

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ ИЗБЫТКА ЦИНКА НА АПЕКС ПОБЕГА И ТЕМПЫ ОРГАНОГЕНЕЗА У РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ

Н. М. Казнина¹, Ю. В. Батова¹, А. Ф. Титов^{1,2}

¹ Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

² Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

В условиях вегетационного опыта изучали влияние избытка цинка в корнеобитаемой среде (160 мг/кг субстрата) на состояние апекса побега и темпы органогенеза у ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Нур во время прохождения растениями фазы выхода в трубку. Обнаружено, что у 30-дневных растений, находящихся в начале данной фазы развития, цинк в изученной концентрации тормозит рост апекса побега, отрицательно влияет на его дифференциацию и задерживает органогенез. Предполагается, что подобный эффект связан с прямым воздействием металла на меристематическую активность клеток апекса, а также с его опосредованным действием, обусловленным изменениями в клеточном метаболизме. Спустя 45 сут, при завершении растениями фазы выхода в трубку, негативный эффект цинка на апекс побега нивелировался, что, по всей видимости, связано с активацией внутриклеточных механизмов детоксикации металла и, как следствие, восстановлением меристематической активности клеток. При этом за счет сокращения времени прохождения VI этапа органогенеза опытные растения догоняли в своем развитии растения контрольного варианта и переходили к VII этапу органогенеза практически одновременно с ними. Из полученных результатов также следует, что морфофизиологический метод наблюдения за состоянием апекса побега и темпами органогенеза позволяет быстро и с высокой степенью надежности выявлять влияние тяжелых металлов на развитие злаков, причем даже в тех случаях, когда различий в наступлении фенофаз между опытными и контрольными растениями не наблюдается.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare* L.; цинк; фенологические фазы развития; состояние апекса побега; этапы органогенеза.

N. M. Kaznina, Yu. V. Batova, A. F. Titov. THE EFFECT OF ZINC EXCESS ON THE SHOOT APEX AND ORGANOGENESIS RATE IN BARLEY PLANTS

The effect of zinc excess in the root area (160 mg / kg substrate) on the state of the shoot apex and the rate of organogenesis in spring barley (*Hordeum vulgare* L.) v. Nur during the stem elongation development phase was studied in a pot experiment. In 30-days-old plants at the beginning of this phase, zinc in the given concentration inhibited the shoot apex growth, hindered its differentiation, and delayed organogenesis. This effect is supposed to be associated with the direct action of the metal on the meristematic activity of apex cells, as well as its mediated action due to changes in cellular metabolism. In 45-days-old plants, when the stem elongation phase was completed, the negative effect of zinc on the shoot apex was leveled off, apparently due to the activation of in-

tracellular mechanisms of metal detoxification and, as a consequence, the recovery of cell meristematic activity. Owing to the shortening of the organogenesis stage VI, the experimental plants caught up with the control plants in their development and proceeded to stage VII of organogenesis almost simultaneously with them. It also follows from the obtained results that the morphophysiological method of monitoring the state of shoot apex and the rate of organogenesis allows one to quickly and quite reliably detect the effect of heavy metals on cereals development, even where there are no visible differences in the onset of phenophases between experimental and control plants.

Key words: *Hordeum vulgare* L.; zinc; phenological phases of development; stages of organogenesis; state of shoot apex.

Введение

Способность растений к постоянному росту связана с функционированием у них апикальных меристем корня и стебля, где происходят процессы, определяющие рост и морфогенез органов [Зубов, 2016]. Помимо этого, апикальные меристемы – это основные места синтеза таких фитогормонов, как цитокинины (апикальная меристема корня) и ауксины (апикальная меристема побега) [Полевой, Саламатова, 1991]. Известно, что меристематические клетки весьма чувствительны к различным видам стрессового воздействия, в частности, к высоким и низким температурам, засухе, засолению, повышенному уровню радиации [Довгало и др., 2001; Кравец и др., 2011; Feller et al., 2015]. Тяжелые металлы также оказывают негативное влияние на клетки апикальных меристем. Например, при повышении концентрации в корнеобитаемой среде кадмия и свинца замедляется интенсивность клеточных делений в меристеме корня душистого горошка [Бессонова, 1991] и кукурузы [Нестерова, 1991], а у паслена [Feller et al., 2015] и арабидопсиса [Yang, Huang, 2016] снижается количество клеток на всех фазах митоза и уменьшаются их размеры. Нами ранее был выявлен отрицательный эффект кадмия, свинца и цинка на рост и дифференциацию апикальной меристемы стебля у ячменя и овса [Казнина и др., 2006; Казнина, 2016]. Кроме того, было показано, что на основании наблюдений за состоянием апекса побега злаков и за темпами их органогенеза (с помощью морфофизиологического метода) можно с высокой степенью надежности судить о развитии растений в присутствии тяжелых металлов (по сравнению с общепринятой визуальной оценкой наступления отдельных фенологических фаз). Однако эти исследования ограничивались лишь начальными этапами онтогенеза. Данных о влиянии тяжелых металлов на состояние апекса побега на более поздних этапах развития, когда происходит закладка органов цветка

и формируется зачаточное соцветие, в известной нам литературе нет. Хотя такого рода сведения чрезвычайно важны, особенно в отношении злаков, поскольку успешное прохождение этих этапов является основой их будущей высокой семенной продуктивности [Чельцова, 1980].

В этой связи в задачу настоящего исследования входило изучение влияния избытка цинка, как одного из наиболее распространенных загрязнителей окружающей среды из группы тяжелых металлов, на рост и дифференциацию апекса побега, а также на темпы органогенеза у растений ячменя во время прохождения ими фазы выхода в трубку, которая является у злаков наиболее продолжительной (начинаясь с инициации зачатков первых колосков и заканчиваясь гаметогенезом).

Материалы и методы

Растения ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Нур выращивали в условиях вегетационного опыта в сосудах с песком. Полив осуществляли питательным раствором Хогланда – Арнона с оптимальной концентрацией цинка (2 мкМ) (контроль). Избыток цинка создавали путем его одноразового внесения в песчаный субстрат в концентрации 160 мг/кг субстрата в виде сернокислой соли при закладке опыта. Объем питательного раствора для полива выбирался с учетом сохранения исходных концентраций цинка. Спустя 30 и 45 сут после посева у растений устанавливали фенологическую фазу, с использованием бинокулярной лупы МБС-10 измеряли длину апекса главного побега и количество колосков II порядка, а также определяли этап органогенеза [Куперман, 1984]. Повторность в пределах одного варианта опыта составляла 10 растений, весь опыт повторяли дважды. Достоверность различий между вариантами опыта оценивали с помощью критерия Стьюдента при уровне значимости $p < 0,05$. На рисунках представлены средние значения и их стандартные ошибки.

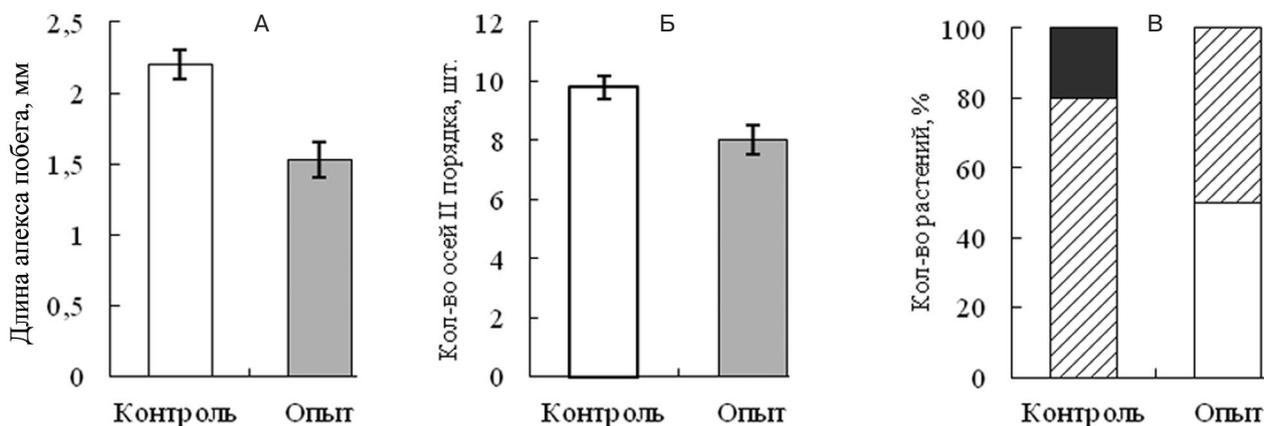


Рис. 1. Влияние избытка цинка (160 мг/кг субстрата) на длину апекса побега (А), количество осей II порядка (Б) и темпы органогенеза (В) (□ – IV этап органогенеза; ▨ – V этап; ■ – VI этап) у растений ячменя сорта Нур в начале фазы выхода в трубку

Fig. 1. Impact of zinc excess (160 mg / kg substrate) on the shoot apex length (A), number of second-order axes (Б) and rate of organogenesis (B) (□ – IV stage of organogenesis; ▨ – V stage; ■ – VI stage) in barley plants v. Nur at the beginning of the stem elongation development phase

Результаты и обсуждение

В ходе проведенного исследования четко выраженных визуальных различий между растениями контрольного и опытного вариантов по наступившей фенологической фазе выявлено не было: через 30 сут после посева у всех растений зафиксировано начало фазы выхода в трубку. В то же время обнаружено отрицательное воздействие избытка цинка на рост и дифференциацию апекса побега. В частности, его длина у растений опытного варианта оказалась на 30 % меньше, чем в контроле (рис. 1, А). Уменьшалось также (почти на 20 % по сравнению с контролем) количество закладываемых на апексе побега осей II порядка (колосковых бугорков) – будущих элементов соцветия (рис. 1, Б). При этом наблюдалось и значительное замедление темпов органогенеза (рис. 1, В). Например, если в контроле у 80 % растений был отмечен V этап органогенеза, а у 20 % даже VI этап, то при избытке цинка в корнеобитаемой среде только половина растений достигли V этапа органогенеза, а остальные находились на IV этапе.

Спустя 45 сут от посева у растений обоих вариантов опыта было зафиксировано окончание фазы выхода в трубку. В это время ингибирующее действие металла на рост апекса побега несколько ослабевало. В частности, его длина у растений опытного варианта практически не отличалась от контроля (рис. 2, А). Не было обнаружено и отставаний в наступлении очередного этапа органогенеза: все растения находились на VII этапе (рис. 2, Б).

По аналогии с другими видами стрессовых воздействий торможение роста апекса побега

у ячменя в присутствии избытка цинка в корнеобитаемой зоне, очевидно, является следствием снижения меристематической активности клеток. Это может быть связано с увеличением продолжительности отдельных фаз митоза [Шматько и др., 1994] или с уменьшением в клетках апикальной меристемы содержания нуклеиновых кислот и белков [Аветисова, 1971]. Нельзя исключить и снижение обеспеченности меристематических клеток ассимилятами, что обусловлено отрицательным воздействием металла на фотосинтетический аппарат, а также элементами минерального питания вследствие нарушения процессов поглощения и транспорта ионов [Куперман, 1984]. Наконец, учитывая, что цинк способен накапливаться в апексе побега [Feller et al., 2015], возможно его прямое влияние на клеточное деление, в основе которого лежит связывание ионов металла с сульфгидрильными группами белков веретена и ферментов, ответственных за прохождение митоза [Иванов и др., 2003; Серегин, Кожевникова, 2006]. С другой стороны, хорошо известно, что при воздействии на растения тяжелых металлов в их клетках активируются различные защитные механизмы, обеспечивающие детоксикацию их ионов, в частности, связывание токсичных ионов в цитозоле хелаторами [Титов и др., 2014]. Очевидно, благодаря эффективному функционированию этих механизмов негативное влияние избытка цинка на меристематические клетки в процессе роста и развития ячменя постепенно снижалось, что привело к восстановлению активного деления клеток меристемы. Однако меньшее количество сформированных в эту фазу развития ко-

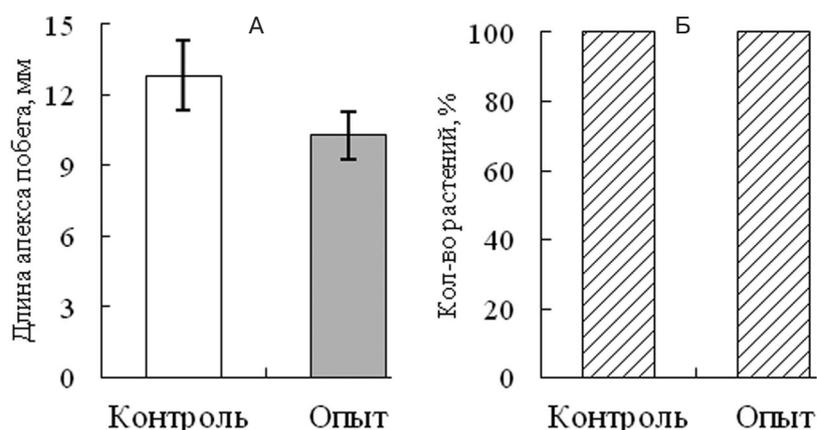


Рис. 2. Влияние избытка цинка (160 мг/кг субстрата) на длину апекса побега (А) и темпы органогенеза (Б) (□ – VII этап органогенеза) у растений ячменя сорта Нур в конце фазы выхода в трубку

Fig. 2. Impact of zinc excess (160 mg / kg substrate) on the shoot apex length (A) and rate of organogenesis (Б) (□ – VII stage of organogenesis) in barley plants v. Nur at the end of the stem elongation development phase

лосков II порядка, зафиксированное в нашем опыте, в дальнейшем неизбежно отрицательно отразится на размере колоса и семенной продуктивности растений [Казнина и др., 2006; Батова и др., 2012].

Необходимо отметить, что проведенные нами исследования затрагивали только одну фазу развития культурных злаков – фазу выхода в трубку. Однако в течение этого временного периода растения проходят четыре этапа органогенеза – с IV по VII, которые характеризуются серьезными изменениями в апексе побега. В частности, на IV этапе органогенеза происходит дифференциация апекса, образуются оси II порядка (будущие колоски). На V этапе наблюдается начало образования и дифференциации качественно новых органов – цветков, определяется потенциальная семенная продуктивность колоса. На VI–VII этапах органогенеза происходят процессы макро- и микроспорогенеза, формируются мужской и женский гаметофиты. VII этап органогенеза важен также тем, что в этот период усиленно растут в длину все элементы колоса [Куперман, 1984]. Установлено, что от успешного протекания этих процессов во многом зависит будущая семенная продуктивность злаков и любое стрессовое воздействие на растения на этих этапах развития может заметно снизить ее. Тем не менее, как показывают исследования, факторы окружающей среды, не выходящие за границы субповреждающих значений, в большинстве случаев вызывают лишь изменение продолжительности этапов органогенеза, и только сильные стрессовые воздействия приводят к его нарушениям [Казнина и др., 2006; Gol et al., 2017].

В частности, в наших опытах в присутствии избытка цинка в корнеобитаемой среде у ячменя несколько задерживалось наступление V этапа органогенеза. Однако в дальнейшем благодаря сокращению продолжительности VI этапа растения опытного варианта догоняли в своем развитии контрольные растения и переходили к VII этапу органогенеза практически одновременно с ними.

Заключение

Результаты проведенного исследования показывают, что избыток цинка в корнеобитаемой среде тормозит рост апекса побега у ячменя, негативно влияет на его дифференциацию и задерживает органогенез растений, что отчетливо проявляется в начале фазы выхода в трубку. Очевидно, это связано как с прямым воздействием металла на меристематическую активность клеток, так и с его опосредованным действием через изменение клеточного метаболизма. Однако в дальнейшем в процессе развития растений (в конце фазы выхода в трубку) негативный эффект цинка на изученные процессы нивелируется, что, по всей видимости, обусловлено активацией внутриклеточных механизмов детоксикации металла. В результате меристематическая активность клеток восстанавливается и апекс побега возобновляет свой рост. При этом за счет сокращения времени прохождения VI этапа органогенеза опытные растения догоняют в своем развитии растения контрольного варианта и переходят к VII этапу органогенеза практически одновременно с ними.

Проведенные исследования также подтвердили, что морфофизиологический метод наблюдения за состоянием апекса побега и темпами органогенеза у злаков позволяет быстро и с высокой степенью надежности выявлять воздействие тяжелых металлов на развитие растений даже в тех случаях, когда визуальные различия в наступлении фаз между опытными и контрольными вариантами отсутствуют.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0221-2017-0051).

Литература

Аветисова Л. В. Гистохимическое изучение конуса нарастания пшеницы в связи с задержкой роста и развития растений // Экспериментальная биология сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1971. С. 132–143.

Батова Ю. В., Лайдинен Г. Ф., Казнина Н. М., Титов А. Ф. Влияние загрязнения кадмием на семенную продуктивность однолетних злаков // Агрохимия. 2012. № 6. С. 74–79.

Бессонова В. В. Клеточный анализ роста корней *Lathyrus odoratus* L. при действии тяжелых металлов // Цитология и генетика. 1991. Т. 25, № 6. С. 18–24.

Довгалюк А. И., Калиняк Т. Б., Блюм Я. Б. Цитогенетические эффекты солей токсичных металлов в клетках апикальной меристемы корней проростков *Allium cepa* L. // Цитология и генетика. 2001. Т. 35, № 2. С. 3–10.

Зубов Д. А. Стволовые клетки растений и животных: две стороны одной медали. Ч. 1 // Гены и клетки. 2016. Т. XI, № 3. С. 14–22.

Иванов В. Б., Быстрова Е. И., Серегин И. В. Сравнение влияния тяжелых металлов на рост корня в связи с проблемой специфичности и избирательности их действия // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 3. С. 445–454.

Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф., Титов А. Ф. Влияние кадмия на апикальные меристемы стебля растений ячменя // Онтогенез. 2006. Т. 37, № 6. С. 444–448.

Казнина Н. М. Физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы устойчивости

растений семейства *Poaceae* к тяжелым металлам: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2016. 48 с.

Кравец Е. А., Михеев А. Н., Овсянникова Л. Г., Гродзинский Д. М. Критический уровень радиационного повреждения апикальной меристемы корня и механизмы ее восстановления у *Pisum sativum* L. // Цитология и генетика. 2011. № 1. С. 24–34.

Куперман Ф. М. Морфофизиология растений. Морфофизиологический анализ этапов органогенеза различных жизненных форм покрытосеменных растений. М.: Высш. шк., 1984. 240 с.

Нестерова А. И. Изменение организации меристемы главных корней проростков кукурузы при действии некоторых тяжелых металлов // Современные проблемы экологии и анатомии растений: Материалы 2-го Всесоюз. совещ. (Владивосток, 10–16 сент. 1990 г.). Владивосток, 1991. С. 109–116.

Полевой В. В., Саламатова Т. С. Физиология роста и развития растений: Учеб. пособие. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. 239 с.

Серегин И. В., Кожевникова А. Д. Физиологическая роль никеля и его токсическое действие на высшие растения // Физиология растений. 2006. Т. 53, № 2. С. 285–308.

Титов А. Ф., Казнина Н. М., Таланова В. В. Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. 194 с.

Чельцова Л. П. Рост конусов нарастания побегов в онтогенезе растений / Ред. А. А. Горшкова. Новосибирск: Наука, 1980. 192 с.

Шматько И. Г., Жук О. И., Молошага Н. В. Восстановительная способность стеблевых меристем озимой пшеницы после действия водного стресса // Физиология и биохимия культ. растений. 1994. Т. 26, № 2. С. 185–188.

Feller U., Anders I., Wei S. Effects of PEG-induced water deficit in *Solanum nigrum* on Zn and Ni uptake and translocation in split root systems // Plants. 2015. Vol. 4. P. 284–297. doi: 10.3390/plants4020284

Gol L., Tomé F., vonKorff M. Floral transitions in wheat and barley: interactions between photoperiod, abiotic stresses, and nutrient status // J. Exp. Bot. 2017. Vol. 68, no. 7. P. 1399–1410. doi: 10.1093/jxb/erx055

Yuan H. M., Huang X. Inhibition of root meristem growth by cadmium involves nitric oxide-mediated repression of auxin accumulation and signalling in Arabidopsis // Plant Cell Environ. 2016. Vol. 39. P. 120–135. doi: 10.1111/pce.12597

Поступила в редакцию 14.09.2018

References

Avetisova L. V. Gistokhimicheskoe izuchenie konusa narastaniya pshenitsy v svyazi s zaderzhkoi rosta i razvitiya rastenii [Histochemical study of the cone of wheat growth due to delayed growth and development of plants]. *Ekspierimental'naya biol. sel'skokh. rast.* [Experimental biol. of agricultural plants]. Moscow: Nauka, 1971. P. 132–143.

Batova Yu. V., Laidinen G. F., Kaznina N. M., Titov A. F. Vliyaniye zagryazneniya kadmиеm na semen-

nyuyu produktivnost' odnoletnikh zlakov [Influence of cadmium contamination on the seed productivity of annual cereals]. *Agrokhimiya* [Agrochemistry]. 2012. No. 6. P. 74–79.

Bessonova V. V. Kletochnyi analiz rosta kornei *Lathyrus odoratus* L. pri deistvii tyazhelykh metallov [Cellular analysis of root growth of *Lathyrus odoratus* L. under the action of heavy metals]. *Tsitologiya i genetika* [Cytol. Genet.]. 1991. Vol. 25, no. 6. P. 18–24.

Chel'tsova L. P. Rost konusov narastaniya pobegov v ontogeneze rastenii [Growth of shoot cones in plant ontogeny]. Novosibirsk: Nauka, 1980. 192 p.

Dovgalyuk A. I., Kalinyak T. B., Blyum Y. B. Tsitogeneticheskie efekty solei toksichnykh metallov v kletkakh apikal'noi meristemy kornei prorstkov *Allium cepa* L. [Cytogenetic effects of toxic metals salts in the root cells of the apical meristem of *Allium cepa* L. seedlings]. *Tsitologiya i genetika* [Cytol. Genet.]. 2001. Vol. 35, no. 2. P. 3–10.

Ivanov V. B., Bystrova E. I., Seregin I. V. Sravnenie vliyaniya tyazhelykh metallov na rost kornya v svyazi s problemoi spetsifichnosti i izbiratel'nosti ikh deistviya [Comparison of the influence of heavy metals on root growth in connection with the problem of specificity and selectivity of their action]. *Fiziol. rast.* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2003. Vol. 50, no. 3. P. 445–454.

Kaznina N. M. Fiziologo-biokhimicheskie i molekulyarno-geneticheskie mekhanizmy ustoychivosti rastenii semeistva Poaceae k tyazhelym metallam [Physiological-biochemical and molecular-genetic mechanisms of Poaceae plants resistance to heavy metals]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg, 2016. 48 p.

Kaznina N. M., Laidinen G. F., Titov A. F. Vliyaniye kadmiya na apikal'nye meristemy steblya rastenii yachmenya [Influence of cadmium on apical stems of barley plants]. *Ontogenez* [Ontogenesis]. 2006. Vol. 37, no. 6. P. 444–448.

Kravets E. A., Mikheev A. N., Ovsyannikova L. G., Grodzinskii D. M. Kriticheskii uroven' radiatsionnogo povrezhdeniya apikal'noi meristemy kornya i mekhanizmy ee vosstanovleniya u *Pisum sativum* L. [Critical level of radiation damage to the apical root meristem and the mechanisms of its restoration in *Pisum sativum* L.]. *Tsitologiya i genetika* [Cytol. Genet.]. 2011. Vol. 1. P. 24–34.

Kuperman F. M. Morfofiziologiya rastenii. Morfofiziologicheskii analiz etapov organogeneza razlichnykh zhiznennykh form pokrytosemennykh rastenii [Morphophysiology of plants. Morphophysiological analysis of the organogenesis stages in various life forms of angiosperms]. Moscow: Vyssh. shk., 1984. 240 p.

Nesterova A. I. Izmenenie organizatsii meristemy glavnykh kornei prorstkov kukuruzy pri deistvii nekotorykh tyazhelykh metallov [Change in the organiza-

tion of the main roots meristem of maize seedlings under the action of some heavy metals]. *Sovremennyye probl. ekol. i anatomii rastenii: Mat-ly 2-go Vsesoyuz. soveshch. (Vladivostok, 10–16 sent. 1990 g.)* [Modern problems of plant ecology and anatomy: Proceed. 2nd All-Union Meeting (Vladivostok, Sept. 10–16, 1990)]. P. 109–116.

Polevoi V. V., Salamatova T. S. Fiziologiya rosta i razvitiya rastenii: ucheb. posobie [Physiology of plant growth and development: a textbook]. Leningrad: LGU, 1991. 239 p.

Seregin I. V., Kozhevnikova A. D. Fiziologicheskaya rol' nikelya i ego toksicheskoe deistvie na vysshie rasteniya [The physiological role of nickel and its toxic effect on higher plants]. *Fiziol. rast.* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2006. Vol. 53, no. 2. P. 285–308.

Shmat'ko I. G., Zhuk O. I., Moloshaga N. V. Vosstanovitel'naya sposobnost' steblevykh meristem ozimoi pshenitsy posle deistviya vodnogo stressa [Restorative capacity of winter wheat stem meristems after the action of water stress]. *Fiziol. i biokhim. kul't. rast.* [Physiol. and Biochem. of Cult. Plants]. 1994. Vol. 26, no. 2. P. 185–188.

Titov A. F., Kaznina N. M., Talanova V. V. Tyazhelye metally i rasteniya [Heavy metals and plants]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2014. 194 p.

Zubov D. A. Stvolovye kletki rastenii i zhivotnykh: dve storony odnoi medali. Ch. 1 [Stem cells of plants and animals: two sides of the same coin. Part 1]. *Geny i kletki* [Genes and Cells]. 2016. Vol. XI, no. 3. P. 14–22.

Feller U., Anders I, Wei S. Effects of PEG-induced water deficit in *Solanum nigrum* on Zn and Ni uptake and translocation in split root systems. *Plants*. 2015. Vol. 4. P. 284–297. doi: 10.3390/plants4020284

Gol L., Tomé F., vonKorff M. Floral transitions in wheat and barley: interactions between photoperiod, abiotic stresses, and nutrient status. *J. Exp. Bot.* 2017. Vol. 68, no. 7. P. 1399–1410. doi: 10.1093/jxb/erx055

Yuan H. M., Huang X. Inhibition of root meristem growth by cadmium involves nitric oxide-mediated repression of auxin accumulation and signalling in Arabidopsis. *Plant Cell Environ.* 2016. Vol. 39. P. 120–135. doi: 10.1111/pce.12597

Received September 14, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Казнина Наталья Мстиславовна

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: kaznina@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

CONTRIBUTORS:

Kaznina, Natalia

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: kaznina@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706

Батова Юлия Валерьевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: batova@krc.karelia.ru

Титов Александр Федорович

главный научный сотрудник отдела комплексных
научных исследований КарНЦ РАН, руководитель 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

Batova, Yulia

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

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