

# ОСОБЕННОСТИ РЕАКЦИИ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ НА ТЯЖЕЛЫЕ МЕТАЛЛЫ

А.И. Соколик, Н.В. Кабанова, В.М. Юркевич, В.М. Юрин

Белорусский государственный университет, Минск, Республика Беларусь

## Введение

К тяжелым металлам (ТМ) относят те, у которых плотность превышает  $5 \text{ г/см}^3$ . Часть из них является необходимыми для жизни растений микроэлементами, другие, хотя присутствуют в растениях в небольших количествах, явной роли в метаболизме не играют. Два представителя таких металлов – свинец и кадмий, рассмотрены в работе [1]. Данная работа посвящена тяжелым металлам другого рода, которые в небольших количествах необходимы растению, а в больших проявляют токсичность [2].

В связи с все возрастающим антропогенным загрязнением экосистем вопрос токсического действия тяжелых металлов на растения активно изучается. Большое число работ посвящено чисто сельскохозяйственной стороне проблемы – влиянию ТМ на накопление биомассы и урожай [3], на скорость ростовых процессов [4, 5]. Хорошо изучены, в основном в условиях *in vitro*, характеристики влияния ТМ на метаболические реакции в клетке, во многом выявлены молекулярные механизмы токсического действия ТМ [6]. Значительное число работ посвящено поглощению, накоплению и распределению ТМ по органам и тканям растительного организма [7]. Однако почти ничего не известно о влиянии ТМ на функционирование корня растения, одним из важнейших показателей которого является его ацидофицирующая активность.

Известно, что удаление ионов водорода из цитоплазмы в среду, которое осуществляется Н-АТФазой, необходимо для нормального функционирования клетки. С другой стороны, минеральные элементы, чтобы быть использованными растением, должны войти в симпласт корня, то есть обязательно пересечь плазматическую мембрану, на которой и функционирует Н-АТФаза, создавая движущую силу ионного транспорта за счет направленного движения протонов из цитоплазмы в среду [8]. Имеются также убедительные свидетельства жесткой корреляции между активностью Н-АТФаз плазматической мембраны клеток корня и скоростью роста его самого [9].

Таким образом, задача настоящей работы состоит в том, чтобы изучить влияние ТМ, которые выступают и в роли микроэлементов, на такой важнейший процесс, который во многом определяет интенсивность поглощения минеральных веществ клетками корня, как его ацидофицирующая активность.

## Методы исследования

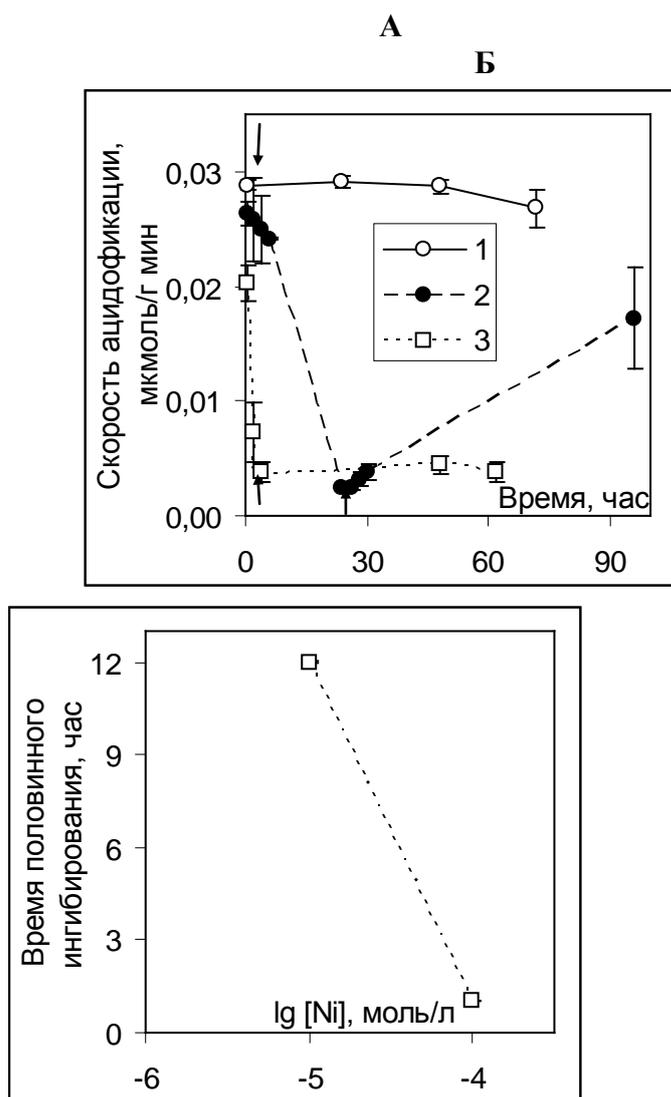
Изучали действие представителей ТМ никеля, меди и цинка на ацидофицирующую активность корней. В качестве объекта исследования использовали интактные корни проростков ячменя сорта Дивосны, пшеницы Росстань, фасоли Рант, гороха сорта вегетативный желтый и клевера; выращивание проводили в водной культуре рулонным методом по Журбицкому до возраста 7-9 дней [10]. Скорость работы  $\text{H}^+$ -насосов (интенсивность ацидофикации) оценивали по изменению рН среды с помощью иономера, с использованием методики потенциометрического титрования раствором едкого натра. Измерения проводили при постоянном значении рН среды равном 7,0. Общая схема установки по измерению ацидофицирующей способности корней проростков и детали экспериментальных процедур описаны ранее [1].

## Результаты и обсуждение

### Действие никеля

Результаты экспериментов по изучению влияния никеля на ацидофицирующую активность корней проростков ячменя показаны на рисунке 1. Временной ход изменения

скорости выделения ионов водорода, представленный на рисунке 1 А, показывает, что при действии никеля в концентрации  $10^{-6}$  моль/л в течении трех суток эффектов практически нет. В то же время повышение содержания металла до  $10^{-5}$  моль/л, как видно из зависимости 2 на рисунке 1 А, после некоторой задержки, в ходе которой происходит медленное подавление ацидофицирующей активности, вызывает ее полное подавление. Дальнейший рост концентрации никеля до  $10^{-4}$  моль/л вызывает быстрое, без задержки, полное и необратимое подавление ацидофикации за 2-3 часа. Отметим, что более низкая концентрация металла, равная  $10^{-5}$  моль/л, вызывала подавление ацидофикации, которое было практически полностью обратимо – как видно из зависимости 2 на рисунке 1 А, после полного подавления к исходу суток экспозиции в среде, содержащей металл, скорость ацидофикации после трех суток отмыва восстанавливалась до 70% от первоначального значения в контроле.



А – Временной ход эффекта при различных концентрациях металла. Зависимости 1 - 3 получены соответственно при следующих концентрациях металла (моль/л):  $10^{-6}$ ;  $10^{-5}$  и  $10^{-4}$ . Стрелка, обращенная вниз, обозначает момент добавления металла к раствору. Стрелки направленные вверх, обозначают момент устранения никеля из среды, отмыв.

Б – Концентрационная зависимость времени половинного подавления ацидофицирующей активности никелем.

Рисунок 1 - Действие никеля на ацидофицирующую активность корней проростков ячменя:

Другой представитель злаковых – пшеница, как видно из данных, показанных на рисунке 2, проявляет качественно подобную реакцию ацидофицирующей активности корней на металл, но с некоторыми особенностями. Так, здесь, в отличие от ячменя, в ходе достаточно длительной (до 25 часов) экспозиции, никаких изменений скорости ацидофикации не наблюдали. Зато после этого зарегистрировано очень резкое, в узком концентрационном диапазоне, ее уменьшение практически до нуля: то есть, наблюдается задержка эффекта ингибирования. Как видно из зависимости 2, показанной на рисунке 2 Б, задержка незначительно, от 26 до 23 часов, уменьшалась с ростом концентрации металла от  $10^{-6}$  до  $3 \times 10^{-6}$  моль/л, а при переходе к концентрации  $10^{-5}$  исчезала вообще.

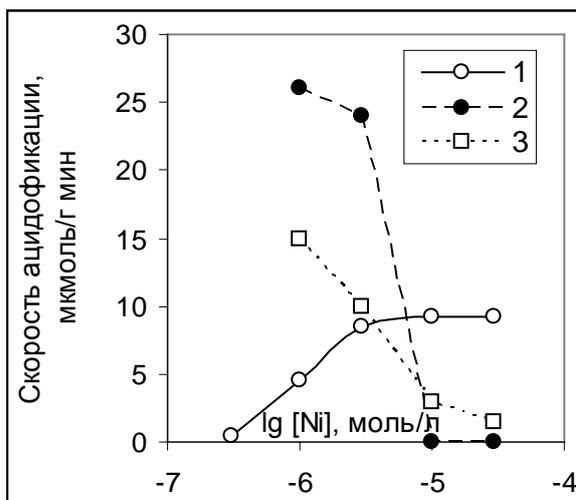
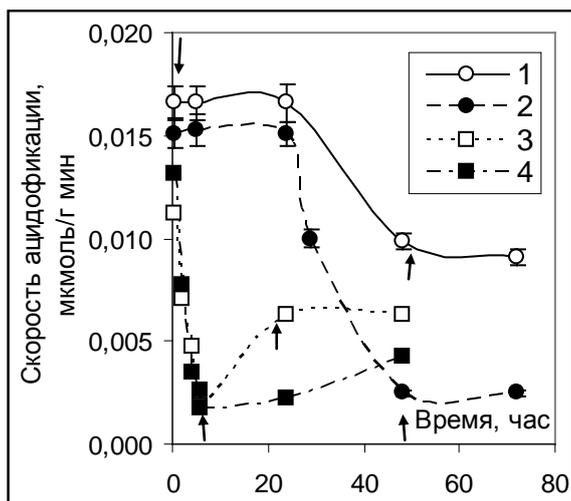
Ингибирование ацидофицирующей активности, начинающееся сразу после задержки, ускорялось по мере роста уровня никеля в среде. Как видно из рисунка 2, кривая 3, время половинного ингибирования убывало от 15 до 1,5 часов в концентрационном диапазоне  $10^{-6}$  –  $3 \times 10^{-5}$  моль/л никеля. Представленная на том же рисунке зависимость доза-эффект, кривая 1, имеет обычный S-образный вид; концентрация половинного эффекта равна  $10^{-6}$  моль/л никеля, что очень близко к соответствующему значению для ячменя. Отметим, что подавление ацидофицирующей активности корней проростков пшеницы никелем начинается при значительно более низкой концентрации металла, чем те, при которых начинает уменьшаться время развития эффекта и особенно длительность задержки: в последнем случае концентрации различаются десятикратно.

Если задержка обусловлена диффузионным проникновением и накоплением металла внутри клетки до определенной концентрации, длительность задержки должна убывать обратно пропорционально концентрации – сокращаться в 10 раз при десятикратном росте концентрации металла. В случае пшеницы длительность задержки убывает значительно быстрее. Это может означать, что никель действует на клеточную мембрану, изменяя ее характеристики, и посредством этого включает какой-то механизм усиления либо ускорения своего входа в клетку, либо понижения порога ингибирования ацидофицирующей активности.

По данным, представленным на рисунке 2 А, кривые 3 и 4, можно усмотреть отмеченную в работе [1] для свинца временную «реабилитацию». По тем же данным видно, что за время порядка суток обратимость ингибирования ацидофикации не наблюдали. В целом по сравнению с ячменем пшеница проявила несколько более высокую чувствительность к никелю.

А

Б



А – Временной ход эффекта при различных концентрациях металла. Зависимости 1-4 получены соответственно при следующих концентрациях металла (моль/л):  $10^{-6}$ ;  $3 \times 10^{-6}$ ,  $10^{-5}$  и  $3 \times 10^{-5}$ . Стрелка, обращенная вниз, обозначает момент добавления металла к раствору. Стрелки направленные вверх, обозначают момент устранения никеля из среды, отмыв.

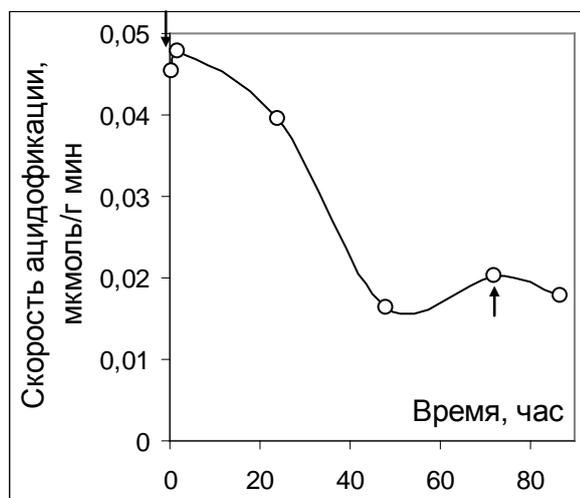
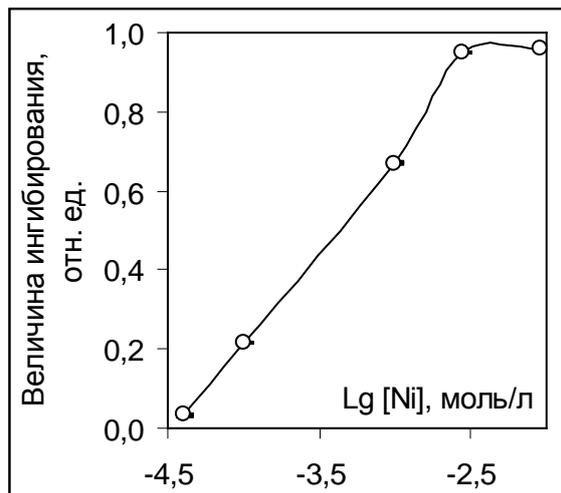
Б – Концентрационная зависимости эффекта подавления ацидофицирующей активности никелем (кривая 1), времени задержки эффекта (2) и времени половинного ингибирования (3).

Рисунок 2 – Действие никеля на ацидофицирующую активность корней проростков пшеницы:

Результаты аналогичных экспериментов на проростках бобовых – фасоли и горохе, представленные на рисунках 3 А и Б соответственно, показывают картину действия никеля в целом схожую со случаем зерновых, описанным выше. Так, временной ход ингибирования ацидофикации корней проростков гороха также показывает задержку начала эффекта, который в целом оказывается необратимым. Концентрационная зависимость ингибирования ацидофицирующей активности корней проростков фасоли, показанная на рисунке 3 А, имеет обычный S – образный вид, но крутизна ее существенно ниже, чем для зерновых – концентрационный диапазон от нулевого до максимального ингибирования занимает два порядка. Концентрация половинного эффекта в этом случае, равная  $3 \times 10^{-4} - 10^{-3}$  моль/л, более чем в

А

Б



А – Концентрационная зависимости эффекта подавления ацидофицирующей активности корней проростков фасоли никелем.

Б – Временной ход ингибирования ацидофицирующей активности корней проростков гороха при добавлении в среду  $10^{-3}$  моль/л никеля. Стрелка, обращенная вниз, обозначает момент добавления металла к раствору, а направленная вверх обозначают момент устранения никеля из среды, отмыв.

Рисунок 3 – Действие никеля на ацидофицирующую активность корней проростков фасоли (А) и гороха (Б):

сто раз выше, чем для зерновых. Таким образом, бобовые оказались значительно более устойчивыми к действию никеля на ацидофицирующую активность корней, чем зерновые.

### *Эффекты меди*

Следующим протестированным тяжелым металлом была медь. Временной ход изменения скорости выделения протонов корнями проростков пшеницы под действием этого металла показан на рисунке 4 А и Б.

Видно, что в концентрации  $10^{-6}$  моль/л (зависимость 1), после некоторой задержки, особенно хорошо заметной при более крупном масштабе на оси времени рисунка 4 Б, происходит полное подавление ацидофикации за время порядка 20 часов. При повышении концентрации металла всего в четыре раза зарегистрирована быстрая, трех-четырёх кратная стимуляция ацидофицирующей активности, которая по истечении 6 часов экспозиции (равно времени задержки при предыдущей концентрации  $10^{-6}$  моль/л) подавляется.

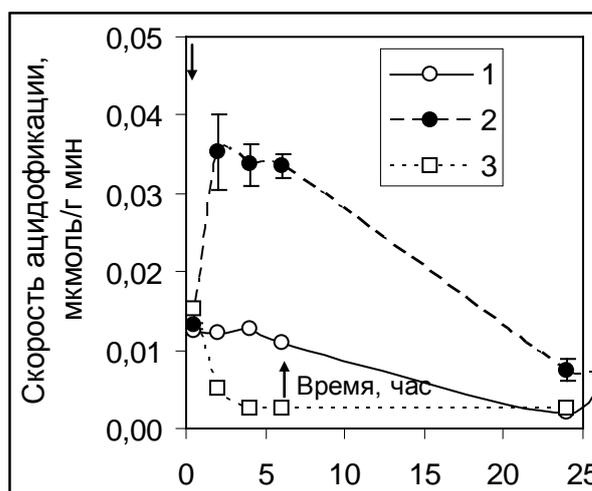
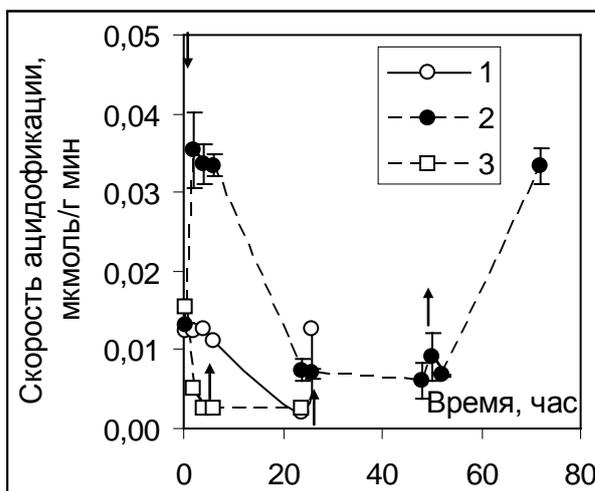
Дальнейший рост уровня содержания металла до  $10^{-5}$  моль/л, как видно из представленных на рисунке 4 А и Б кривых 3, вызывал быстрое подавление ацидофикации

без стимуляции. В последнем случае ингибирование необратимо – отмыв в течении суток не приводит к восстановлению ацидофикации. При более низких концентрациях меди наблюдали практически полное сравнительно быстрое восстановление скорости подкисления среды, причем при концентрации меди  $4 \cdot 10^{-6}$  моль/л, когда подавлению ацидофикации предшествовала ее стимуляция, отмыв приводил к восстановлению значительно более высокого по отношению к контролю стимулированного уровня ацидофицирующей активности корней. Аналогичные результаты получены в экспериментах с корнями ячменя. Здесь также в диапазоне  $10^{-6} - 10^{-5}$  моль/л меди наблюдали ингибирование с константой половинного эффекта  $2 \cdot 10^{-5}$  моль/л, которому при повышении концентрации до  $10^{-4}$  моль/л предшествует стимуляция активности протонных АТФаз.

Действие меди на ацидофицирующую активность корней бобовых иллюстрируется кривой, представленной на рисунке 5 Б. Здесь, как и в предыдущем случае, имеет место стимуляция ацидофицирующей активности, после чего происходит ее полное подавление. Обратимости эффекта ингибирования при отмыве в течении 20 часов не зарегистрировано. Таким образом, в отличие от остальных протестированных тяжелых металлов, медь при некоторых концентрациях стимулирует ацидофицирующую активность, которую при продолжении экспозиции затем подавляет.

А

Б



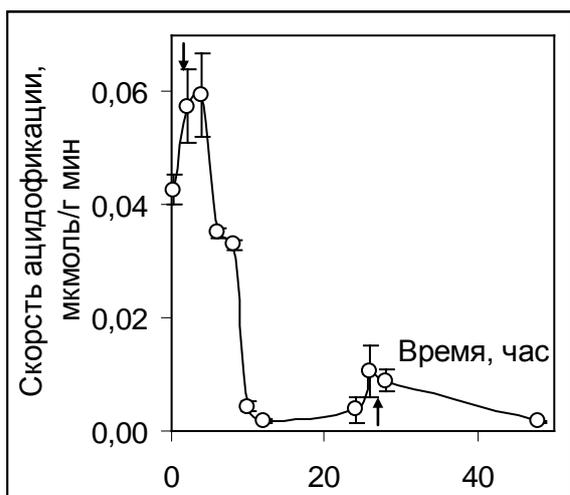
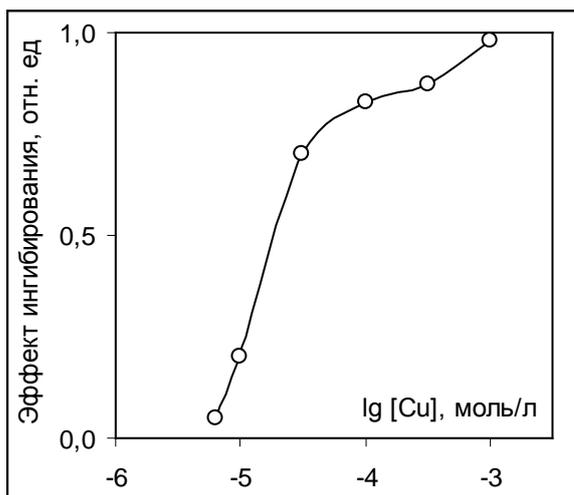
А – Временной ход эффекта при различных концентрациях меди. Зависимости 1 - 3 получены соответственно при следующих концентрациях металла (моль/л):  $10^{-6}$ ;  $4 \cdot 10^{-6}$ ,  $10^{-5}$ . Стрелка, обращенная вниз, обозначает момент добавления металла к раствору. Стрелки направленные вверх, обозначают момент устранения меди из среды, отмыв.

Б – Начальная часть тех же зависимостей в более крупном временном масштабе..

Рисунок 4 – Действие меди на ацидофицирующую активность корней проростков пшеницы:

А

Б



А – Концентрационная зависимость ингибирования ацидофицирующей активности корней проростков ячменя медью.

Б – Временной ход ингибирования ацидофицирующей активности корней проростков фасоли при добавлении в среду  $10^{-6}$  моль/л меди. Стрелка, обращенная вниз, обозначает момент добавления металла к раствору, а направленная вверх обозначают момент устранения меди из среды, отмыв.

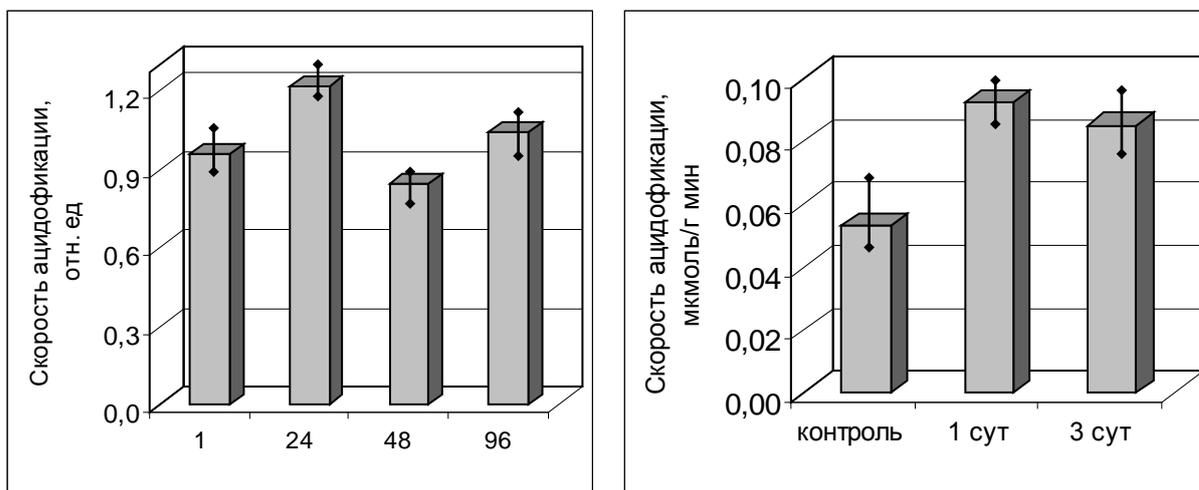
Рисунок 5 – Параметры ацидофицирующей активности корней проростков ячменя и фасоли под действием меди:

### ***Действие цинка***

Действие цинка на ацидофицирующую активность как зерновых, так и бобовых культур, существенно отличается от эффектов остальных протестированных тяжелых металлов. Как видно из данных, представленных на рисунках 6 и 7, ни для одной из культур не наблю-

А

Б



А – Временная диаграмма относительного (к контролю) изменения ацидофицирующей активности корней проростков ячменя при концентрации цинка  $3 \times 10^{-3}$  моль/л.

Б – Аналогичная диаграмма для скорости ацидофикации среды корнями проростков гороха при действии цинка в концентрации  $3 \times 10^{-3}$  моль/л.

Рисунок 6 – Действие цинка на ацидофицирующую активность корней проростков ячменя и гороха:

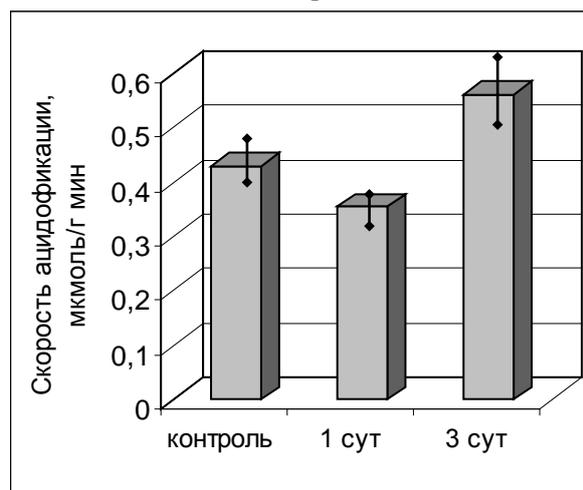


Рисунок 7 – Действие цинка на ацидофицирующую активность корней проростков клевера:

Временная диаграмма скорости ацидофикации среды корнями проростков клевера при действии цинка в концентрации  $3 \times 10^{-3}$  моль/л.

дали подавление ацидофицирующей активности вплоть до концентраций  $10^{-3}$  моль/л цинка. Для ячменя после экспозиции в течении суток зарегистрирована стимуляция ацидофицирующей активности корней на 20-25%, которая исчезала в ходе дальнейшего воздействия металла.

Ацидофицирующая активность корней проростков гороха после экспозиции в течении суток на фоне  $10^{-3}$  моль/л цинка, как видно из диаграммы рисунка 6 Б, возросла почти вдвое, причем стимуляция не уменьшалась при дальнейшем воздействии металла до трех суток.

**РЕЗУЛЬТАТЫ АНАЛОГИЧНЫХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ С ПРОРОСТКАМИ КОРМОВОЙ КУЛЬТУРЫ – КЛЕВЕРА, ПОКАЗАННЫЕ НА РИСУНКЕ 7, КАЧЕСТВЕННО АНАЛОГИЧНЫ ПРЕДЫДУЩИМ СЛУЧАЯМ: ЗДЕСЬ ТАКЖЕ ИМЕЕТ МЕСТО СТИМУЛЯЦИЯ АЦИДОФИЦИРУЮЩЕЙ АКТИВНОСТИ. НО В ЭТОМ СЛУЧАЕ ВОЗРАСТАНИЕ СКОРОСТИ АЦИДОФИКАЦИИ**

**СТАНОВИЛОСЬ ЗАМЕТНЫМ ПО ИСТЕЧЕНИИ ТРЕХ СУТОК ЭКСПОЗИЦИИ В РАСТВОРЕ, СОДЕРЖАЩЕМ МЕТАЛЛ, И ВЕЛИЧИНА ВОЗРАСТАНИЯ СОСТАВЛЯЛА 15 %.**

**ТАКИМ ОБРАЗОМ, ЦИНК, В ОТЛИЧИЕ ОТ ОСТАЛЬНЫХ ПРОТЕСТИРОВАННЫХ МЕТАЛЛОВ, ДАЖЕ ПРИ ТАКОЙ ВЫСОКОЙ КОНЦЕНТРАЦИИ КАК  $\times 10^{-3}$  МОЛЬ/Л НЕ ВЫЗЫВАЕТ ИНГИБИРОВАНИЯ АЦИДОФИЦИРУЮЩЕЙ АКТИВНОСТИ КОРНЕЙ ИСПЫТАННЫХ КУЛЬТУР, А НАОБОРОТ, СТИМУЛИРУЕТ ЕЕ ДО ДВУХ РАЗ (ДЛЯ ГОРОХА) ДОСТАТОЧНО УСТОЙЧИВО.**

### **Результаты и обсуждение**

Представленные выше результаты экспериментов по действию ТМ на ацидофицирующую активность корней проростков разных сельскохозяйственных культур показывают, что ингибирование процесса ацидофикации имеет место только в случаях никеля и меди, но не цинка. Временной ход ингибирования и его концентрационные изменения для разных культур существенно различаются, что является проявлением их индивидуальной чувствительности и толерантности.

Очевидно, что действие ТМ на ацидофицирующую активность корня в конечном счете обусловлено модификацией трансмембранных молекулярных комплексов Н-АТФаз, расположенных на плазматических мембранах клеток коры корня. ТМ могут действовать как с внешней, так и с цитоплазматической стороны мембраны, причем возможна как прямая модификация молекул (например, адсорбция на сульфгидрильных группах) либо замещение магния в комплексе Mg-АТФаза

В любом случае, прежде чем дойти до плазматической мембраны ионы ТМ должны накопиться в апопластическом пространстве корня (в клеточных стенках и межклетниках). Однако по имеющимся данным накопление ТМ в апопласте поверхностных тканей корня происходит достаточно быстро, за время порядка 3-5 часов. В наших опытах наблюдается задержка эффекта ингибирования порядка 25 часов, что может свидетельствовать о том, что Н-АТФаза в случае никеля ингибируется только после накопления в цитоплазме достаточной его концентрации. Очевидно, что при увеличении концентрации никеля в среде это время быстро уменьшается, как и показывают данные на рисунке 2 Б.

Сопоставление данных рисунков 1 и 2 демонстрирует, что характер изменения ацидофицирующей активности корней проростков ячменя и пшеницы под действием никеля подобен. В обоих случаях наблюдается задержка эффекта, длительность которой быстро уменьшается с ростом концентрации металла. Сходным образом ускоряется сам процесс ингибирования, что видно по данным рисунков 1 Б и 2 Б. В целом пшеница оказалась несколько чувствительнее ячменя – концентрации половинного ингибирования составляют  $10^{-6}$  и  $3 \times 10^{-6}$  моль/л никеля.

Таким образом, есть основания считать, что ионы никеля ингибируют ацидофицирующую активность корней злаковых после проникновения в цитоплазму клеток и взаимодействия с Н-АТФазой на внутренней стороне плазматической мембраны. Эту картину подтверждает отмеченная выше необратимость эффектов – чтобы ТМ вышли из клетки нужно очень большое время по сравнению со временем накопления. Отметим, что описанная картина соответствует литературным данным, согласно которым никель накапливается в основном в симпласте корня [7].

Что касается бобовых, то для них ситуация во многом подобна. Также имеет место временная задержка эффекта ингибирования, отсутствует обратимость при отмыве (рисунок 3). Различие состоит в том, что концентрационный диапазон эффекта для фасоли значительно шире и простирается от  $10^{-5}$  до  $3 \times 10^{-3}$  моль/л металла. Отметим также

существенно меньшую чувствительность бобовых по сравнению с злаковыми – концентрация половинного ингибирования для фасоли составляет  $3 \times 10^{-4}$  моль/л.

Действие меди на активность Н-АТФаз, как показывают данные рисунков 4 и 5, двояко. Как для зерновых, так и для бобовых первоначальное ингибирование ацидофикации при дальнейшем повышении концентрации сменяется значительной стимуляцией, после которой вновь следует ингибирование. При еще большей концентрации меди стимуляция исчезает, остается только ингибирование. Наибольшую чувствительность к эффекту стимуляции из испытанных культур проявила фасоль ( $10^{-7}$  –  $10^{-6}$  моль/л, а к ингибированию наиболее устойчив ячмень ( $10^{-6}$  –  $10^{-5}$  моль/л). В опытах с одиночными растительными клетками харовых водорослей [11, 12] получены сходные данные по ингибированию Н-АТФазы, но стимулирующий эффект не обнаружен.

Цинк оказался самым неактивным из испытанных ТМ. Его действие на скорость ацидофикации проявлялось для всех испытанных культур начиная с концентрации  $10^{-3}$  моль/л (рисунки 6 и 7, таблица). Результаты показывают, что при практически полном отсутствии эффекта на злаковых, для бобовых наблюдается выраженная стимуляция ацидофикации. Количественные показатели зарегистрированных эффектов суммированы в таблице.

Таблица – Концентрационные параметры величины эффекта тяжелых металлов на ацидофицирующую активность для разных культур

		Ячмень	Пшеница	Фасоль	Горох
Никель	Концентрация половинного ингибирования, моль/л	$3 \times 10^{-6}$	$10^{-6}$	$3 \times 10^{-4}$	$5 \times 10^{-4}$
	Концентрация, при которой половинного ингибирования уменьшается вдвое, моль/л	$3 \times 10^{-5}$	$5 \times 10^{-6}$	-	-
	Концентрационный диапазон эффекта ингибирования, моль/л	$10^{-6}$ - $10^{-5}$	$3 \times 10^{-7}$ – $3 \times 10^{-6}$	$3 \times 10^{-5}$ - $3 \times 10^{-3}$	-
Медь	Концентрационный диапазон эффекта ингибирования, моль/л	$10^{-6}$ - $10^{-5}$	$3 \times 10^{-7}$ - $10^{-6}$	$10^{-7}$ - $10^{-6}$	-
	Концентрационный диапазон эффекта стимуляции, моль/л	$10^{-4}$ - $10^{-3}$	$4 \times 10^{-6}$ - $10^{-5}$	$10^{-7}$ – $10^{-6}$	-
Цинк	Характер эффекта	Нет эффекта	-	-	Стимуляция, $3 \times 10^{-3}$

Сопоставление культур по параметрам, приведенным в таблице, показывает, что в случае никеля наиболее чувствительной к ингибированию оказалась пшеница, затем ячмень, а наименьшую чувствительность проявили бобовые – фасоль и горох. Для меди наибольшую чувствительность к ингибированию, как и для никеля, опять показала пшеница, но здесь наиболее устойчивым оказался ячмень. Зато стимулирование при

наименьшей концентрации меди зафиксировали для фасоли, а наименее чувствительным здесь оказался ячмень. Цинк, в отличие от остальных протестированных металлов, даже при такой высокой концентрации  $10^{-3}$  моль/л не вызывает ингибирования ацидофицирующей активности корней испытанных культур, а наоборот, стимулирует ее до двух раз (для гороха) достаточно устойчиво.

Таким образом, из испытанных ТМ наиболее активным оказалась медь, а наименее – цинк. Из протестированных культур среди злаковых наибольшую чувствительность проявила пшеница, а среди бобовых – фасоль. В целом бобовые оказались более устойчивыми к испытанным ТМ.

### Список литературы

1. Соколик А.И., Кабанова Н.В. Сорока Ю.А. Юрин В.М. / Видовая специфичность действия тяжелых металлов на ацидофицирующую активность корней растений // Труды Белорусского государственного университета. Физиологические, биохимические и молекулярные основы функционирования биосистем. 2008. Вып. 3, С. 50-59
2. Каббата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. - М.: Мир, 1989. 498 с.
3. Серегин И. В., Кожевникова А. Д. / Физиологическая роль никеля и его токсическое действие на высшие растения // Физиология растений, 2006, Т. 53, №2, 285-308.
4. Zhaug Y., Yang X. / Toxic effect of cadmium on cell division and chromosomal morphology of *Hordeum vulgare* // Mutant Res., 1994, V.212, P.121-126
5. Демченко Н.П., Калимова И.Б., Демченко К.Н. / Влияние никеля на рост, пролиферацию и дифференциацию клеток корневой системы проростков *Triticum aestivum*. // Физиология растений, 2005, Т. 52, С. 250-258.
6. Демидчик В.В., Соколик А.И., Юрин В.М. / Токсичность избытка меди и толерантность к нему растений. // Успехи современной биологии, 2001, Т.121, №5, С. 511-525
7. Серегин И.В., Кожевникова А.Д. Распределение тяжелых металлов и стронция по тканям проростков кукурузы в связи с проблемой специфичности и избирательности их токсического действия. // Биоразнообразие природных и антропогенных экосистем. Сб. статей. Екатеринбург, УрО92-97РАН, 2005, С. 92-97
8. Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. М.: Мир, 1973, 345 с
9. Месенко М.М., Иванов В.Б. Влияние стимулятора и ингибиторов Н-АТФазы на рост клеток в корнях кукурузы. // Физиология растений, 2005, Т. 52, №4, С. 558-565.
10. Журбицкий З.И. Теория и практика вегетационного метода. М.: Наука, 1968. 266 с.
11. Demidchik V.V., Sokolik A.I., Yurin V.M. /The effect of  $Cu^{2+}$  on ion transport systems of the plant cell plasmalemma. // Plant Physiology (USA), 1997, V. 114 (Aug.), p. 1313-1325
12. Demidchik Vadim, Sokolik Anatoly, Yurin Vladimir. / Characteristics of non-specific permeability and  $H^{+}$ -ATPase inhibition induced in the plasma membrane of *Nitella flexilis* by excessive  $Cu^{+}$  // Planta, 2001, V. 212, P. 583-590.