

УДК 546.48:577.125.8:[581.143.6:582.632.1]

ВЛИЯНИЕ КАДМИЯ НА МОРФО- И ОРГАНОГЕНЕЗ БЕРЕЗЫ *IN VITRO*

Л. В. Ветчинникова¹, Т. Ю. Кузнецова¹, А. Ф. Титов²

¹Институт леса Карельского научного центра РАН

²Институт биологии Карельского научного центра РАН

В условиях *in vitro* изучалось влияние разных концентраций кадмия (10^{-6} – 10^{-3} М) на морфо- и органогенез березы. Показано, что в концентрации 10^{-6} М кадмий способен стимулировать рост побегов и формирование листового аппарата. Одновременно с этим наблюдалось повышение в содержании ненасыщенных жирных кислот в составе липидов. С увеличением в питательной среде концентрации кадмия до 10^{-5} М происходило его накопление в растущих побегах, что сопровождалось снижением не только скорости органогенеза тканевой культуры, но и уровня ненасыщенности жирных кислот. В варианте с концентрацией кадмия 10^{-4} М отмечено не только ингибирование морфо- и органогенеза березы, но и нарушение процессов поглощения и транспорта минеральных элементов. При этом коэффициент ненасыщенности липидов был близким к единице. Концентрация кадмия 10^{-3} М оказалась критической. В этом случае рост и развитие побегов полностью прекращались, а спустя 5–7 сут они погибали. Судя по полученным данным, одним из важных показателей в развитии защитно-приспособительных реакций побегов березы на воздействие кадмия в условиях *in vitro* является изменение ненасыщенности жирнокислотного состава липидов: она увеличивается при включении механизмов детоксикации металла и снижается при нарушении последних.

К л ю ч е в ы е с л о в а: *Betula pendula* Roth, *Betula pendula* var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, *in vitro*, кадмий, морфо- и органогенез, жирнокислотный состав.

L. V. Vetchinnikova, T. Yu. Kuznetsova, A. F. Titov. EFFECT OF CADMIUM ON *IN VITRO* MORPHO- AND ORGANOGENESIS IN BIRCH

The effect of different concentrations of cadmium (10^{-6} – 10^{-3} M) on the morpho- and organogenesis in birch was studied *in vitro*. It is shown that at a concentration of 10^{-6} M cadmium is able to stimulate the growth of shoots and the formation of foliage. Simultaneously an increase in the content of unsaturated fatty acids in the lipid composition was observed. With the increase in the medium cadmium concentrations up to 10^{-5} M its accumulation occurred in the growing shoots, which was accompanied by a decrease in the rate of organogenesis in tissue culture as well as in the level of unsaturated fatty acids. In the treatment with cadmium concentration of 10^{-4} M, the inhibition of morpho- and organogenesis in birch as well as a decline in the absorption and transport of mineral elements was noted. The coefficient of unsaturated lipids was close to one. Cadmium concentration of 10^{-3} M was critical. In this case the growth and development of shoots stopped completely and 5–7 days later they died back. Based on the obtained data, a change in the unsaturated fatty acid composition of lipids is one of the most important indicators in the development of protective and adaptive response of birch shoots to *in vitro* exposure to cadmium: it increases with an activation of metal detoxification mechanisms and decreases with its malfunction.

Введение

Влиянию тяжелых металлов на рост и развитие растений посвящено большое количество исследований [Ильин, 1991; Das et al., 1997; Vassilev, Yordanov, 1997; Clemens, 2001; Memon et al., 2001; Dong et al., 2005; Казнина и др., 2006; Титов и др., 2007; Kaznina et al., 2008; Серегин, 2009 и др.], но подавляющее большинство из них проводилось на травянистых растениях. Древесные породы изучены в этом отношении гораздо хуже, а имеющиеся работы [Gussarsson, 1994; Gussarsson et al., 1996; Utriainen et al., 1997; Kopponen et al., 2001], касающиеся, в частности, изучения металлоустойчивости березы, носят единичный характер.

Вместе с тем такого рода данные имеют не только большой научный, но и практический интерес, который связан с возможностью восстановления лесов на значительных по площади территориях, загрязненных тяжелыми металлами [Kopponen et al., 2001]. Более того, некоторые исследователи [Amiro, Courtin, 1981; Eltrop et al., 1991; Franiel, Więski, 2005; Диярова и др., 2009; Ветчинникова и др., 2013 и др.] считают, что для этого целесообразно использовать именно березу. Хотя остается открытым вопрос об особенностях реакции березы на действие тяжелых металлов, особенно на ранних этапах их развития, когда растения особенно чувствительны к различным неблагоприятным воздействиям.

Исходя из сказанного выше, целью исследований явилось изучение особенностей морфо- и органогенеза березы в условиях *in vitro* в присутствии в питательной среде разных концентраций кадмия.

Материалы и методы

Опыты проводили с использованием культуры тканей березы повислой *Betula pendula* Roth и карельской березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, представленной коллекцией клонов, полученной нами ранее из апикальной меристемы и ее производных в условиях *in vitro*. Исходные побеги состояли из стебля длиной 4–5 мм и 1–2 листьев размером около 2 x 3 мм (рис. 1, А).

В качестве питательной среды использовали агаризованную минеральную основу Мурашиге–Скуга [Murashige, Skoog, 1962]. При про-

ведении опытов в питательную среду одноразово вносили уксуснокислую соль кадмия (Cd^{+2}) в концентрациях 10^{-6} , 10^{-5} , 10^{-4} или 10^{-3} М. Об устойчивости тканей березы к действию кадмия судили по их способности к морфо- и органогенезу (рост стебля, число листьев и их площадь, формирование новых побегов). Культивирование осуществляли в течение 30 сут при температуре 25 ± 2 °C, 16-часовом фотопериоде и искусственном освещении (4,5 клк).

Площадь листовых пластинок (после сканирования) определяли путем анализа изображения с привлечением программы SigmaScan Pro 5.0 Image Analysis Software (SPSS Inc, США). Липиды из тканей экстрагировали смесью хлороформа и метанола в соотношении 2:1 по объему [Folch et al., 1957]. Фракции липидов извлекали методом колоночной хроматографии следующими растворителями: нейтральные липиды – хлороформом, гликолипиды – ацетоном, фосфолипиды – метанолом. Жирные кислоты анализировали в виде их метиловых эфиров на газожидкостном хроматографе «Хроматэк – Кристалл-5000» (Россия). Содержание кадмия, кальция, магния, цинка, марганца и железа определяли на атомно-абсорбционном спектрофотометре AA-6800 («Shimadzu», Япония). Математическую обработку данных осуществляли с помощью общепринятых методов вариационной статистики с использованием пакета программ Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

Исследование показало, что в культуре тканей березы повислой и карельской березы с увеличением в питательной среде концентрации кадмия от 10^{-6} до 10^{-3} М происходило его накопление в растущих побегах (рис. 2, А). Отметим, что поступление металла в растительные ткани продолжалось до тех пор, пока величина его концентрации не становилась токсической, что наблюдалось при применении концентрации 10^{-4} М и сопровождалось некротизацией пораженных клеток (рис. 1, Б, Г). Химический анализ побегов контрольного варианта не обнаружил присутствие в них кадмия.

По мнению ряда авторов [Ouzounidou et al., 1997; White, Broadley, 2003], накопление кадмия в тканях может изменяться в зависимости от присутствия Са в питательной среде, что связано с их конкуренцией при транспорте



Рис. 1. Влияние кадмия на рост и развитие побегов березы *in vitro* в начале эксперимента (А) и спустя 7 (Б), 14 (В) и 21 (Г) сут

и поступлении ионов в растительную ткань, поскольку кальций также транспортируется преимущественно по клеточным оболочкам. Однако у разных видов растений влияние кальция на перемещение кадмия неодинаково: у одних растений его накопление в присутствии кальция уменьшается, у других – увеличивается. Согласно нашим данным, *in vitro* при токсической концентрации (10^{-4} М) на фоне возрастающего содержания кальция (рис. 2, Б) в побегах изученных берез поступление кадмия усиливалось (см. рис. 2, А), что сопровождалось увеличением его ингибирующего действия на рост.

Вопрос о взаимодействии кадмия с другими металлами изучается в течение многих лет, но до сих пор не получил однозначного ответа.

Тем не менее считается, что кадмий, в свою очередь, также способен влиять на поглощение, транспорт и использование других элементов. В побегах березы, полученных на питательной среде в условиях *in vitro*, кадмий в целом стимулировал поглощение как макроэлементов – кальция, магния (см. рис. 2, Б, В), так и микроэлементов – цинка, марганца и железа (рис. 2, Г–Е). Однако в небольших концентрациях кадмий препятствовал поступлению магния (см. рис. 2, В), цинка (см. рис. 2, Г) и железа (см. рис. 2, Е). Ранее подобные результаты были получены в экспериментах с травянистыми растениями [Ильина и др., 1979; Peterson, Girling, 1981].

Проведенные исследования также показали, что реакция березы повислой и карельской

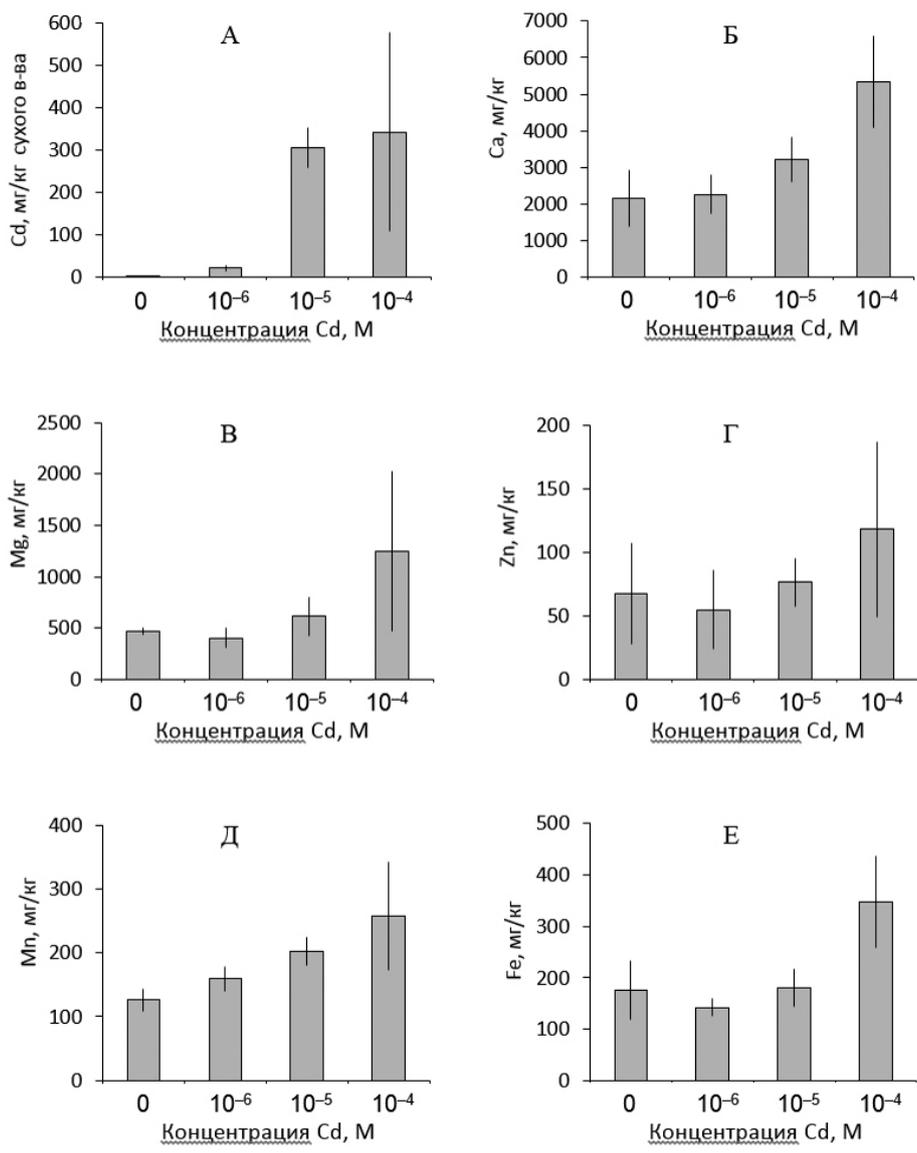


Рис. 2. Содержание кадмия (А), кальция (Б), магния (В), цинка (Г), марганца (Д) и железа (Е) в побегах березы (спустя 28 сут от начала эксперимента *in vitro*)

березы на воздействие кадмия в условиях культуры тканей носит односторонний характер и не зависит от их видовых особенностей. Опыты выявили небольшое стимулирующее действие кадмия в самой низкой из изученных концентраций (10⁻⁶ М). Так, уже на 7-е сут от начала эксперимента отмечена индукция деятельности пазушных меристем и рост побегов (см. рис. 1, Б; 3, А, Б). Положительное влияние металла отразилось также на суммарной площади фотосинтезирующей поверхности листьев: она увеличилась более чем на 20 % (рис. 3, В). Кроме того, в присутствии в питательной среде кадмия в концентрации 10⁻⁶ М отмечено увеличение суммы ненасыщенных жирных кислот. Особенно заметно это проявилось во фракции гликолипидов, в которых наблюда-

лось повышение коэффициента ненасыщенности (U/S) почти на 20 % (табл.). Предполагается, что подобное стимулирующее действие тяжелых металлов на ростовые процессы может быть связано с активизацией клеточного деления, изменением баланса гормонов или усилением хелатирующей способности клеток растений для ионов этого металла [Титов и др., 2007 и др.]. В условиях культуры тканей подобный эффект может усиливаться за счет высокой синтетической активности клеток развивающихся морфологических структур, которые делают их аттрагирующим центром для транспорта питательных веществ.

Возрастание концентрации кадмия в питательной среде до 10⁻⁵ М сопровождалось угнетением роста побегов, уменьшением площади

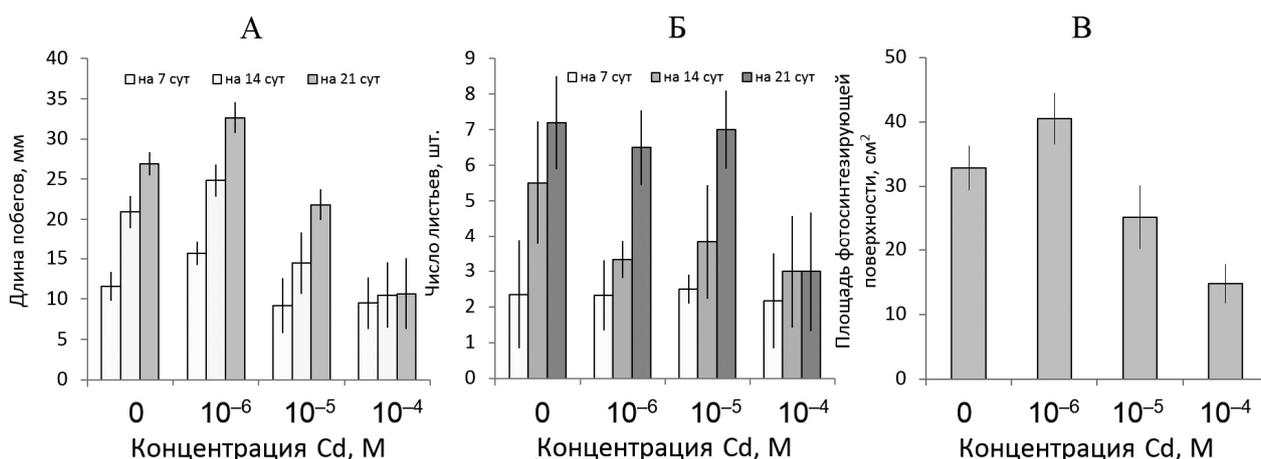


Рис. 3. Влияние кадмия на рост побегов березы (А), образование листьев (Б) и их площадь (В) *in vitro*

листовых пластинок (рис. 3, А, В), а также заметным снижением коэффициента ненасыщенности как в нейтральных липидах, так и в гликолипидах (см. табл.). Ингибирование роста побегов кадмием, а также уменьшение площади листовых пластинок по сравнению с контрольными, очевидно, явилось следствием негативного влияния металла на процессы как деления, так и растяжения клеток [Гуральчук, 1994; Серегин, Иванов, 2001; Титов и др., 2007; Серегин, 2009 и др.].

Нарушения фотосинтетического аппарата побегов *in vitro* под влиянием кадмия визуально проявлялись не только в изменении размеров листовых пластинок, их числа, но и в хлорозе. Хлороз листьев при избытке кадмия, по мнению ряда авторов, появляется в результате уменьшения количества зеленых пигментов, главной причиной которого является подавление биосинтеза хлорофилла [Ali et al., 2000; Титов и др., 2007] и изменение структуры внешней мембраны хлоропластов [Barceló et al., 1988; Vassilev, Yordanov, 1997; Ouzounidou et al., 1997], а также мембран тилакоидов [Skorzynska-Polit, Baszynski, 1997]. В отдельных случаях хлороз в присутствии кадмия обуславливается его взаимодействием с другими металлами [Godbold, Hüttermann, 1985; Krots et al., 1989 и др.].

При внесении в питательную среду кадмия в концентрации 10^{-4} М происходило постепенное прекращение роста и развития побегов, а также угнетение процессов закладки и формирования новых органов (см. рис. 1, 3). На 14-е сут культивирования наблюдалась остановка морфо- и органогенеза (см. рис. 1, В; 3 А, Б). О нарушении процессов поглощения и транспорта минеральных элементов свидетельствует значительное ускорение их поступления в побеги (не менее чем в 2 раза) (см. рис. 2, А).

Одним из важных показателей ответной реакции побегов на содержание в питательной среде разных концентраций кадмия явилось изменение ненасыщенности жирнокислотного состава липидов. Например, если в контроле во всех изученных фракциях содержание ненасыщенных жирных кислот преобладало над суммой насыщенных более чем в 2 раза, то внесение кадмия вызывало заметное увеличение доли насыщенных жирных кислот: в нейтральных липидах – на 40 %, в гликолипидах – на 60 %, в фосфолипидах – на 20 % по сравнению с контролем. В целом это привело к снижению величины коэффициента ненасыщенности липидов (см. табл.). Более того, при применении кадмия в концентрации 10^{-4} М данный показатель оказался близким к единице (см. табл.), что говорит о практически полном выравнивании количества насыщенных и ненасыщенных жирных кислот; это особенно четко проявилось во фракции нейтральных липидов. В глико- и фосфолипидах содержание ненасыщенных жирных кислот уменьшилось более чем на 60 %. Столь существенное снижение уровня ненасыщенных жирных кислот под влиянием кадмия может рассматриваться как нарушение механизмов его детоксикации [Титов и др., 2007] на уровне липидного обмена, ведущее наряду с другими причинами к торможению и прекращению роста и развития побегов березы *in vitro*. По современным представлениям, роль липидных молекул не ограничивается формированием пограничной гидрофобной среды между гидрофильными компартментами клетки. От состава липидной среды зависит проницаемость мембран для различных соединений [Антонов, 1982], а также активность мембранных ферментов и чувствительность мембранных рецепторов [Бурлакова и др., 1982]. Кроме того, некоторые авто-

ры считают, что процессы окисления липидов могут играть роль механизма, регулирующего скорость деления клеток [Волков и др., 1982]. Наконец, показано, что ведущая роль в развитии неспецифических адаптивных реакций принадлежит модификациям мембран и мембранных липидов в сторону преобладания в них ненасыщенных жирных кислот [Белоус, Бондаренко, 1982; Жиров и др., 2007 и др.].

Влияние кадмия на величину коэффициента ненасыщенности (U/S) липидов отдельных фракций, содержащихся в побегах березы *in vitro*

Фракции липидов	Контроль	Концентрация кадмия, М		
		10 ⁻⁶	10 ⁻⁵	10 ⁻⁴
Нейтральные липиды	2,1	2,3	1,8	1,1
Гликолипиды	2,6	3,1	2,3	1,6
Фосфолипиды	2,4	1,9	1,9	1,6

Присутствие в питательной среде кадмия в концентрации 10⁻³ М оказалось критическим для морфо- и органогенеза березы, поскольку рост побегов и развитие листьев полностью прекратились, а спустя 5–7 суток наступала их гибель (см. рис. 1, Б). Вероятно, это связано с тем, что *in vitro* меристема и зона растяжения стебля характеризуются наличием слабодифференцированных тканей, что обуславливает отсутствие физиологических барьеров для беспрепятственного поступления из питательной среды ионов металлов.

Заключение

В целом результаты проведенных исследований показали, что кадмий в концентрации в питательной среде 10⁻⁶ М способен вызывать стимулирующий эффект на морфо- и органогенез березы *in vitro*, проявляющийся, в частности, в усилении роста побегов и формирования листового аппарата. Вместе с тем установлено, что эти процессы сопровождаются включением механизмов детоксикации металла, связанных с увеличением ненасыщенности жирных кислот, особенно явно выраженным во фракции гликолипидов, играющих важную роль в процессах фотосинтеза. С увеличением концентрации металла (до 10⁻⁵ М) происходило торможение роста и развития побегов березы, сформированных *in vitro*, на фоне снижения содержания ненасыщенных жирных кислот в составе их липидов. Явно выраженное негативное влияние на рост меристемы и дифференциацию ее производных, а также на темпы морфо- и органогенеза березы в условиях *in vitro* кадмий оказывает в концентрациях 10⁻⁴–10⁻³ М. При токсических дозах кадмия (10⁻⁴ М) в питательной среде наблюдалось не только

прекращение морфо- и органогенеза, но и нарушение процессов поглощения и транспорта минеральных элементов. При этом коэффициент ненасыщенности липидов оказался близким к единице. Такое резкое снижение содержания ненасыщенных жирных кислот под влиянием кадмия может рассматриваться как нарушение механизма детоксикации этого металла на уровне липидного обмена. Критической для жизнедеятельности оказалась концентрация 10⁻³ М. В этом случае рост и развитие побегов, сформированных *in vitro*, полностью прекратились, а спустя несколько дней они погибали.

Из полученных данных следует, что одним из важных показателей в развитии защитно-приспособительных реакций побегов на воздействие разных концентраций кадмия является изменение степени ненасыщенности жирнокислотного состава липидов, которая повышается при включении механизмов детоксикации и снижается при их нарушении.

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам аналитической лаборатории Института леса Карельского научного центра РАН за проведение химических анализов.

Литература

- Антонов В. Ф. Липиды и ионная проницаемость мембран. М.: Наука, 1982. 150 с.
- Белоус А. М., Бондаренко В. А. Структурные изменения биологических мембран при охлаждении. Киев: Наукова думка, 1982. 255 с.
- Бурлакова Е. Б., Архипова Г. В., Голощапов Л. Н. и др. Мембранные липиды как переносчики информации // Биоантиокислители в регуляции метаболизма в норме и патологии. М.: Наука, 1982. С. 74–83.
- Ветчинникова Л. В., Кузнецова Т. Ю., Титов А. Ф. Особенности накопления тяжелых металлов в листьях древесных растений на урбанизированных территориях в условиях Севера // Труды КарНЦ РАН. Серия Экспериментальная биология. 2013. № 3. С. 68–73.
- Волков В. И., Полежаев А. А., Чернавский Д. С. Роль структурных свойств плазматической мембраны и процессов свободнорадикального окисления липидов в регуляции деления клеток // Биоантиокислители в регуляции метаболизма в норме и патологии. М.: Наука, 1982. С. 74–83.
- Гуральчук Ж. З. Механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам // Физиология и биохимия культ. растений. 1994. Т. 26, № 2. С. 107–117.
- Диярова Э. З., Гиниятуллин Р. Х., Кулагин А. А. Содержание металлов в древесных растениях, произрастающих на отвалах Учалинского горно-обогатительного комбината Республики Башкортостан // Вестник ОГУ. 2009. № 6. С. 118–120.
- Жиров В. К., Голубева Е. И., Говорова А. Ф., Хайтбаев А. Х. Структурно-функциональные изменения растительности в условиях техногенного загрязнения на Крайнем Севере. М.: Наука, 2007. 166 с.

Ильин В. Б. Тяжелые металлы в системе почва – растения. Новосибирск: Наука, 1991. 151 с.

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.

Серегин И. В. Распределение тяжелых металлов в растениях и их действие на рост: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2009. 53 с.

Серегин И. В., Иванов В. Б. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 4. С. 606–630.

Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 172 с.

Ali G., Srivastava P. S., Iqbal M. Influence of Cadmium and Zinc on Growth and Photosynthesis of *Vasopa monniera* Cultivated in Vitro // Biol. Plant. 2000. Vol. 43. P. 599–601.

Amiro B. D., Courtin G. M. Patterns of vegetation in the vicinity of an industrially disturbed ecosystem, Sudbury, Ontario // Canadian Journal of Botany. 1981. Vol. 51. P. 1623–1639.

Barceló J., Vázquez M. D., Poschenrieder C. Structural and Ultrastructural Disorders in Cadmium-Treated Bush Bean Plants (*Phaseolus vulgaris* L.) // New Phytol. 1988. Vol. 108. P. 37–49.

Clemens S. Molecular mechanisms of plant metal tolerance and homeostasis // Planta. 2001. Vol. 212. P. 475–486.

Das P., Samantaray S., Rout G. R. Studies on Cadmium Toxicity in Plants: a Review // Environmental Pollution. Vol. 98, N 1, 1997. P. 29–36.

Dong J., Wu F., Zhang G. Effect of cadmium on growth and photosynthesis of tomato seedlings // J. Zhejiang Univ. SCI, 2005. 6B (10). P. 974–980.

Eltrop L., Brown G., Joachim O., Brinkmann K. Lead tolerance of *Betula* and *Salix* in the mining area of Mechernich (Germany) // Plant and Soil. 1991. Vol. 131. P. 275–285.

Folch J., Lees M., Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // J. Biol. Chem. 1957. Vol. 226, N 1. P. 497–509.

Franiel I., Więski K. Leaf features of silver birch (*Betula pendula* Roth). Variability within and between two populations (uncontaminated vs Pb-contaminated and Zn-contaminated site) // Trees. 2005. Vol. 19, N 1. P. 81–88.

Godbold D. L., Hüttermann A. Effect of zinc, cadmium and mercury on root elongation of *Picea abies* (Karst.) seedlings, and the significance of these metals to forest die-back // Environmental Pollution. 1985. Vol. 38. P. 375–381.

Gussarsson M. Cadmium-induced changes in nutrient composition and growth of birch (*Betula pendula*). Swedish University of Agricultural Sciences Department. 1994. 29 p.

Gussarsson M., Asp H., Adalsteinsson S., Jensén P. Enhancement of cadmium effects on growth and nutrient composition of birch (*Betula pendula*) by buthionine sulphoximine (BSO) // J. Exp. Botany. 1996. Vol. 47, N 295. P. 211–215.

Kaznina N. M., Titov A. F., Laidinen G. F., Talanov A. V., Talanova V. V. Effect of cadmium on Poaceae plants / XVI Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology (Tampere, Finland, 17–22 August 2008). Abstract P09–083 // Physiologia Plantarum. 2008. Vol. 133, N 3.

Kopponen P., Utriainen M., Lukkari K., Suntioinen S., Kärenlampi L., Kärenlampi S. Clonal differences in copper and zinc tolerance of birch in metal-supplemented soil // Environmental Pollution. 2001. Vol. 112. P. 89–97.

Krotz R. M., Evangelou B. P., Wagner G. J. Relationships between Cadmium, Zinc, Cd-Peptide, and Organic Acid in Tobacco Suspension Cells // Plant Physiol. 1989. Vol. 91, N 2. P. 780–787.

Memon A. R., Aktoprakligil D., Ozdemir A., Vertii A. Heavy Metal Accumulation and Detoxification Mechanisms in Plants // Turk J. Bot. 2001. Vol. 25. P. 111–121.

Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco cultures // Physiol. Plant. 1962. Vol. 15. P. 437–497.

Ouzounidou G., Moustakas M., Eleftheriou E. P. Physiological and Ultrastructural Effects of Cadmium on Wheat (*Triticum aestivum* L.) Leaves // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 1997. Vol. 32. P. 154–160.

Peterson P. J., Girling C. A. Other trace metals // Effect of Heavy Metal Pollution on plants. 1981. Vol. 1: Effects of trace metals on plant function. Lepp N. W. (ed.) London: Applied Science Publishers. P. 213–278.

Skorzynska-Polít E., Baszynski T. Difference in Sensitivity of the Photosynthetic Apparatus in Cd-Stressed Runner Bean Plants in Relation to Their Age // Plant Sci. 1997. Vol. 128. P. 11–21.

Utriainen M. A., Kärenlampi L. V., Kärenlampi S. O., Schat H. Differential tolerance to copper and zinc of micropropagated birches tested in hydroponics // New Phytol. 1997. Vol. 137. P. 543–549.

Vassilev A., Yordanov I. Reductive Analysis of Factors Limiting growth of Cadmium-Treated Plants: A Review // Bulg. J. Plant Physiol. 1997. Vol. 23. P. 114–133.

White Ph. J., Broadley M. R. Calcium in Plants // Annals of Botany. 2003. Vol. 92. P. 487–511.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ветчинникова Лидия Васильевна

зав. лаб. лесных биотехнологий, д. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: vetchin@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Vetchinnikova, Lidiya

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

Кузнецова Татьяна Юрьевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: vetchin@krc.karelia.ru

Титов Александр Федорович

председатель КарНЦ РАН, руководитель лаб.
экологической физиологии растений,
чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: titov@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769710

Kuznetsova, Tatiana

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

Titov, Alexandr

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: titov@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769710