli M., Ramin A. A. Effects of methyl jasmonate and salicylic acid on increasing cold tolerance of bell pepper (cv. Emily) seedlings. *J. Crop Production and Processing*. 2015. Vol. 5(16). P. 123–133. doi: 10.18869/acadpub.jcpp.5.16.123

Munemasa S., Mori I. C., Murata Y. Methyl jasmonate signaling and signal crosstalk between methyl jasmonate and abscisic acid in guard cells. *Plant Signaling & Behavior*. 2011. Vol. 6(7). P. 939–941. doi: 10.4161/psb.6.7.15439

Munemasa S., Oda K., Watanabe-Sugimoto M., Nakamura Y., Shimoishi Y., Murata Y. The coronatine-insensitive 1 mutation reveals the hormonal signaling interaction between abscisic acid and methyl jasmonate in Arabidopsis guard cells. Specific impairment of ion channel activation and second messenger production¹ [OA]. *Plant Physiol.* 2007. Vol. 143. P. 1398–1407. doi: 10.1104/pp.106.091298

Ollas C., Dodd I. C. Physiological impacts of ABA – JA interactions under water-limitation. *Plant Mol. Biol.* 2016. Vol. 91. P. 641–650. doi: 10.1007/s11103-016-0503-6

Poonam S., Kaur H., Geetika S. Effect of Jasmonic acid on photosynthetic pigments and stress markers in *Cajanus cajan* (L.) Millsp. seedlings under copper stress. *A. J. Plant Sci.* 2013. Vol. 4(4). P. 817–823. doi: 10.4236/ajps.2013.44100

Quan J., Song S., Abdurashid K., Chai Y., Yue M., Liu X. Separate and combined response to UV-B radiation and jasmonic acid on photosynthesis and growth characteristics of *Scutellaria baicalensis*. *Int. J. Mol. Sci.* 2018. Vol. 19(4), 1194. doi: 10.3390/ijms19041194

Reynolds M. P., Mujeeb-Kasi A., Sawkins M. Prospects for utilizing plant-adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought- and salinity-prone environment. *Ann. Appl. Biol.* 2005. Vol. 146(2). P. 239–259.

Sayyari M., Babalar M., Kalantari S., Martínez-Romero D., Guillén F., Serrano M., Valero D. Vapour treatments with methyl salicylate or methyl jasmonate alleviated chilling injury and enhanced antioxidant potential during postharvest storage of pomegranates. *Food Chem.* 2011. Vol. 124. P. 964–970.

Shahzad R., Wagas M., Khan A. L., Hamayun M., Kang S.-M., Lee I.-J. Foliar application of methyl jasmonate induced physio-hormonal changes in *Pisum sativum* under diverse temperature regimes. *Plant Physiol. Biochem.* 2015. Vol. 96. P. 406–416. doi: 10.1016/j.plaphy.2015.08.020

Sharma P., Kaur H., Sirhindi G. Effect of jasmonic acid on photosynthetic pigments and stress markers in *Cajanus cajan* (L.) Millsp. seedlings under copper stress. *Am. J. Plant Sci.* 2013. Vol. 4. P. 817–823. doi: 10.4236/ajps.2013.44100

Smoleńska-Sym G., Gawrońska H., Kacperska A. Modifications of abscisic acid level in winter oilseed rape

leaves during acclimation of plants to freezing temperatures. *Plant Growth Regul.* 1995. Vol. 17. P. 61–65.

Theocharis A., Clement Ch., Barka E. A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperature. *Planta*. 2012. Vol. 235. P. 1091–1105.

Yastreb T. O., Kolupaev Yu. E., Kokoreva A. I., Horie-lova E. I., Dmitriev A. P. Methyl jasmonate and nitric oxide

in regulation of the stomatal apparatus of *Arabidopsis thaliana*. *Cytology and Genetics*. 2018. Vol. 52(6). P. 400–405. doi: 10.3103/S0095452718060129

Received July 09, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Холоптцева Екатерина Станиславовна

старший научный сотрудник лаб. экологической физиологии растений, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: holoptseva@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762712

Игнатенко Анна Анатольевна

научный сотрудник лаб. экологической физиологии растений, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: angelina911@ya.ru
тел.: (8142) 762712

Таланова Вера Викторовна

д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910

Титов Александр Федорович

главный научный сотрудник лаб. экологической физиологии растений, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: titov@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Kholoptseva, Ekaterina

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

Ignatenko, Anna

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: angelina911@ya.ru
tel.: (8142) 762712

Talanova, Vera

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia

Titov, Alexander

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