

УДК 581.1:633.16:546.48

ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТА ЛИСТА НА УСТОЙЧИВОСТЬ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ К КАДМИЮ

Н. М. Казнина, А. Ф. Титов, Г. Ф. Лайдинен, Ю. В. Батова

Институт биологии Карельского научного центра РАН

В условиях лабораторного опыта на примере ячменя (*Hordeum vulgare* L.) изучено влияние возраста листа на устойчивость фотосинтетического аппарата (ФСА) растений к повышенному содержанию кадмия (100 мкМ) в корнеобитаемой среде. После 4-дневной экспозиции на растворе с металлом у молодого листа при наибольшей концентрации в нем кадмия снижается содержание зеленых пигментов, замедляется скорость электронного транспорта, уменьшается фотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла, однако благодаря функционированию защитных механизмов интенсивность фотосинтеза поддерживается на уровне контроля. В зрелом листе, где количество металла оказалось наименьшим, ингибирующее действие кадмия на активность ФСА не проявляется, а интенсивность фотосинтеза повышается. В стареющем листе при довольно значительном содержании в нем металла большинство изученных параметров ФСА уменьшаются и скорость фотосинтеза замедляется. Сделан вывод о том, что различия в ответной реакции ФСА на действие кадмия у листьев разного возраста связаны с разным содержанием в них металла и со структурно-функциональными изменениями, происходящими в клетках и тканях в процессе онтогенеза листа, что, по-видимому, является одним из механизмов металлоустойчивости растений, функционирующим на уровне целого организма.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare* L., возраст листа, фотосинтетический аппарат, кадмий.

N. M. Kaznina, A. F. Titov, G. F. Laidinen, Yu. V. Batova. EFFECT OF LEAF AGE ON THE CADMIUM RESISTANCE OF THE PLANT PHOTOSYNTHETIC APPARATUS

The effect of leaf age on the resistance of the plant photosynthetic apparatus (PSA) to high cadmium content (100 µm) in the root medium was studied in a laboratory experiment with barley (*Hordeum vulgare* L.) as the study object. After 4 days of exposure to the cadmium-bearing solution, a young leaf, where the metal concentration was the highest, demonstrated a decline in green pigment content, reduced electron transport rate and photochemical quenching of chlorophyll fluorescence, but the rate of photosynthesis remained at the control level owing to protective mechanisms. In a mature leaf, where cadmium content was the lowest, no inhibiting effect of the metal on PSA was observed, and the rate of photosynthesis increased. In an ageing leaf, where the metal content was quite high, most of the investigated PSA parameters declined and photosynthesis slowed down. We conclude that the distinctions between leaves of different age in the way their PSA responded to cadmium were related to the metal content in them and to the structural and functional modifications that take place in the cells and tissues during the leaf ontogeny. Presumably, this response is a mechanism of the plant metal resistance which involves the whole plant.

Key words: *Hordeum vulgare* L., leaf age, photosynthetic apparatus, cadmium.

Введение

Одним из самых важных отличий растений от животных является их способность к постоянно-му росту и новообразованию органов в течение всего онтогенеза [Полевой, Саламатова, 1991]. Наиболее отчетливо это прослеживается на листьях, формирование которых происходит постепенно по мере роста растения. При этом листья разного возраста, находящиеся на одном растении, заметно отличаются друг от друга целым рядом структурных и функциональных характеристик, определяющих интенсивность проходящих в них метаболических процессов [Мокронос, 1981]. В частности, по мере роста и развития листа изменяются его анатомо-морфологическая и мезоструктура [Мокронос, 1981], ультраструктура пластид [Skorzynska-Polit, Baszynski, 1997], содержание фотосинтетических пигментов [Greer, Halligan, 2001; Zhang et al., 2008], скорость электронного транспорта [Бухов, 1997], активность ферментов, участвующих в темновой фазе фотосинтеза [Zima, Sestak, 1979], интенсивность самого процесса [Miller et al., 2000; Xie, Luo, 2003].

Известно также, что структурно-функциональные различия, связанные с возрастом листа, оказывают определенное влияние и на устойчивость ФСА к неблагоприятным факторам внешней среды [Брагина и др., 2004; Xu et al., 2008]. При этом предполагается, что изменение в стрессовых условиях активности ФСА у листьев разного возраста является одним из важных механизмов адаптации растений, действующим не только на клеточном, но и на органном и организменном уровнях организации [Нестеренко и др., 2001]. Однако экспериментальных данных, подтверждающих это, крайне мало.

Учитывая вышеизложенное, целью данной работы явилось изучение влияния возраста листа на устойчивость ФСА растений к одному из наиболее сильных стрессовых воздействий химической природы – повышенному содержанию кадмия в корнеобитаемой среде.

Материалы и методы

Исследования проведены с использованием приборно-аналитической базы Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН.

В качестве объекта исследований использовали растения ячменя сорта Зазерский 85 (*Hordeum vulgare* L.), которые выращивали в условиях контролируемой среды в песчаном субстрате при температуре воздуха 20–22 °С, освещенности 10 клк и фотопериоде 14 ч.

При достижении растениями фазы начала 3-го листа их переносили в пластиковые контейнеры (объемом 2 л) на питательный раствор Кнопа с добавлением микроэлементов (контроль). В опытном варианте к питательному раствору добавляли 100 мкМ кадмия в форме сульфата. Через 4 сут экспозиции в этих условиях после разворачивания у растений 3-го листа определяли содержание кадмия в корне, побегах и листьях разного возраста: стареющего (1-го от основания побега), зрелого (2-го от основания побега, закончившего рост) и молодого (3-го от основания побега, продолжающего рост), а также фотосинтетическую активность листьев.

Количественное определение кадмия в корнях, стеблях и листьях растений проводили методом инверсионной вольтамперометрии с использованием полярографа АВС-1.1 («Вольта», Россия). О состоянии ФСА листьев разного возраста судили по следующим показателям: площадь листовой пластинки, содержание зеленых и желтых пигментов, доля хлорофиллов в светособирающих комплексах, эффективность работы фотосистемы II (ФС II) и скорость фотосинтеза. Площадь листовой пластинки рассчитывали по формуле $S = 0,66ld$, где l – длина листа (см), d – ширина листа (см) [Аникиев, Кутузов, 1961]. Содержание хлорофиллов (a и b) и каротиноидов определяли спектрофотометрически, экстрагируя их 80%-м ацетоном. Долю хлорофиллов, находящихся в светособирающих комплексах, от их общего количества рассчитывали по Лихтентайлеру [Lichtenthaler, 1987]. Квантовую эффективность ФС II (F_v/F_m), скорость электронного транспорта (ETR), а также коэффициенты фотохимического (qP) и нефотохимического (NPQ) тушения флуоресценции хлорофилла определяли в листьях, адаптированных к темноте, с помощью флуориметра MINI-PAM (Walz, Германия). Интенсивность фотосинтеза оценивали с помощью установки для исследования CO_2 -газообмена HCM-1000 (Walz, Германия).

Повторность в пределах одного варианта опыта варьировала в зависимости от показателя от 5 до 20 растений, каждый опыт повторяли трижды. В таблицах и на рисунке представлены средние значения и их стандартные ошибки. О достоверности различий судили с помощью критерия Стьюдента при $P < 0,05$.

Результаты

Анализ содержания кадмия в корнях, стеблях и листьях разного возраста у растений ячменя показал, что основная часть (80 % от общего количества) поступившего в растение

металла задерживалась в корнях (табл. 1). Однако некоторое его количество попадало в надземные органы и распределялось там следующим образом (в порядке убывания): стебель > молодой лист > стареющий лист > зрелый лист.

Таблица 1. Содержание кадмия в органах ячменя после 4-суточной экспозиции растений на растворе с кадмием (100 мкМ)

Орган	Содержание кадмия, мкг/г сырого веса	% от общего количества
Корень	42,8 ± 1,41	79,6
Стебель	7,59 ± 0,16	14,1
Лист стареющий	1,22 ± 0,05	2,3
Лист зрелый	0,70 ± 0,03	1,3
Лист молодой	1,45 ± 0,03	2,7

Наиболее высокое содержание кадмия в молодом листе опытных растений, по сравнению со зрелым и стареющим листьями, соответствовало и более значительному снижению (по отношению к контролю) в нем зеленых пигментов (табл. 2). В несколько меньшей степени содержание хлорофилла снижалось в стареющем листе, тогда как в зрелом листе достоверных изменений данного показателя не наблюдалось. Отметим также, что только в молодом листе увеличивалась доля хлорофиллов, находящихся в ССК. Отрицательное влияние кадмия на содержание каротиноидов не выявлено. Более того, в молодом листе оно даже несколько увеличивалось.

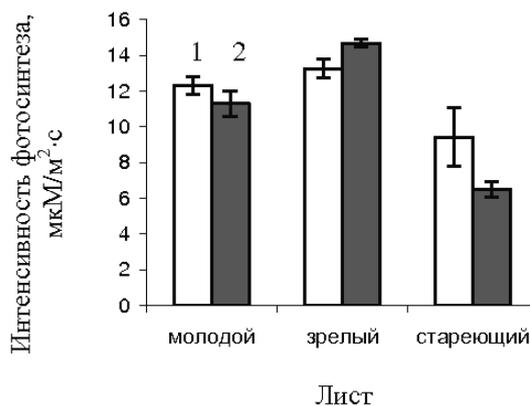
Таблица 2. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях ячменя разного возраста после 4-суточной экспозиции растений на растворе с кадмием (100 мкМ)

Лист	Содержание пигментов, мг/г сырого веса				Содержание chl в ССК, %
	chl a	chl b	chl a+b	car	
Контроль					
Молодой	1,027 ± 0,002	0,316 ± 0,003	1,343 ± 0,002	0,329 ± 0,001	51,3 ± 0,5
Зрелый	1,174 ± 0,002	0,420 ± 0,002	1,594 ± 0,003	0,332 ± 0,001	60,2 ± 0,6
Стареющий	0,791 ± 0,002	0,231 ± 0,001	1,022 ± 0,002	0,326 ± 0,001	49,6 ± 0,3
Опыт					
Молодой	0,953 ± 0,001*	0,294 ± 0,002*	1,247 ± 0,002*	0,341 ± 0,002*	53,9 ± 0,2*
Зрелый	1,170 ± 0,004	0,421 ± 0,001	1,591 ± 0,004	0,331 ± 0,001	61,2 ± 0,4
Стареющий	0,735 ± 0,004*	0,231 ± 0,001	0,966 ± 0,006*	0,325 ± 0,002	50,1 ± 0,3

Примечание. Здесь и в табл. 3: * – различия с контролем достоверны при P < 0,05

Таблица 3. Некоторые показатели флуоресценции хлорофилла в листьях ячменя разного возраста после 4-суточной экспозиции растений на растворе с кадмием (100 мкМ)

Лист	Показатели флуоресценции хлорофилла			
	Fv/Fm	ETR	qP	NPQ
Контроль				
Молодой	0,744 ± 0,006	71,60 ± 2,09	0,906 ± 0,020	0,642 ± 0,023
Зрелый	0,714 ± 0,018	54,18 ± 1,50	0,735 ± 0,029	0,583 ± 0,020
Стареющий	0,707 ± 0,005	43,07 ± 1,98	0,750 ± 0,016	0,562 ± 0,004
Опыт				
Молодой	0,739 ± 0,005	66,26 ± 2,18*	0,848 ± 0,008*	0,886 ± 0,027*
Зрелый	0,731 ± 0,005	56,48 ± 0,86	0,725 ± 0,016	0,530 ± 0,041
Стареющий	0,713 ± 0,016	37,10 ± 1,85*	0,660 ± 0,011*	0,578 ± 0,085



Интенсивность фотосинтеза листьев ячменя разного возраста после 4-суточной экспозиции растений на растворе с кадмием (100 мкМ):

1 – контроль; 2 – опыт

Известно, что состояние ФСА растений в стрессовых условиях можно также оценить по изменению показателей эффективности работы ФС II [Нестеренко, Сидько, 1980]. В наших опытах в присутствии кадмия в зрелом листе изученные параметры флуоресценции хлорофилла не изменялись. В молодом и стареющем листьях отмечено некоторое замедление (на 7 и 14 % соответственно по сравнению с контролем) скорости электронного транспорта и снижение (на 6 и 12 %) фотохимического тушения флуоресценции хлорофилла (табл. 3). Причем в молодом листе одновременно с этим увеличивалось (на 38 % по отношению к контролю) нефотохимическое тушение, чего не происходило в стареющем листе.

Влияние кадмия на интенсивность фотосинтеза также во многом зависело от возраста листа (рис.). Так, в молодом листе после 4-суточной экспозиции растений на растворе с металлом достоверных различий с контролем в скорости процесса не наблюдалось, в зрелом листе интенсивность фотосинтеза несколько увеличивалась (на 11 % по сравнению с контролем), а в стареющем листе, напротив, уменьшалась (на 31 %).

Обсуждение

Проведенное исследование показало, что возраст листьев оказывает заметное влияние как на накопление в них кадмия, так и на устойчивость ФСА растений ячменя к его токсическому действию.

Наибольшее количество кадмия выявлено в молодом листе, в меньшей степени металл накапливается в стареющем листе, а в зрелом листе его содержание оказалось самым низким. Аналогичное распределение кадмия между разновозрастными листьями ранее было обнаружено у растений кукурузы в присутствии металла в концентрации 25 мкМ [Lagriffoul et al., 1998]. Очевидно, высокая концентрация кадмия в молодом листе обусловлена его сильной аттрагирующей способностью, в результате чего металл поступает в него не только по ксилеме из корня, но и по флоэме [Page et al., 2006]. Относительно высокое содержание кадмия в стареющем листе, возможно, объясняется активно функционирующими механизмами детоксикации металла, поскольку этот лист, наряду с корнем и стеблем, выполняет барьерную функцию [McКенна et al., 1993]. В результате в зрелом листе оказывается наименьшее количество кадмия, что важно с точки зрения сохранения высокой активности его ФСА, поскольку на изученной фазе развития растений именно этот лист служит основным донором ассимилятов [Сытник и др., 1978].

Полученные результаты также показали, что реакция ФСА на действие кадмия зависит не только от количества металла в листьях, но и от их возраста. Так, у **молодого листа**, при наиболее высоком по сравнению с другими листьями содержании в нем кадмия, в большей степени снижается количество зеленых пигментов, замедляется скорость электронного транспорта, уменьшается фотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла. Однако интенсивность фотосинтеза сохраняется при этом на уровне контрольного варианта. Как известно, негативное

влияние кадмия на показатели фотосинтетической активности в значительной степени связано с его действием на структуру мембран хлоропластов [Skórzyńska-Polić, Baszynski, 1997], биосинтез хлорофилла [Molas, 1997] и активность фотосистем [Vassilev et al., 2004; Казнина и др., 2010]. Однако нельзя не учитывать и возрастные особенности молодого, не закончившего свой рост листа, у которого пластидный аппарат еще окончательно не сформирован, в клетках мезофилла содержится меньшее по сравнению с более зрелыми листьями количество хлоропластов с не полностью развитой системой мембран [Сытник и др., 1978; Мокроносов, 1981]. Это также может быть одной из причин уменьшения активности ФСА в присутствии кадмия. Поддержание же относительно высокого уровня фотосинтеза при этом можно, по крайней мере отчасти, объяснить возрастанием доли хлорофиллов, находящихся в ССК, что способствует усилению светособирающей функции пигментного аппарата [Шерстнева и др., 2007], а также повышением нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, позволяющим избежать фотоповреждения ФС II при снижении фотохимического тушения [Лепедуш и др., 2005]. В защите от фотоповреждения заметную роль играют и каротиноиды [Choundhury, Behera, 2001], увеличение содержания которых наблюдалось в наших экспериментах в молодом листе. Необходимо также отметить, что поддержание интенсивности фотосинтеза на уровне контрольного варианта в молодом растущем листе может быть связано и с высокой активностью темновой фиксации CO₂ [Мокроносов, 1981; Cabello et al., 2006].

Зрелый лист, закончивший свой рост, обладает наибольшей интенсивностью всех фотосинтетических процессов [Мокроносов, 1981; Einig et al., 1999; Xie, Luo, 2003]. Высокое содержание хлорофиллов в нем обусловлено большим числом полностью сформированных и активно функционирующих хлоропластов [Lieth, Pasian, 1990]. Помимо этого зрелый лист обладает хорошо развитым устьичным аппаратом и довольно низким устьичным сопротивлением диффузии CO₂, что обеспечивает ему более высокий уровень газообмена даже в неблагоприятных условиях внешней среды [Малкина, 1976; Xie, Luo, 2003]. Указанные структурно-функциональные особенности зрелого листа, а также гораздо меньшее (по сравнению с другими листьями) количество в нем кадмия, по-види-

тому, и явились основными причинами отсутствия негативного влияния металла на активность ФСА. Обнаруженное же при этом некоторое усиление интенсивности фотосинтеза, связанное, например, с увеличением активности ферментов темновой фазы, в частности РБФК/О [Monnet et al., 2001], можно расценивать как защитно-приспособительную реакцию растения в ответ на повышение концентрации токсичных ионов в корнеобитаемой среде.

У **стареющего листа**, также как и у молодого, после 4-суточной экспозиции на растворе с кадмием уменьшается количество хлорофилла, замедляется скорость электронного транспорта, снижается коэффициент фотохимического тушения хлорофилла. Однако в отличие от молодого листа скорость фотосинтеза замедляется. Поскольку содержание кадмия в стареющем листе несколько меньше, чем в молодом, можно предположить, что замедление интенсивности фотосинтеза связано в этом случае с возрастными изменениями, происходящими в листе на начальных этапах старения. К ним, в частности, относятся разрушение гранулярной структуры и уменьшение размеров хлоропластов и их количества [Smart, 1994], уменьшение синтеза РБФК/О и снижение ее активности [Suzuki et al., 1987; Niinemets et al., 2005], деформация устьиц [Kołodziejek et al., 2006] и уменьшение устьичной проводимости [Constable, Ranson, 1980; Cabello et al., 2006]. Кроме того, известно, что кадмий не только непосредственно влияет на параметры функционирования ФСА, о чем было сказано выше, но и вызывает ускорение всех процессов, связанных со старением листьев [Skorynska-Polít, Baszynski, 1997; Krupa, Moniak, 1998; Vassilev et al., 1998].

Таким образом, в результате проведенного исследования выявлено заметное влияние возраста листа на устойчивость ФСА растений ячменя к кадмию. При этом у молодого растущего листа при наибольшем содержании в нем кадмия уменьшается ряд показателей фотосинтетической активности, однако благодаря функционированию защитных механизмов (в частности, возрастанию доли хлорофиллов, находящихся в ССК, увеличению содержания каротиноидов и повышению нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла) интенсивность фотосинтеза поддерживается на уровне растений контрольного варианта. В зрелом листе, являющемся на изученной фазе развития растений основным донором ассимилятов, количество

металла оказалось наименьшим. При этом ингибирующего действия кадмия на активность ФСА не наблюдается. Более того, в присутствии металла интенсивность фотосинтеза в этом листе несколько повышается. В стареющем листе при довольно значительном содержании в нем металла большинство изученных параметров ФСА уменьшаются, а скорость фотосинтеза замедляется.

На наш взгляд, выявленные различия в ответной реакции ФСА на действие кадмия у листьев разного возраста, связанные, с одной стороны, с разным количеством поступившего в них металла, а с другой – со структурно-функциональными изменениями, происходящими в клетках и тканях в процессе онтогенеза листа, можно отнести к механизмам металлоустойчивости, функционирующим на уровне целого организма, которые дополняют и усиливают клеточные механизмы устойчивости и способствуют тем самым росту и развитию растений в неблагоприятных условиях окружающей среды.

Литература

- Аникиев В. В., Кутузов Ф. Ф. Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков // Физиология растений. 1961. Т. 8, № 3. С. 375–377.
- Брагина Т. В., Пономарева Ю. В., Дроздова И. С. и др. Фотосинтез и темновое дыхание листьев разного яруса проростков кукурузы при частичном затоплении // Физиология растений. 2004. Т. 51, № 3. С. 383–389.
- Бухов Н. Г. Старение листа. Выявление участков, лимитирующих фотосинтез, с помощью коэффициентов тушения флуоресценции хлорофилла и редокс-изменений P700 в листьях // Физиология растений. 1997. Т. 44, № 3. С. 352–360.
- Казнина Н. М., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Влияние кадмия на некоторые физиологические показатели растений ячменя в зависимости от их возраста // Труды КарНЦ РАН. 2010. № 2. С. 27–31.
- Лепедуш Х., Вильевач М., Цезар В., Любешич Н. Оценка функционального состояния фотосинтетического аппарата у хвой ели с признаками хлороза на слабом и сильном свете по измерениям флуоресценции хлорофилла *in vivo* // Физиология растений. 2005. Т. 52, № 2. С. 191–197.
- Малкина И. С. Изменение световых кривых фотосинтеза с возрастом листа клена остролистного // Физиология растений. 1976. Т. 23, № 2. С. 247–253.
- Мокронос А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.
- Нестеренко Т. В., Сидько Ф. Я. Индукция флуоресценции листьев пшеницы в их онтогенезе // Физиология растений. 1980. Т. 27, № 2. С. 336–340.
- Нестеренко Т. В., Шихов В. Н., Тихомиров А. А. Термоиндукция флуоресценции хлорофилла и возрастное состояние листьев высших растений //

Физиология растений. 2001. Т. 48, № 2. С. 282–291.

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

Сытник К. М., Мусатенко Л. И., Богданова Т. Л. Физиология листа. Киев: Наук. думка, 1978. 392 с.

Шерстнева О. А., Маслова Т. Г., Мамушина Н. С., Тютерева Е. В., Зубкова Е. К. Фотосинтетический аппарат и светозависимые превращения ксантофиллов в листьях эфемероидов на разных этапах онтогенеза растений // Ботанический журнал. 2007. Т. 92, № 1. С. 72–80.

Cabello P., Agüera E., de la Haba P. Metabolic changes during natural ageing in sunflower (*Helianthus annuus*) leaves: expression and activity of glutamine synthetase isoform are regulated differently during senescence // *Physiol. Plant.* 2006. Vol. 128. P. 175–185.

Choundhury N. K., Behera R. K. Photoinhibition of photosynthesis: role of carotenoids in photoprotection of chloroplast constituents // *Photosynthetica.* 2001. Vol. 39. P. 481–488.

Constable G. A., Ranson H. M. Effect of leaf position, expansion and age on photosynthesis, transpiration and water use of cotton // *Austral. J. Plant Physiol.* 1980. Vol. 28. P. 373–382.

Einig W., Mertz A., Hampp R. Growth rate, photosynthetic activity and leaf development of Brazil pine seedlings (*Araucaria angustifolia* [Bert.] O.Ktze.) // *Plant Ecology.* 1999. Vol. 143. P. 23–28.

Greer D. H., Halligan E. A. Photosynthetic and fluorescence light responses for kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) leaves at different stages of development on vines grown at two different photon flux densities // *Austral. J. Plant Physiol.* 2001. Vol. 28. P. 373–382.

Kołodziejek I., Wałęza M., Mostowska A. Morphological, histochemical and ultrastructural indicators of maize and barley leaf senescence // *Biologia Plantarum.* 2006. Vol. 50, N 4. P. 565–573.

Krupa Z., Moniak M. The stage of leaf maturity implicates the response of the photosynthetic apparatus to cadmium toxicity // *Plant Sci.* 1998. Vol. 138. P. 149–156.

Lagriffoul A., Mocquot B., Mench M., Vangronsveld J. Cadmium toxicity effects on growth, mineral and chlorophyll contents and activities of stress related enzymes in young maize plants (*Zea mays* L.) // *Plant and soil.* 1998. Vol. 200. P. 241–250.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // *Methods in enzymology.* 1987. Vol. 148. P. 350–382.

Lieth J. H., Pasián C. C. A model for photosynthesis of rose leaves as a function of photosynthetically active radiation, leaf temperature and leaf age // *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1990. Vol. 115. P. 486–491.

McKenna I. M., Chaney R. L., Williams F. M. The effect of cadmium and zinc interactions on the accumulation and tissue distribution of zinc and

cadmium in lettuce and spinach // *Environ. Pollut.* 1993. Vol. 79. P. 113–120.

Miller A., Schläpghauer C., Spalding M., Rodermeil S. Carbohydrate regulation of leaf development: prolongation of leaf senescence in Rubisco antisense mutants of tobacco // *Photosynth. Res.* 2000. Vol. 63. P. 1–8.

Molas J. Changes in morphological and anatomical structure of cabbage (*Brassica oleracea* L.) outer leaves and in ultrastructure of their chloroplasts caused by an *in vitro* excess of nickel // *Photosynthetica.* 1997. Vol. 34, N 4. P. 513–522.

Monnet F., Vaillant N., Vernay P., Coudret A., Sallanon H., Himi A. Relationship between PSII activity, CO₂ fixation, and Zn, Mn and Mg contents of *Lolium perenne* under zinc stress // *J. Plant Physiol.* 2001. Vol. 158. P. 1137–1144.

Niinemets Ü., Cescatti A., Rodeghiero M., Tosens T. Leaf internal diffusion conductance limits photosynthesis strongly in older leaves of Mediterranean evergreen broad-leaves species // *Plant Cell Environ.* 2005. Vol. 28. P. 1552–1566.

Page V., Weisskopf U., Feller U. Heavy metals in white lupin: uptake, root-to-shoot transfer and redistribution within the plant // *New Phytol.* 2006. Vol. 171. P. 329–341.

Skórzyńska-Polit E., Baszyński T. Differences in sensitivity of the photosynthetic apparatus in Cd-stressed runner bean plants in relation to their age // *Plant Sci.* 1997. Vol. 128, N 1. P. 11–21.

Smart C.M. Gene expression during leaf senescence // *New Phytol.* 1994. Vol. 126. P. 419–448.

Suzuki S., Nakamoto H., Ku M. S. B., Edwards G. E. Influence of leaf age on photosynthesis, enzyme activity and metabolite levels in wheat // *Plant Physiol.* 1987. Vol. 84. P. 1244–1248.

Vassilev A., Tsonev T., Yordanov I. Physiological response of barley plants (*Hordeum vulgare* L.) to cadmium contamination in soil during ontogenesis // *Environ. Pollut.* 1998. Vol. 103. P. 289–297.

Vassilev A., Lidon F., Scotti P., Da Graca M., Yordanov I. Cadmium-induced changes in chloroplast lipids and photosystem activities in barley plants // *Biol. Plant.* 2004. Vol. 48, N 1. P. 153–156.

Xie S., Luo X. Effect of leaf position and age on anatomical structure, photosynthesis, stomatal conductance and transpiration of Asian pear // *Bot. Bull. Acad. Sin.* 2003. Vol. 44. P. 297–303.

Xu Z. Z., Zhou G. S., Wang Y. L., Han G.X., Li Y. J. Changes in chlorophyll fluorescence in maize plants with imposed rapid dehydration at different leaf ages // *J. Plant Growth Regul.* 2008. Vol. 27. P. 83–92.

Zhang S. B., Hu H., Li Z. R. Variation of photosynthetic capacity with leaf age in an alpine orchid, *Cypripedium flavum* // *Acta Physiol. Plant.* 2008. Vol. 30. P. 381–388.

Zima J., Sestak Z. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves: Carbon fixation pathways, their enzymes and products // *Photosynthetica.* 1979. Vol. 13. P. 83–106.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Казнина Наталья Мстиславовна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
e-mail: kaznina@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Титов Александр Федорович

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

Лайдинен Галина Федоровна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
e-mail: laidinen@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Батова Юлия Валерьевна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия 185910
e-mail: batova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Kaznina, Natalia

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

Titov, Alexandr

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

Laidinen, Galina

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

Batova, Yulia

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