

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581.823:582.632.1

СОДЕРЖАНИЕ РАСТВОРИМЫХ САХАРОВ В ТКАНЯХ СТВОЛА БЕРЕЗЫ, ОЛЬХИ И ОСИНЫ В ЭКСПЕРИМЕНТЕ С ВВЕДЕНИЕМ ЭКЗОГЕННОЙ САХАРОЗЫ

Т. В. Тарелкина, Л. Л. Новицкая, Н. А. Галибина

Институт леса Карельского научного центра РАН

Ранее было показано, что формирование включений паренхимной ткани в древесине карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica*) связано с высокой активностью апопластной инвертазы. Наши опыты с введением растворов экзогенной сахарозы (1,0; 2,5; 5,0; 10 %) в камбиальную зону обычной березы повислой (*B. pendula* var. *pendula*) привели к росту активности апопластной инвертазы в области экспериментального воздействия. Активность фермента медленно возрастала с увеличением концентрации экзогенного раствора от 1 до 5 % и резко увеличилась в варианте с 10%-й сахарозой. Содержание сахарозы соответствовало этим данным: с ростом концентрации раствора от 1 до 5 % ее уровень поднимался и резко снизился при введении 10%-го раствора. При этой концентрации наблюдалось усиление паренхиматизации флоэмы и ксилемы: во флоэме заметно увеличилась доля паренхимных клеток, в ксилеме была сформирована толстая прослойка паренхимной ткани. Аналогичные опыты на стволах ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench) и осины (*Populus tremula* L.) показали, что их реакция на введение дополнительной сахарозы отличается от реакции березы. У ольхи структурно-функциональных изменений клеток и тканей не наблюдалось. У осины соотношения структурных элементов проводящих тканей осталось прежним, но изменилось их функциональное состояние, о чем свидетельствовало увеличение доли паренхимных клеток с крупной центральной вакуолью. Сахароза в тканях ольхи и осины в эксперименте практически отсутствовала. Глюкоза была представлена в минимальных количествах, уровни фруктозы были существенно выше. Полученные данные свидетельствуют о способности ольхи и осины утилизировать большие количества сахарозы, не допуская ее аккумуляции в тканях ствола. Отсутствие у данных пород структурных нарушений флоэмы и ксилемы при введении высоких концентраций сахарозы может быть связано с этой способностью. В ходе дальнейших исследований предстоит выяснить причины быстрой утилизации сахарозы у осины и ольхи.

Ключевые слова: *Betula pendula* Roth; *Alnus incana* (L.) Moench; *Populus tremula* L.; флоэма; ксилема; содержание паренхимы; ферменты расщепления сахарозы; сахароза; глюкоза; фруктоза.

T. V. Tarelkina, L. L. Novitskaya, N. A. Galibina. THE CONTENT OF SOLUBLE SUGARS IN TRUNK TISSUES OF BIRCH, ALDER AND ASPEN IN AN EXPERIMENT WITH EXOGENOUS SUCROSE

It has been shown elsewhere that the formation of parenchyma tissue inclusions in the wood of Karelian birch (*Betula pendula* Roth var. *carelica*) is associated with high activity of apoplastic invertase. In our experiments with injection of sucrose solutions (1.0; 2.5; 5.0; 10 %) into the cambial zone of silver birch (*B. pendula* var. *pendula*) the activity of apoplastic invertase in the zone of experimental treatment also rose. The activity of this enzyme gradually increased with the rise in the sucrose solution concentration from 1 to 5 %, and sharply increased in the variant with 10 % sucrose. Sucrose content in tissues changed accordingly: its level rose as the sucrose concentration increased from 1 to 5 %, and decreased sharply in the variant with 10 % sucrose. At this concentration of exogenous sucrose a growth of parenchyma volume was observed: the proportion of parenchyma cells increased significantly in the phloem; a thick parenchyma layer formed in the xylem. Similar experiments performed on the trunks of alder (*Alnus incana* (L.) Moench) and aspen (*Populus tremula* L.) showed these species responded differently than birch. No signs of structural or functional changes were detected in alder tissues. The ratio of structural elements in conducting tissues in aspen remained the same but their functional state changed, as evidenced by an increase in the proportion of parenchyma cells with the large central vacuole. Aspen and alder tissues in the experiment contained practically no sucrose. Glucose was present in minor amounts, fructose levels were significantly higher. These data suggest that alder and aspen tissues can utilize large amounts of sucrose, not allowing its accumulation in trunk tissues. This may be the possible reason for the absence of structural deviations in phloem and xylem of these species in the variants with high sucrose concentration. The causes for rapid sucrose utilization in aspen and alder are yet to be investigated.

Key words: *Betula pendula* Roth; *Alnus incana* (L.) Moench; *Populus tremula* L.; phloem; xylem; parenchyma content; enzymes of sucrose breakdown; sucrose; glucose; fructose.

Введение

Характерный рисунок древесины карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica*) создается за счет крупных включений паренхимной ткани. Клетки паренхимы в данном случае образуются вместо сосудов и волокнистых трахеид [Барильская, 1978]. Показано, что формирование структурных аномалий тканей ствола карельской березы связано с высокой активностью апопластной инвертазы [Галибина и др., 2015б].

Дифференцировку водопроводящих элементов древесины (ксилемы) определяет ауксин [Aloni, 2015]. Ингибирование их образования в ксилеме карельской березы свидетельствует об изменении гормонального статуса ткани. Предложен механизм, включающий участие продуктов апопластного расщепления сахарозы в инактивации ауксина (соответственно, в подавлении дифференцировки сосудов и трахеид) и стимуляции запасного метаболизма (соответственно, в образовании клеток паренхимы) [Новицкая, 2015].

Мы разработали эксперимент с введением растворов экзогенной сахарозы в камбиальную зону древесных растений [Novitskaya, Kushnir,

2006]. Он позволяет ожидать повышения активности апопластной инвертазы, поскольку в данном случае сахароза проникает вглубь тканей ствола предположительно по апопласту. Показано, что с увеличением концентрации экзогенного раствора (1,0; 2,5; 5,0; 10,0 %) степень паренхиматизации древесины обычной березы повислой (*B. pendula* var. *pendula*) повышалась вплоть до формирования широкой прослойки паренхимы при концентрации дисахарида 10 %. Таким образом, в этих экспериментах, как и в случае с карельской березой, формирование паренхимных включений в древесине могло быть связано с расщеплением сахарозы в апопласте.

Аналогичные опыты на осине (*Populus tremula* L.) и ольхе серой (*Alnus incana* (L.) Moench) не дали морфогенетического эффекта, который был получен на березе. **Соотношение структурных элементов проводящих тканей у них осталось прежним** [Карелина, Новицкая, 2011].

Цель исследований, представленных в настоящей статье, заключалась в следующем: (1) на примере березы проверить предположение о том, что при введении в ткани ствола экзогенной сахарозы ее расщепление происходит в основном с участием апопластной инвертазы,

(2) оценить активность фермента при изменении концентрации экзогенной сахарозы, (3) провести сравнительный анализ содержания сахарозы и продуктов ее инвертазного расщепления – глюкозы и фруктозы – в зоне экспериментального воздействия на стволах березы, осины и ольхи.

Материалы и методы

Исследования проводили на 15–20-летних деревьях березы повислой (*Betula pendula* Roth var. *pendula*), ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench) и осины (*Populus tremula* L.), произрастающих в одинаковых почвенно-климатических условиях на экспериментальных участках Института леса КарНЦ РАН (2 км к югу от г. Петрозаводска, 61°45' с. ш., 34°20' в. д.).

Эксперимент с введением растворов сахарозы в ткани ствола осуществляли в соответствии с опубликованной методикой [Novitskaya, Kushnir, 2006]. На стволах вырезали наружные слои коры в виде длинных узких полос (10 × 2 см), оставляя нетронутыми внутренние слои непроводящей флоэмы, проводящую флоэму и камбиальную зону. После удаления коры ствол в зоне ранения сразу покрывали водонепроницаемым материалом. В созданные таким образом «камеры» с помощью шприца вводили растворы сахарозы восходящей концентрации: 1 % (10 г/л), 2,5 % (25 г/л), 5 % (50 г/л), 10 % (100 г/л). Для получения сопоставимых результатов в опытах с введением растворов разной концентрации камеры делали на равном расстоянии друг от друга по окружности ствола на высоте 1,3 м от земли. Вливание растворов в камеру создавало имитацию их латерального поступления в камбиальную зону со стороны флоэмы. Интенсивная транспирация листьев обеспечивала всасывание растворов внутрь ствола. В качестве контроля использовали ткани, расположенные на 25 см выше экспериментальной зоны.

Растворы вводили ежедневно в течение 7 недель, начиная с первых чисел июля. Образцы для фиксации отбирали после окончания введения растворов. Исследования проводили в слоях тканей, включающих (1) проводящую флоэму и камбий и (2) наружные слои ксилемы. Эксперимент был выполнен в трех биологических повторностях. Из-за малого объема тканей, образовавшихся в ходе эксперимента, для биохимических исследований в каждом варианте опыта материал с трех деревьев объединяли в общую навеску.

В зонах экспериментального воздействия на стволах березы изучали активность

сахарозосинтазы и трех форм инвертазы – апопластной, вакуолярной и цитоплазматической, а также содержание сахарозы и продуктов ее расщепления – глюкозы и фруктозы. Ткани растирали в жидком азоте до однородной массы и гомогенизировали при 4 °С в буфере в течение 20 мин. Состав буфера: 50 мМ Непес-буфер (pH 7,5), 1 мМ ЭДТА, 1 мМ ЭГТА, 3 мМ ДТТ, 5 мМ MgCl₂, 0,5 мМ фенолметилсульфонилфторид (PMSF). Полученный гомогенат центрифугировали при 10 000 g в течение 20 мин (центрифуга 2 – 16PK, «Sigma», Германия), осадок трехкратно промывали буфером, супернатант объединяли и диализовали при 4 °С в течение 18–20 ч против буфера для гомогенизации, разбавленного в 10 раз. Активность сахарозосинтазы определяли в направлении распада сахарозы спектрофотометрически [Галибина и др., 2015a]. Активность разных форм инвертазы определяли по количеству образовавшейся глюкозы глюкозооксидазным методом [Галибина и др., 2015б]. Активность ферментов выражали в мкм распавшейся сахарозы на г сырой ткани.

В тканях березы, ольхи и осины определяли содержание сахаров. Растительный материал фиксировали жидким азотом и лиофильно высушивали. Выделение и экстракцию сахаров проводили по методике, которая подробно описана ранее [Галибина и др., 2012]. Моно-, ди- и олигосахара, полученные из растительных образцов, анализировали с использованием ВЭЖХ (высокоэффективной жидкостной хроматографической) системы серии «Стайер» при следующих условиях: колонка Rezex RCM-Monosaccharide, элюент бидистиллированная вода, скорость потока элюента – 0,6 мл/мин, детектор – рефрактометр. Критерием идентификации пиков служило время удерживания стандартных веществ. Содержание углеводов выражали в мг/г сухого веса ткани.

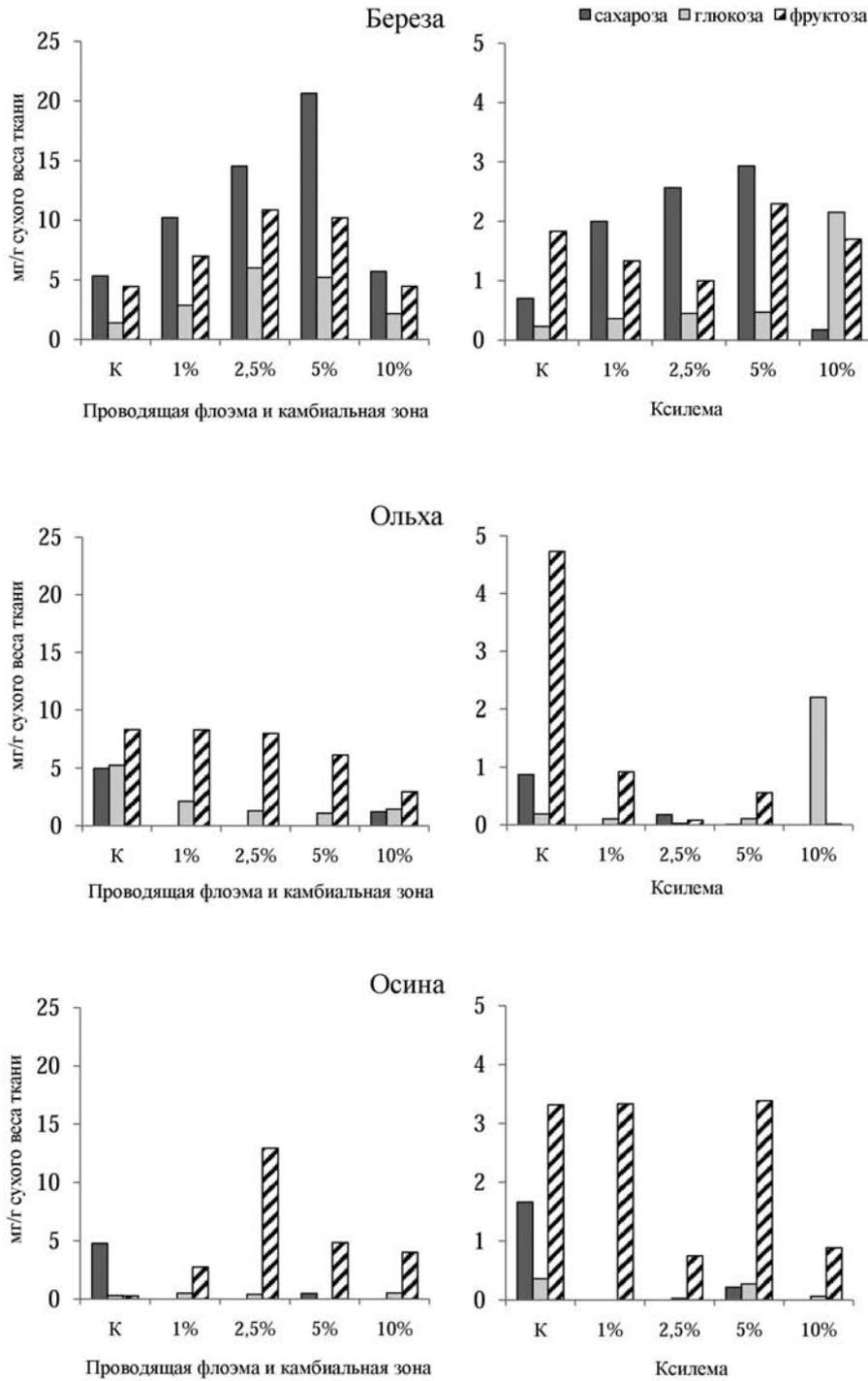
Биохимические анализы выполнены с использованием оборудования ЦКП «Аналитическая лаборатория» Института леса КарНЦ РАН.

У всех трех пород биохимические исследования проводили в сочетании с микроскопическим анализом тканей. Подготовку образцов осуществляли по общепринятой методике: материал фиксировали глютаральдегидом и четырехокисью осмия, обезживали и погружали в смесь эпоновых смол [Novitskaya, Kushnir, 2006]. На ультратоме LKB IV (Sweden) изготавливали срезы толщиной 2 мкм и окрашивали их сафранином. Исследования осуществляли с использованием светового микроскопа Axiolmager A1 (Germany).

Активность апопластной инвертазы (мкм распавшейся сахарозы на г сырого веса) у березы повислой в слое тканей, включающем проводящую флоэму и камбиальную зону, в эксперименте с введением в участки ствола растворов экзогенной сахарозы

	Концентрация экзогенного раствора сахарозы			
	1,0 %	2,5 %	5,0 %	10,0 %
Активность апопластной инвертазы	48,7	61,1 (+12,4)	75,3 (+14,2)	112,2 (+36,9)

Примечание. В скобках приведены различия в активности фермента между настоящим и предыдущим вариантами опыта.



Содержание растворимых сахаров в слоях тканей, включающих проводящую флоэму, камбиальную зону и наружные слои ксилемы в эксперименте с введением растворов экзогенной сахарозы в концентрациях 1–10 %. К – контроль

Результаты и обсуждение

Результаты анатомического анализа тканей в эксперименте с введением экзогенной сахарозы в стволы березы, осины и ольхи подтвердили опубликованные ранее данные [Novitskaya, Kushnir, 2006; Карелина, Новицкая, 2011], поэтому в настоящей статье мы их подробно не рассматриваем.

Расщепление сахарозы осуществляют два фермента: сахарозосинтаза (СС) и инвертаза (Инв). В растениях обнаружены три формы инвертазы, различающиеся по своим биохимическим свойствам и месту локализации: вакуолярная (ВакИнв), цитоплазматическая (ЦитИнв) и апопластная (АпИнв). Сопоставление активности ферментов в эксперименте с введением растворов экзогенной сахарозы в ткань ствола обычной березы повислой показало, что в зоне экспериментального воздействия во всех вариантах опыта активность апопластной инвертазы намного превосходила активность остальных ферментов. Минимальные значения активности АпИнв превышали тот же показатель для ВакИнв, ЦитИнв и СС в 70, 500 и 2300 раз соответственно. Разница по максимальным значениям активности в том же порядке перечисления ферментов составила 100, 300 и 2900 раз. Таким образом, расщепление экзогенной сахарозы в тканях ствола березы осуществляла главным образом апопластная инвертаза.

Активность АпИнв медленно возрастала с увеличением концентрации экзогенного раствора от 1 до 5 % и резко увеличилась в варианте с 10%-й сахарозой (табл.). Содержание сахарозы соответствовало этим данным: с ростом концентрации раствора от 1 до 5 % ее уровень поднимался и резко снизился при введении 10%-го раствора (в 4 раза в слое тканей «проводящая флоэма и камбиальная зона» и в 15 раз в наружных слоях ксилемы) (рис.). В этом варианте опыта у березы наблюдалось усиление паренхиматизации флоэмы и ксилемы: во флоэме заметно увеличилась доля паренхимных клеток, в ксилеме была сформирована толстая прослойка паренхимной ткани.

У ольхи суммарное содержание сахаров во флоэме и ксилеме в контроле было выше, чем в эксперименте (см. рис.). В контроле и почти во всех вариантах опыта (кроме варианта с 10%-й сахарозой в ксилеме) фруктоза преобладала над глюкозой. Преобладание фруктозы было характерно для всех трех исследуемых пород, что согласуется с известными различиями в скорости вовлечения глюкозы и фруктозы в метаболические реакции: глюкоза

значительно быстрее расходуется в обменных процессах [Uggla et al., 2001; Magel et al., 2006].

В эксперименте сахароза в тканях ольхи отсутствовала (см. рис.). Это может быть связано как с интенсивной утилизацией сахарозы в стволе, так и с ее оттоком в другие органы, например в корни.

У осины в проводящей флоэме и камбиальной зоне контрольных образцов присутствовало небольшое количество сахарозы и только следы глюкозы и фруктозы (см. рис.). Полученные результаты позволяют заключить, что (1) период утилизации сахарозы в стволе осины подошел к завершению, (2) продукты расщепления сахарозы, очевидно, использованы на синтез запасных биополимеров, в том числе крахмала. Вакуолизация клеток паренхимы в контроле у осины была слабой.

В эксперименте сахароза и глюкоза у осины практически отсутствовали, но появились пики фруктозы (см. рис.). Накопление фруктозы в данном случае можно рассматривать как свидетельство изменения метаболического статуса клеток в результате введения дополнительной сахарозы. В зоне экспериментального воздействия в подавляющем большинстве клеток паренхимы флоэмы осины присутствовала крупная центральная вакуоль. Сахара в клетке могут накапливаться только в вакуоли. Увеличение концентрации вакуолярного раствора повышает осмотический потенциал клетки и усиливает приток в нее воды, в результате чего объем вакуолей возрастает. Исходя из вышесказанного, наблюдаемое повышение степени вакуолизации паренхимных клеток проводящей флоэмы осины, очевидно, связано с накоплением в них фруктозы.

Соотношение структурных элементов ксилемы и флоэмы у осины и ольхи в контроле и опыте не различалось, из чего следует, что утилизация дисахарида у них проходила в рамках нормального морфогенеза.

Заключение

Сопоставление данных по содержанию сахарозы и формированию паренхимы в тканях ствола березы показывает, что аккумуляция сахарозы сама по себе, по-видимому, не дает морфогенетического эффекта. Он наблюдается при расщеплении сахарозы апопластной инвертазой. При этом увеличение концентрации сахарозы выступает в качестве индуктора для повышения активности фермента. Нарушение структуры тканей березы при высокой активности апопластной инвертазы свидетельствует в пользу предположения о том, что продукты

апопластного расщепления сахарозы участвуют в подавлении дифференцировки проводящих элементов ксилемы и флоэмы и стимулируют дифференцировку клеток паренхимы.

Результаты экспериментов на стволах ольхи и осины позволяют заключить, что у них существуют механизмы быстрой утилизации больших количеств сахарозы, которые не допускают аккумулярования дисахарида в тканях ствола. Полученные данные представляют интерес для подтверждения взаимосвязи между увеличением доли паренхимы в проводящих тканях древесных растений и повышением активности апопластной инвертазы. С этих позиций сохранение нормальной структуры ксилемы и флоэмы у опытных растений ольхи и осины должно быть связано с вовлечением сахарозы в обмен веществ при активном участии других ферментов ее утилизации. Проведение исследований в данном направлении мы планируем в будущем.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института леса КарНЦ РАН 2014–2016.

Авторы выражают благодарность И. Н. Софроновой за помощь в проведении биохимических анализов.

Литература

Барильская Л. А. Сравнительный структурный анализ древесины березы повислой и карельской березы: дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1978. 157 с.

Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Красавина М. С., Мощенская Ю. Л. Активность сахарозосинтазы в тканях ствола карельской березы в период камбиального роста // Физиология растений. 2015а. Т. 62, № 3. С. 410–419. doi: 10.7868/S0015330315030057.

References

Baril'skaya L. A. Sravnitel'nyy strukturnyy analiz drevesiny berezy povisloy i karelskoy berezy [Comparative structural analysis of wood of silver birch and Karelian birch]: PhD Diss. (Biol.). Petrozavodsk, 1978. 157 p.

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Krasavina M. S., Moshchenskaya Yu. L. Aktivnost' sakharozosintazy v tkanyakh stvola karel'skoi berezy v period kambial'nogo rosta [Activity of sucrose synthase in trunk tissues of Karelian birch during cambial growth]. *Phyziologiya rasteniy [Plant Physiology]*. 2015a. Vol. 62, No 3. P. 410–419. doi: 10.7868/S0015330315030057.

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Krasavina M. S., Moshchenskaya Yu. L. Aktivnost' ivertazy v tkanyakh

Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Красавина М. С., Мощенская Ю. Л. Активность инвертазы в тканях ствола карельской березы // Физиология растений. 2015б. Т. 62, № 6. С. 804–813. doi: 10.7868/S0015330315060068.

Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Софронова И. Н. Динамика сахаров в тканях ствола *Betula pendula* (*Betulaceae*) при выходе из зимнего покоя // Растительные ресурсы. 2012. Т. 48, № 4. С. 554–564.

Карелина Т. В., Новицкая Л. Л. Влияние различных концентраций сахарозы и продуктов ее расщепления на морфогенез проводящих тканей осины, ольхи и березы // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: тезисы докл. межд. конф. (Петрозаводск, 20–24 июня 2011 г.). Петрозаводск, 2011. С. 107–112.

Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.

Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы образования узорчатой древесины // Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий: тезисы Всерос. конф. (Петрозаводск, 21–25 сентября 2015 г.). Петрозаводск, 2015. 14 с.

Aloni R. Ecophysiological implications of vascular differentiation and plant evolution // *Trees*. 2015. Vol. 29. P. 1–16. doi: 10.1007/s00468-014-1070-6.

Magel E., Kruse S., Lütje G., Liese W. Soluble carbohydrates and acid invertases involved in the rapid growth of developing culms in *Sasa palmata* (Bean) Camus // *Bamboo Science and Culture: J. Amer. Bamboo Soc.* 2006. Vol. 19, No 1. P. 23–29.

Novitskaya L. L., Kushnir F. V. The role of sucrose in regulation of trunk tissue development in *Betula pendula* Roth // *J. Plant Growth Regul.* 2006. Vol. 25, No 1. P. 18–29. doi: 10.1007/s00344-004-0419-2.

Ugglä C., Magel E., Moritz T., Sundberg B. Function and dynamics of auxin and carbohydrates during early-wood/latewood transition in Scots Pine // *Plant Physiology*, 2001. Vol. 125, No 4. P. 2029–2039. doi: 10.1104/pp.125.4.2029.

Поступила в редакцию 25.06.2015

stvola karel'skoi berezy v period kambial'nogo rosta [Invertase activity in trunk tissues of Karelian birch]. *Phyziologiya rasteniy [Plant Physiology]*. 2015b. Vol. 62, No 6. P. 804–813. doi: 10.7868/S0015330315060068.

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Sofronova I. N. Dinamika sakharov v tkanyakh stvola *Betula pendula* (*Betulaceae*) pri vykhode iz zimnego pokoya [Dynamics of sugars in trunk tissues of *Betula pendula* (*Betulaceae*) when exiting from winter dormancy]. *Rastitel'nye resursy [Plant resources]*. 2012. Vol. 48, No 4. P. 554–564.

Карелина Т. В., Новицкая Л. Л. Влияние различных концентраций сахарозы и продуктов ее расщепления на морфогенез проводящих тканей осины, ольхи

i berezy [Influence of different concentrations of sucrose and products of its cleavage on the conducting tissues morphogenesis of *Populus tremula* L., *Alnus incana* (L.) Moench and *Betula pendula* Roth.]. Strukturnye i funktsional'nye otkloneniya ot normal'nogo rosta i razvitiya rastenii pod vozdeistviem faktorov sredy: tezysi mezhd. konf. (Petrozavodsk, 20–24 iyunya 2011 g.). Petrozavodsk, 2011. P. 107–112.

Novitskaya L. L. Karelskaya bereza: mekhanizmy rosta i razvitiya strukturnykh anomalii [Karelian birch: mechanisms of growth and development of structural abnormalities]. Petrozavodsk: Verso, 2008. 144 p.

Novitskaya L. L. Karelskaya bereza: mekhanizmy obrazovaniya uzorchatoi drevesiny [Curly birch: the mechanisms behind the formation of figured wood]. Rastenija v usloviyah globalnykh i lokalnykh prirodno-klimaticheskikh i antropogennykh vozdeistviy: tezysi docl. Vseros. konf. (Petrozavodsk, 21–25 sentjabrja 2015 g.) Petrozavodsk, 2015. 14 p.

Aloni R. Ecophysiological implications of vascular differentiation and plant evolution. *Trees*. 2015. Vol. 29. P. 1–16. doi: 10.1007/s00468-014-1070-6.

Magel E., Kruse S., Lütje G., Liese W. Soluble carbohydrates and acid invertases involved in the rapid growth of developing culms in *Sasa palmata* (Bean) Camus. *Bamboo Science and Culture: J. Amer. Bamboo Soc.* 2006. Vol. 19, No 1. P. 23–29.

Novitskaya L. L., Kushnir F. V. The role of sucrose in regulation of trunk tissue development in *Betula pendula* Roth. *J. Plant Growth Regul.* 2006. Vol. 25, No 1. P. 18–29. doi: 10.1007/s00344-004-0419-2.

Ugglä C., Magel E., Moritz T., Sundberg B. Function and dynamics of auxin and carbohydrates during early-wood/latewood transition in Scots Pine. *Plant Physiology*, 2001. Vol. 125, No 4. P. 2029–2039. doi: 10.1104/pp.125.4.2029.

Received June 25, 2015

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Тарелкина Татьяна Владимировна

младший научный сотрудник лаб. физиологии и цитологии древесных растений
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: karelina.t.v@gmail.com
тел.: (8142) 568216

Новицкая Людмила Людвиговна

зав. лаб. физиологии и цитологии древесных растений, д. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: novits@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 568216

Галибина Наталия Алексеевна

зав. аналитической лабораторией, к. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: galibina@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

CONTRIBUTORS:

Tarelkina, Tatiana

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: karelina.t.v@gmail.com
tel.: (8142) 568216

Novitskaya, Lyudmila

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: novits@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 568216

Galibina, Natalia

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: galibina@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160