

УДК 581.1: 581.2.02

ГЕНЕРАЦИЯ СУПЕРОКСИДНОГО АНИОН-РАДИКАЛА В ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ ПРИ ХРОНИЧЕСКОМ ДЕЙСТВИИ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

К. А. Сазанова, Д. И. Башмаков, А. С. Лукаткин

Мордовский государственный университет им. Н. П. Огарёва

Спектрофотометрическим методом определяли генерацию супероксидного анион-радикала ($O_2^{\cdot -}$) в листьях молодых растений пшеницы, кукурузы и огурца при хроническом (7 суток) действии ионов Zn^{2+} , Pb^{2+} , Ni^{2+} (от 10 мкМ до 1 мМ). Скорость генерации $O_2^{\cdot -}$ повышалась с увеличением концентрации Pb^{2+} и Ni^{2+} в среде, тогда как в опыте с Zn^{2+} не возрастала. Среди исследованных видов растения пшеницы оказались более устойчивыми к хроническому действию ТМ по сравнению с растениями огурца и кукурузы.

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L., *Triticum aestivum* L., *Zea mays* L., тяжелые металлы, супероксидный анион-радикал.

К. А. Sazanova, D. I. Bashmakov, A. S. Lukatkin. GENERATION OF SUPEROXIDE ANION IN LEAVES OF SEEDLINGS UNDER LONG-TERM EXPOSURE TO HEAVY METALS

The generation of the superoxide anion in leaves of young *Cucumis sativus* L., *Triticum aestivum* L., *Zea mays* L. exposed to Zn^{2+} , Pb^{2+} , Ni^{2+} in different concentrations (from 10 μ M to 1 mM) was investigated by spectrophotometry. The rate of $O_2^{\cdot -}$ generation increased with growing Pb^{2+} or Ni^{2+} , whereas in the Zn^{2+} treatment no increase was recorded. Wheat plants were more resistant to heavy metals than cucumber or maize.

Key words: *Cucumis sativus* L., *Triticum aestivum* L., *Zea mays* L., heavy metals, superoxide anion.

Введение

Среди многочисленных загрязнителей окружающей среды наиболее токсичными для живых организмов, в том числе растений, являются тяжелые металлы (ТМ). Естественные концентрации ТМ в природе, как правило, невелики [Казнина и др., 2009]. Загрязнение биосферы ТМ резко увеличилось с 1900 г. и во всем мире представляет серьезную проблему для окружающей среды и здоровья человека

[Ensley, Raskin, 2000]. В пределах наиболее густонаселенных территорий, где обитает более половины человечества, техногенное поступление многих химических элементов в среду превышает их природное содержание в гумусовой оболочке в сотни и тысячи раз [Бондарев, 1976; Башмаков, Лукаткин, 2009]. Значительное увеличение содержания ТМ в окружающей среде сопровождается их накоплением в растениях, что оказывает негативное влияние на рост, развитие и продуктивность. В связи с

этим изучение реакции растений на действие ТМ вызывает не только большой научный, но и практический интерес [Титов и др., 2007].

В последние годы развивается теория возникновения окислительного стресса при действии ТМ [Briat, Lebrun, 1999; Деви, Прасад, 2005; Полесская, 2007; Башмаков, Лукаткин, 2009; Прадедова и др., 2011]. Известно, что в растениях активированные формы кислорода (АФК) образуются главным образом в хлоропластах, митохондриях и плазмалемме как результат возбуждения атомов кислорода или окислительно-восстановительных реакций [Лукаткин, 2002a; Колупаев, Карпец, 2010]. Показано, что ТМ могут индуцировать образование отдельных АФК в клетках растений [Mittler, 2002; Lehotai et al., 2011]. Индуцированная ТМ продукция АФК может происходить вследствие непосредственного переноса электронов в реакциях, опосредованных ионами переходных металлов; нарушений метаболических процессов, приводящих к возрастанию генерации АФК; инактивации антиоксидантных ферментов; а также подавления неферментативных антиоксидантов [Dietz et al., 1999; Башмаков, Лукаткин, 2009]. В то же время не доказано, что все ТМ в различных концентрациях могут индуцировать усиление генерации АФК. Поскольку ведущую роль среди АФК играет супероксидный анион-радикал ($O_2^{\cdot-}$), реакция систем его образования на действие ТМ наиболее важна для адаптивных или повреждающих процессов в растениях. Однако в литературных данных показаны неоднозначные изменения генерации АФК (в первую очередь $O_2^{\cdot-}$) у разных видов растений при действии различных концентраций ТМ.

Целью данного исследования явилось сравнительное изучение генерации супероксидного анион-радикала при хроническом действии различных концентраций эссенциальных (цинк и никель) и неэссенциальных (свинец) ТМ на проростки различных видов – огурца, пшеницы и кукурузы.

Материал и методы

Объектами исследования служили 7-дневные проростки растений огурца (*Cucumis sativus* L.) сорта Изящный, пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Мироновская 808 и кукурузы (*Zea mays* L.) гибрида РОСС-299 МВ.

Семена растений, предварительно обработанные $KMnO_4$, проращивали в чашках Петри на растворах, содержащих 10 мкМ, 0,1 или 1 мМ ионов Pb^{2+} , Ni^{2+} или Zn^{2+} (для пшеницы использовали только 10 мкМ и 1 мМ). Контролем

служили растения, выращенные на дистиллированной воде. Эксперимент проводили в водной культуре в факторостатных условиях (освещенность около 80 мкМ фотонов/ $m^2 \cdot c$, фотопериод 14 ч, температура 21 °С). На 7-е сутки определяли скорость генерации супероксидного анион-радикала по восстановлению адреналина в адренохром [Лукаткин, 2002b]. Высечки листьев (300 мг) гомогенизировали в 15 мл дистиллированной воды, затем гомогенат центрифугировали 15 мин при 4000 g. К 3 мл супернатанта добавляли 100 мкл 0,01 % раствора адреналина и инкубировали 45 мин при комнатной температуре и освещенности 80 мкМ фотонов/ $m^2 \cdot c$. Сразу после инкубации измеряли оптическую плотность образовавшегося адренохрома против гомогената с водой на спектрофотометре UV-mini 1240 (Shimadzu, Япония) при длине волны 480 нм. Скорость генерации $O_2^{\cdot-}$ рассчитывали в мкМ/г-мин ($\epsilon = 4020 M^{-1} cm^{-1}$).

Повторности и статистическая обработка результатов. Все опыты проводили в 3 повторностях. Каждый опыт состоял из 2–3 биологических повторностей (высечек листьев с 10–15 проростков), каждый вариант включал 3 аналитические повторности. Результаты обрабатывали статистически по общепринятым биометрическим формулам с использованием пакетов прикладных программ «Microsoft Excel».

Результаты

Для оценки уровня генерации супероксида в листьях опытных растений, подвергнутых хроническому действию ТМ, использовали его реакцию с адреналином, приводящую к образованию адренохрома. Было обнаружено, что ионы ТМ индуцируют генерацию $O_2^{\cdot-}$ в листьях, но с разной интенсивностью. Так, в проростках огурца максимальный уровень генерации супероксидного анион-радикала зарегистрирован в присутствии 1 мМ ионов Pb^{2+} (700 % к контролю) (табл. 1), меньшее усиление генерации $O_2^{\cdot-}$ в листьях выявлено при длительном действии ионов Zn^{2+} и Ni^{2+} . При этом концентрационные зависимости действия ТМ также различались: минимальный уровень $O_2^{\cdot-}$ на фоне Ni^{2+} и Pb^{2+} был при дозе 0,1 мМ (153 и 223 % к контролю, соответственно), более высокий – при дозах 10 мкМ и 1 мМ. Уровень генерации супероксида увеличивался от дозы 10 мкМ к дозе 1 мМ на 62 и 185 % для Ni^{2+} и Pb^{2+} , соответственно (без учета концентрации ТМ 0,1 мМ, где он снижался на 254 и 292 % соответственно). На фоне ионов цинка картина была противоположной, т. е. при 1 мМ ионов Zn^{2+}

отмечали минимальную скорость генерации $O_2^{\cdot-}$ (161 % к контролю), а при 10 мкМ – максимальную (584 %).

Таблица 1. Скорость генерации супероксидного анион-радикала в листьях огурца при действии тяжелых металлов, мкМ/гр мин

Концентрация ТМ	Ni	Zn	Pb
0 (вода)		1,3 ± 0,16	
10 мкМ	5,29 ± 0,25	7,59 ± 0,12	6,70 ± 0,16
0,1 мМ	1,99 ± 0,21	4,99 ± 0,31	2,90 ± 0,22
1 мМ	6,1 ± 0,20	2,09 ± 0,14	9,10 ± 0,11

Выявлено, что в проростках пшеницы ионы ТМ в некоторых вариантах индуцировали повышенную генерацию супероксидного анион-радикала по отношению к контролю (табл. 2). Максимальный уровень супероксида зафиксирован при внесении в среду 1 мМ Ni^{2+} (157 % к контролю), тогда как при экспозиции растений на 10 мкМ Pb^{2+} отмечена минимальная скорость генерации $O_2^{\cdot-}$ (ниже контроля). В опыте с Pb^{2+} увеличение концентрации ТМ в среде приводило к повышению скорости генерации супероксида в листьях пшеницы, тогда как в остальных случаях увеличение концентрации ТМ (цинка и никеля) достоверно не изменяло стационарный уровень $O_2^{\cdot-}$.

Таблица 2. Скорость генерации супероксидного анион-радикала в листьях пшеницы при действии тяжелых металлов, мкМ/гр мин

Концентрация ТМ	Ni	Zn	Pb
0 (вода)		3,23 ± 0,45	
10 мкМ	4,56 ± 1,81	3,25 ± 0,13	2,26 ± 0,41
1 мМ	5,07 ± 0,82	2,79 ± 0,35	4,33 ± 0,36

У 7-дневных растений кукурузы скорость образования супероксидного анион-радикала в контроле была самой низкой среди трех изученных видов (табл. 3). Действие ТМ на генерацию $O_2^{\cdot-}$ было наиболее выражено в опыте с Pb^{2+} , который индуцировал максимальное возрастание уровня $O_2^{\cdot-}$ (327 и 320 % к контролю соответственно при концентрациях 1 мМ и 10 мкМ Pb^{2+}). Ионы Zn^{2+} также повышали скорости генерации $O_2^{\cdot-}$, в этом опыте заметна тенденция к почти линейному повышению генерации $O_2^{\cdot-}$ с возрастанием концентрации металла. Так, при 10 мкМ Zn^{2+} генерация супероксида в листьях кукурузы составляла 155 % к уровню контроля, при концентрации 0,1 мМ – 181 %, а при самой высокой концентрации (1 мМ) – 242 %. Ионы Ni^{2+} оказали неоднозначное влияние на скорость образования супероксида: если при 10 мкМ Ni^{2+} стационарный уровень $O_2^{\cdot-}$ был ниже контроля (59 %), при 0,1 мМ значение было на уровне контроля, то при 1 мМ генерация $O_2^{\cdot-}$ превышала контрольный уровень (160 %).

Таблица 3. Скорость генерации супероксидного анион-радикала в листьях кукурузы при действии тяжелых металлов, мкМ/гр мин

Концентрация ТМ	Ni	Zn	Pb
0 (вода)		0,83 ± 0,06	
10 мкМ	0,49 ± 0,05	1,29 ± 0,12	2,66 ± 0,08
0,1 мМ	0,88 ± 0,11	1,50 ± 0,10	2,13 ± 0,13
1 мМ	1,33 ± 0,12	2,01 ± 0,16	2,72 ± 0,07

Обсуждение

Многие ТМ принадлежат к числу эссенциальных элементов, т. е. необходимых для жизнедеятельности организмов микроэлементов, участвующих в широком круге ферментативных окислительно-восстановительных реакций. Среди исследованных нами ТМ к такому типу металлов принадлежат Zn и Ni, которые проявляют высокую степень как биологической активности, так и токсичности [Серегин, Кожевникова, 2006; Wang et al., 2009]. Они активно вовлечены в клеточный метаболизм благодаря присутствию в молекулах многих белков [Clemens, 2006; Wang et al., 2009]. Например, Ni оказывает неспецифическое действие на целый ряд металло-ферментных комплексов [Кузнецов, Дмитриева, 2006]; при его недостатке наблюдаются нарушения азотистого обмена, цикла трикарбоновых кислот и дыхания [Башмаков, Лукаткин, 2009]. Цинк как микроэлемент необходим для роста и нормального развития растений; при недостатке Zn в растениях накапливаются редуцирующие сахара, небелковые соединения азота, органические кислоты, уменьшается содержание сахарозы и крахмала, ауксина, нарушается синтез белка, уменьшается митотическая активность клеток корневой меристемы, увеличивается число хромосомных aberrаций [Obata et al., 2001; Серегин, Иванов, 2001; Башмаков, Лукаткин, 2009]. Однако в высоких концентрациях они токсичны для живых организмов [Иванова и др., 2010].

Свинец обнаружен в каждом растении, но не относится к эссенциальным элементам. В небольших количествах он повышает содержание крахмала, ускоряет прорастание растений; с другой стороны, Pb влияет на поглощение воды растением, ингибирует дыхание, биосинтез хлорофилла, минеральное питание, изменяет проницаемость клеточных мембран, гормональный баланс, а также нарушает транспорт кальция [Malcová, Gryndler, 2003; Atici et al., 2005; Rucinska, Gwozdz, 2005].

Токсическое действие ТМ проявляется угнетением роста, задержкой прорастания семян, торможением метаболизма [Серегин, Иванов, 2001]. Но очевидно, что первичные эффекты

ТМ связаны с генерацией АФК, происходящей на уровне клеток и их органелл. Например, 24-часовая обработка Cd растений риса приводила к повышенному образованию супероксидного радикала в развивающихся корнях [Choudhury, Panda, 2004]. Показано, что накопление супероксидного аниона и содержание H_2O_2 в обработанных 5 и 20 мкМ Cu^{2+} корнях *Panax ginseng* не возрастало, но увеличивалось при 50 мкМ Cu^{2+} [Babar et al., 2006].

Для сравнительной оценки степени токсичности ряда ТМ мы исследовали в листьях огурца, пшеницы и кукурузы уровень генерации одной из наиболее быстро образующихся в клетках растений АФК – супероксидного анион-радикала [Mittler, 2002; Stancheva et al., 2010]. При этом из данных литературы известно, что стресс-индуцированное усиление генерации $O_2^{\cdot-}$ имеет временный, преходящий характер; это показано при действии как пониженных температур на теплолюбивые растения [Лукаткин, 2002б], так и тяжелых металлов [Lukatkin et al., 2010; Lehotai et al., 2011]. В наших опытах с хроническим действием ТМ на растения разных видов выявлено, что ионы металлов в большинстве вариантов индуцируют повышенную генерацию $O_2^{\cdot-}$ в клетках растений, но с разной интенсивностью. Наибольшее возрастание генерации $O_2^{\cdot-}$ отмечено в листьях огурца, а наименьшее – в листьях пшеницы. Возможно, это связано с исходным содержанием данной АФК в растениях, которое было максимальным у пшеницы и значительно более низким – у огурца и особенно у кукурузы. В то же время необходимо учитывать и фактор времени, поскольку в течение 7 суток выращивания растений на растворах ТМ скорость генерации АФК как сигнальной молекулы могла существенно измениться. Так, после обработки растений пшеницы 10 мкМ Ni на 3-й день уровень супероксида и H_2O_2 составлял примерно 250 % по отношению к контролю, на 6-й и 9-й дни данные показатели несколько снижались, но превышали контроль [Gajewska, Sklodowska, 2007]. В молодых растениях гороха обработка 100 мкМ $CdCl_2$ или $CuSO_4$ приводила к первоначальному (2 ч) возрастанию образования $O_2^{\cdot-}$, однако в последующем уровень супероксидного анион-радикала резко снижался [Lehotai et al., 2011].

Реакция растений была металлоспецифичной. Генерация супероксидного анион-радикала возрастала при действии на растения Ni^{2+} (кроме кукурузы в дозах 10 и 100 мкМ), Zn^{2+} (кроме пшеницы) и Pb^{2+} (кроме пшеницы в дозе 10 мкМ). При этом по степени увеличения токсичности для растений (при суммировании эф-

фектов разных концентраций) тяжелые металлы распределились в ряду $Ni < Zn < Pb$ для огурца и кукурузы и $Zn \leq Pb < Ni$ для пшеницы. При этом не выявлено каких-либо существенных различий в генерации супероксидного анион-радикала в листьях растений при воздействии эссенциальных (Zn и Ni) и неэссенциального (Pb) ТМ.

Отклик растений на присутствие тяжелых металлов видоспецифичен. Так, на растения огурца и кукурузы наиболее токсичное действие оказали ионы Pb^{2+} , на растения пшеницы – ионы Ni^{2+} . По степени ТМ-индуцированного возрастания $O_2^{\cdot-}$ изученные растения можно расположить в следующем ряду: пшеница < кукуруза < огурец. Разница в уровнях супероксидного анион-радикала при действии ионов ТМ на проростки растений, возможно, связана с различной способностью аккумулировать ТМ. Растения, относящиеся к разным семействам, заметно различаются по способности накапливать ТМ. В зависимости от вида растений содержание в них ТМ может изменяться во много раз (до 100 и более) [Титов и др., 2007].

Существует ряд метаболических путей, приводящих к генерации АФК при действии тяжелых металлов.

1) Повышенный уровень АФК в растениях в присутствии ТМ может быть результатом негативного влияния этих металлов на метаболические процессы, связанные с переносом электронов. Так, при избыточных концентрациях Ni^{2+} возникает дисбаланс между способностью утилизировать энергию в ходе ферментативных процессов фотосинтеза и количеством абсорбированного света [Серегин, Кожевникова, 2006]. Когда плотность потока фотонов велика, необходимо, чтобы происходила ассимиляция $O_2^{\cdot-}$, иначе нарушается электрон-транспортная цепь. В результате электроны переходят на альтернативные акцепторы, главным образом на молекулы кислорода, образуя $O_2^{\cdot-}$. Более уязвим к ингибированию ТМ транспорт электронов в фотосистеме II [Gajewska, 2009].

2) Индуцированное ТМ снижение антиоксидантной активности. Спад антиоксидантной способности клеток в результате действия металлов считают причиной увеличения различных АФК в растениях, обработанных ТМ. В частности, недостаток низкомолекулярных антиоксидантов при стрессе металлов может привести к накоплению АФК и последующим окислительным повреждениям. Считается, что высокие концентрации аскорбата и глутатиона являются решающими в защите растений от окислительного стресса [Mittler, 2002]. Показано,

что экспозиция растений с ТМ снижала уровни глутатиона [Kukkola et al., 2000; Madhava Rao, Sresty, 2000] и аскорбата [Mishra, Agrawal, 2006] в тканях. Кроме того, ТМ могут вызывать снижение активности антиоксидантных ферментов. Так, снижение активности супероксиддисмутазы в листьях пшеницы, подвергнутых воздействию Ni^{2+} , сопровождалось накоплением O_2^- в этих органах [Gajewska, Sklodowska, 2007].

3) АФК могут появляться в реакциях, катализируемых НАДФ-оксидазами [Gajewska, 2009]. При использовании НАДФ антиоксидантными ферментами в качестве донора электронов необходимо соответствующее количество этого вещества для эффективного функционирования антиоксидантной системы. В растениях НАДФ генерируется главным образом в пентозофосфатном пути (в цитозоле) и во время транспорта электронов в процессе фотосинтеза (в хлоропластах). Экспозиция растений с ТМ может воздействовать на метаболизм НАДФ путем ингибирования ферментов, вовлеченных в ее синтез [Randhawa et al., 2001].

Заключение

Согласно результатам исследований, ионы ТМ вызывают повышенную генерацию супероксидного анион-радикала в листьях огурца, пшеницы и кукурузы. Наиболее токсичное действие на растения оказали 1 мМ растворы ТМ (за исключением ионов Zn^{2+}). Среди исследованных видов наиболее устойчивы к действию ТМ растения пшеницы. Выявленные различия в ответной реакции растений на действие ионов ТМ могут быть связаны с видовыми особенностями металлоустойчивости, а также неодинаковой эффективностью адаптационных механизмов, вовлеченных в защитно-приспособительные реакции растений.

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки РФ (АВЦП «Развитие научного потенциала высшей школы», проект 2.1.1/624).

Литература

- Башмаков Д. И., Лукаткин А. С. Эколого-физиологические аспекты аккумуляции и распределения тяжелых металлов у высших растений. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2009. 236 с.
- Бондарев Л. Г. Ландшафты, металлы и человек. М.: Мысль, 1976. 72 с.
- Деви С. Р., Прасад М. Н. В. Антиокислительная активность растений *Brassica juncea*, подвергнутых действию высоких концентраций меди // Физиология растений. 2005. Т. 52, № 6. С. 233–237.

Иванова Е. М., Холодова В. П., Кузнецов Вл. В. Биологические эффекты высоких концентраций солей меди и цинка и характер их взаимодействия в растениях рапса // Физиология растений. 2010. Т. 57. С. 864–873.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Влияние промышленного загрязнения почвы тяжелыми металлами на морфологические признаки растений *Phleum pratense* L. // Труды Карельского НЦ РАН. 2009. № 3. С. 50–55.

Колупаев Ю. Е., Карпец Ю. В. Формирование адаптивных реакций на действие абиотических стрессоров. Киев: Основа, 2010. 352 с.

Кузнецов Вл. В., Дмитриева Г. А. Физиология растений. М.: Высшая школа, 2006. 742 с.

Лукаткин А. С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2002а. 208 с.

Лукаткин А. С. Вклад окислительного стресса в развитие холодового повреждения в листьях теплолюбивых растений. 1. Образование активированных форм кислорода при охлаждении растений // Физиология растений. 2002б. Т. 49, № 5. С. 697–702.

Полесская О. Г. Растительная клетка и активные формы кислорода. М.: КДУ, 2007. 140 с.

Прадедова В., Ишеева О. Д., Саляев Р. К. Ферменты антиоксидантной защиты вакуолей клеток корнеплодов столовой свеклы // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 1. С. 40–48.

Серегин И. В., Иванов В. Б. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиология растений. 2001. Т. 48. С. 606–630.

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

Atici Ö., Ağar G., Battal P. Changes in phytohormone contents in chickpea seeds germinating under lead or zinc stress // Biologia Plantarum. 2005. Vol. 49, N 2. P. 215–222.

Babar A. M., Hahn Eun-Joo, Paek Kee-Yoep. Copper-induced changes in the growth, oxidative metabolism, and saponin production in suspension culture roots of *Panax ginseng* in bioreactors // Plant Cell Repts. 2006. Vol. 25, N 10. P. 1122–1132.

Briat J. F., Lebrun M. Plant responses to metal toxicity // Plant Biology and Pathology. 1999. Vol. 322, N 1. P. 43–54.

Choudhury S., Panda S. K. Role of salicylic acid in regulating cadmium induced oxidative stress in *Oryza sativa* L. roots // Bulg. J. Plant Physiol. 2004. Vol. 30, N 3–4. P. 95–110.

Clemens S. Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants // Biochemistry. 2006. Vol. 88. P. 1707–1719.

Dietz K.-J., Baier M., Kramer U. Free radicals and reactive oxygen species as mediators of heavy metal toxicity in plants // Heavy metal stress in plants – From

biomolecules to ecosystems / Eds. M. N. V. Prasad, J. Hagemeyer. Berlin: Springer-Verlag, 1999. P. 73–97.

Doncheva S., Stoyanova Z., Velikova V. Influence of succinate on zinc toxicity of pea plants // J. Plant Nutrition. 2001. Vol. 24, N 6. P. 789–804.

Ensley B. D., Raskin Eds. I. Rational for use of phytoremediation // Phytoremediation of toxic metals – Using plants to clean up the environment. 2000. P. 3–12.

Gajewska E. Nickel toxicity in plants: oxidative stress // Nickel in relation to plants / Eds.: Barket Ali, S. Hayat, A. Ahmad. New Delhi; Chennai; Mumbai; Kolkata: Narosa Publishing House, 2009. Chapter 5. P. 89–116.

Gajewska E., Sklodowska M. Effect of nickel on ROS content and antioxidative enzyme activities in wheat leaves // BioMetals. 2007. Vol. 20. P. 27–36.

Kukkola E., Rautio P., Huttunen S. Stress indications in copper- and nickel-exposed Scots pine seedlings // Environ. Exp. Bot. 2000. Vol. 43. P. 197–210.

Lehotai N., Pető A., Bajkán S. et al. In vivo and in situ visualization of early physiological events induced by heavy metals in pea root meristem. Acta Physiologiae Plantarum (In Press). DOI: 10.1007/s11738-011-0759-z

Lukatkin A. S., Kistenjova T. E., Teixeira da Silva J. A. Oxidative stress in cucumber (*Cucumis sativus* L.) leaf cells. Short-term influence of heavy metals (lead and copper) // Plant Stress. 2010. Vol. 4. P. 44–49.

Madhava Rao K. V., Sresty T. V. S. Antioxidative parameters in the seedlings of pigeonpea (*Cajanus cajan* (L.) Millspaugh) in response to Zn and Ni stresses // Plant Sci. 2000. Vol. 157. P. 113–128.

Malcová R., Gryndler M. Amelioration of Pb and Mn toxicity to arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* by maize root exudates // Biologia Plantarum. 2003. V. 47, N 2. P. 297–299.

Mishra S., Agrawal S. B. Interactive effects between supplemental ultraviolet-B radiation and heavy metals on the growth and biochemical characteristics of *Spinacia oleracea* L. Braz. // J. Plant Physiol. 2006. Vol. 18. P. 307–314.

Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance // Trends in Plant Science. 2002. Vol. 7, Issue 9, N 1. P. 405–410.

Obata H., Kawamura S., Jshnnoyama A. et al. Free radical injury in rice leaf under Zn deficiency // Soil. Sci. Plant. Nutr. 2001. Vol. 47, N 1. P. 205–211.

Randhawa V. K., Zhou F., Jin X. et al. Role of oxidative stress and thiol antioxidant enzymes in nickel toxicity and resistance in strains of the green alga *Scenedesmus acutus* L. alternans // Can. J. Microbiol. 2001. N 7. P. 987–993.

Rucinska R., Gwozdz E. A. Influence of lead on membrane permeability and lipoxygenase activity in lupine roots // Biologia Plantarum. 2005. Vol. 49, N 4. P. 617–619.

Stancheva I., Geneva M., Hristozkova M. et al. Antioxidant capacity of sage grown on heavy metal-polluted soil // Физиология растений. 2010. Т. 57. С. 857–863.

Wang C., Zhang S. H., Wang P. F. et al. The effect of excess Zn on mineral nutrition and antioxidative response in rapeseed seedling // Chemosphere. 2009. Vol. 75. P. 1468–1476.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Сазанова Кристина Александровна

аспирант кафедры ботаники и физиологии растений
Мордовский государственный университет им. Н. П. Огарева
ул. Большевикская, 68, Саранск, Республика Мордовия,
Россия, 430005
эл. почта: krissaz@rambler.ru
тел.: (8342) 322507

Sazanova, Kristina

Mordovia State University
68 Bolshevistskay St., 430005 Saransk, Mordovia, Russia
e-mail: krissaz@rambler.ru
tel.: (8342) 322507

Башмаков Дмитрий Идрисович

старший научный сотрудник кафедры ботаники и физиологии
растений, к. б. н., доцент
Мордовский государственный университет им. Н. П. Огарева
ул. Большевикская, 68, Саранск, Республика Мордовия,
Россия, 430005
эл. почта: aslukatkin@yandex.ru
тел.: (8342) 322507

Bashmakov, Dmitry

Mordovia State University
68 Bolshevistskay St., 430005 Saransk, Mordovia, Russia
e-mail: aslukatkin@yandex.ru
tel.: (8342) 322507

Лукаткин Александр Степанович

заведующий кафедрой ботаники и физиологии растений,
д. б. н., профессор
Мордовский государственный университет им. Н. П. Огарева
ул. Большевикская, 68, Саранск, Республика Мордовия,
Россия, 430005
эл. почта: dimabashmakov@yandex.ru
тел.: (8342) 322507

Lukatkin, Aleksandr

Mordovia State University
68 Bolshevistskay St., 430005 Saransk, Mordovia, Russia
e-mail: dimabashmakov@yandex.ru
tel.: (8342) 322507