

ДИНАМИКА МЕТАЛЛОУСТОЙЧИВОСТИ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ПРИ ДЕЙСТВИИ ЦИТОКИНИНОВЫХ СИНТЕТИЧЕСКИХ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА

Д. И. Башмаков, Т. А. Морозова

В статье приводятся экспериментальные данные о влиянии ионов Cu^{2+} , Zn^{2+} , Ni^{2+} и синтетических регуляторов роста (цитодефа, кинетина и тидиазурона) на металлоустойчивость молодых растений *Dahlia* × *culturum*, *Hordeum vulgare* L. и *Triticum aestivum* L.

Ключевые слова: *Dahlia* × *culturum*, *Hordeum vulgare* L., *Triticum aestivum* L., цитодеф, кинетин, тидиазурон, металлоустойчивость.

METAL-TOLERANCE DYNAMICS OF CULTIVATED PLANTS AFFECTED BY CYTOLEININ SYNTHETIC GROWTH REGULATORS

D. I. Bashmakov, T. A. Morozova

The research investigates the influence of Cu^{2+} , Zn^{2+} , Ni^{2+} ions and synthetic growth regulators – citodeph, kinetin and thidiazuron on metal-tolerance in young plants of *Dahlia* × *culturum*, *Hordeum vulgare* L and *Triticum aestivum* L.

Keywords: *Dahlia* × *culturum*, *Hordeum vulgare* L., *Triticum aestivum* L., citodeph, kinetin, thidiazuron, metal-tolerance.

Различные элементы среды неодинаково воспринимаются растениями и имеют для них разное значение [1; 3]. В процессе эволюции растения в зависимости от эколого-климатической зоны приобрели устойчивость к определенным неблагоприятным факторам среды. Однако многие факторы среды, к которым растения эволюционно не приспособлены, могут оказывать стрессовое воздействие, приводящее к различным биохимическим аномалиям в клетках растений, повреждению их структур и метаболических функций, снижению или полному подавлению образования органического вещества [7; 8].

Одним из мощнейших экологических факторов, к которому растения эволюционно не приспособлены, является загряз-

нение окружающей среды тяжелыми металлами (ТМ) [3; 5]. Проникая в избытке в растительный организм, ТМ нарушают ход метаболических процессов, ингибируют развитие, снижают продуктивность [7]. Кроме этого, накопление ТМ в приповерхностном слое почвы приводит к снижению ее плодородия и ухудшению качества растениеводческой продукции [1]. Современное сельское хозяйство широко применяет различные способы нейтрализации вредного для растений воздействия ТМ. В последнее время все больший интерес представляют биологически активные вещества – регуляторы роста (РР), которые применяются в качестве защиты и для повышения устойчивости растений к биотическим и абиотическим факторам [1; 4; 9]. Биологически

активные вещества могут изменять реакцию растений на стрессовое воздействие. Имеются данные о возможности снижения повреждающего действия ТМ при использовании синтетических аналогов фитогормонов. Так, применение цитокинин-подобных препаратов (10 нМ тидиазурона, 100 нМ цитодефа, 1 мкМ кинетина) способствовало снижению токсичности ионов никеля, что проявилось в усилении роста растений кукурузы и снижении проницаемости мембран. Наиболее эффективно стрессовое действие ионов никеля снижал тидиазурон [2]. С повышением концентрации кадмия в среде культивирования с 1 мкМ до 1 мМ снижалось образование сухого вещества как в корнях, так и в побегах сои. Добавление гиббереллина вызывало частичную элиминацию эффекта кадмия на корни и побеги у растений сои и увеличивало площадь листьев и длину стеблей [6].

В связи с этим изучение совместного действия на растения ТМ и синтетических РР является важной задачей при решении проблемы устойчивости растений к загрязнению окружающей среды ТМ и повышения качества продукции растениеводства.

Изменения металлоустойчивости культурных растений под влиянием синтетических регуляторов роста цитокининового типа действия изучали на георгинах (*Dahlia × cultorum*), ячмене (*Hordeum vulgare* L.) сорта Отра и пшенице (*Triticum aestivum* L.) сорта Мироновская. Перед посевом семена обрабатывали 3–5%-ным KMnO_4 в течение 5 мин. После удаления дезинфицирующего раствора семена проращивали в чашках Петри (по 20 штук на чашку) в факторостатных условиях (освещенность около 80 мкМ фотонов/м² с, фотопериод 16 ч, t 20–23 °С) на растворах, содержащих 0 (контроль), 10, 100 и 1000 мкМ ионов Cu^{2+} , Zn^{2+} или Ni^{2+} (концентрации подбирали в предварительных экспериментах и были близки к физиологической, сублетальной и летальной соответственно) и регуляторов роста (10 нМ тидиазурона, 100 нМ цитодефа, 1 мкМ кинетина). Использовались соли $\text{CuSO}_4 \times 5\text{H}_2\text{O}$, $\text{ZnSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ и $\text{NiSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ квалификации чда. Контролем служили растения, выращенные на дистиллированной воде без внесения регуля-

торов роста. На 7, 10 и 14-е сутки опыта у 10 растений из каждой повторности измеряли длину корней. Для определения металлоустойчивости растений рассчитывали индекс толерантности (ИТ) Уилкинса: $I_t = l_{me} / l_c \times 100 \%$, где l_{me} – прирост корней на растворе с исследуемым металлом, l_c – прирост корней в контроле [10].

Все опыты проводили в трех повторностях. Результаты обрабатывали статистически по общепринятым биометрическим формулам с использованием пакетов прикладных программ «Microsoft Excel». Существенность различий между вариантами оценивалась по критерию Стьюдента для независимых выборок при уровне значимости 95 %.

В ходе проведенных экспериментов было определено влияние ТМ (Cu , Zn , Ni) и синтетических РР (цитодифа, кинетина и тидиазурона) на рост корней георгинов, ячменя и пшеницы. Для определения металлоустойчивости растений на основании полученных данных рассчитывали ИТ. Об уровне металлоустойчивости растений свидетельствует величина ИТ, о степени акклимации растений к хроническому действию металла – динамика ИТ (табл. 1–3).

Наибольшие значения ИТ среди исследуемых растений отмечены у георгина. Так, на фоне всех изученных металлов ИТ находились либо на уровне водного контроля, либо существенно превышали его (10 мкМ всех изученных ТМ и 0,1 мМ ионов Zn^{2+}).

У растений ячменя на 7-е сутки значения ИТ во всех вариантах (за исключением 0,1 мМ ионов Zn^{2+}) также были на уровне контроля. Однако на 10-е и 14-е сутки во многих вариантах отмечалось существенное снижение ИТ относительно водного контроля. На 14-е сутки опыта ИТ оставались на уровне контроля лишь в вариантах с 10 мкМ Cu^{2+} и Zn^{2+} , а также с 0,1 мМ Zn^{2+} и Ni^{2+} . Выявленное снижение ИТ может свидетельствовать о нараставшем отравлении растений в результате хронического действия ТМ.

В экспериментах с пшеницей ИТ растений практически всегда оставались существенно ниже контроля, и лишь в варианте с 10 мкМ Cu^{2+} ИТ на 14-е сутки опыта поднялся до уровня контроля.

Эффекты, обнаруженные разными видами растений в присутствии РР (без ТМ), также различались. Так, георгины положительно реагировали на присутствие всех изученных РР в среде выращивания: значения ИТ в вариантах «РР без ТМ» всегда оставались на уровне контроля. Подобный эффект

отмечали у ячменя в вариантах «тидиазурон без ТМ». Однако, на фоне цитодефа значения ИТ всегда были ниже контроля, а на фоне кинетина уже на 10-е сутки опыта значения ИТ существенно снижались относительно воды. ИТ растений пшеницы на фоне всех изученных РР были ниже контроля.

Таблица 1

Динамика ИТ молодых растений *Dahlia* × *cultorum* при действии синтетических регуляторов роста на фоне ионов тяжелых металлов, %

Препарат	Сутки опыта	Концентрация металла			
		1 мМ	0,1 мМ	10 мкМ	0 (вода)
Cu					
Цитодиф	7	92 ± 15	86 ± 15	76 ± 14	80 ± 13
	10	115 ± 22	145 ± 26	80 ± 17	90 ± 17
	14	121 ± 13	155 ± 14*	77 ± 11	116 ± 16
Кинетин	7	112 ± 20	97 ± 18	76 ± 16	71 ± 12
	10	115 ± 22	100 ± 19	85 ± 17	83 ± 16
	14	111 ± 12	106 ± 12	87 ± 10	98 ± 21
Тидиазурон	7	86 ± 16	66 ± 14	137 ± 24	86 ± 14
	10	90 ± 17	100 ± 20	165 ± 30	93 ± 17
	14	92 ± 11	106 ± 11	184 ± 18*	108 ± 14
Без регулятора	7	97 ± 16	107 ± 20	122 ± 20	100 ± 23
	10	105 ± 21	120 ± 22	150 ± 28	100 ± 25
	14	121 ± 14	126 ± 14	150 ± 13*	100 ± 11
Zn					
Цитодиф	7	86 ± 16	92 ± 17	61 ± 15	80 ± 13
	10	85 ± 15	95 ± 19	75 ± 16	90 ± 17
	14	87 ± 10	116 ± 12	77 ± 12	116 ± 16
Кинетин	7	61 ± 12	71 ± 14	61 ± 12	71 ± 12
	10	70 ± 15	80 ± 16	60 ± 11	83 ± 16
	14	82 ± 16	155 ± 14*	58 ± 9*	98 ± 21
Тидиазурон	7	137 ± 23	163 ± 27	132 ± 22	86 ± 14
	10	145 ± 26	170 ± 31	145 ± 26	93 ± 17
	14	174 ± 18*	174 ± 17*	155 ± 15*	108 ± 14
Без регулятора	7	137 ± 23	163 ± 28	158 ± 27	100 ± 23
	10	135 ± 24	170 ± 30	165 ± 33	100 ± 25
	14	135 ± 15	174 ± 15*	165 ± 15*	100 ± 11
Ni					
Цитодиф	7	97 ± 18	61 ± 14	142 ± 25	80 ± 13
	10	115 ± 22	70 ± 15	160 ± 30	90 ± 17
	14	165 ± 15*	77 ± 11	155 ± 15*	116 ± 16

* Значения опытных вариантов, существенно отличающихся от контроля при P = 0,05.

1	2	3	4	5	6
Кинетин	7	86 ± 17	97 ± 19	86 ± 16	71 ± 12
	10	115 ± 22	110 ± 21	90 ± 18	83 ± 16
	14	135 ± 14	131 ± 18	102 ± 11	98 ± 21
Тидиазурон	7	107 ± 20	137 ± 25	92 ± 20	86 ± 14
	10	125 ± 24	165 ± 31	95 ± 19	93 ± 17
	14	121 ± 13	179 ± 17*	92 ± 11	108 ± 14
Без регулятора	7	102 ± 18	102 ± 18	127 ± 21	100 ± 23
	10	100 ± 19	115 ± 21	135 ± 26	100 ± 25
	14	106 ± 13	111 ± 11	150 ± 14*	100 ± 11

Таблица 2

Динамика ИТ молодых растений *Hordeum vulgare* L. при действии синтетических регуляторов роста на фоне ионов тяжелых металлов, %

Препарат	Сутки опыта	Концентрация металла			
		1 мМ	0,1 мМ	10 мкМ	0 (вода)
Cu					
Цитодиф	7	56 ± 6*	50 ± 6*	76 ± 7	46 ± 6*
	10	58 ± 4*	55 ± 5*	93 ± 5	49 ± 6*
	14	56 ± 4*	59 ± 8*	88 ± 4*	49 ± 7*
Кинетин	7	79 ± 7	85 ± 8	74 ± 10	70 ± 12
	10	84 ± 5*	93 ± 4	87 ± 5*	72 ± 9*
	14	77 ± 5*	88 ± 4*	85 ± 4*	80 ± 5*
Тидиазурон	7	56 ± 6*	50 ± 6*	94 ± 9	101 ± 13
	10	55 ± 4*	52 ± 5*	96 ± 5	109 ± 16
	14	77 ± 5*	51 ± 4*	96 ± 4	107 ± 3
Без регулятора	7	91 ± 7	85 ± 7	88 ± 9	100 ± 10
	10	93 ± 3*	90 ± 6	87 ± 3*	100 ± 1
	14	88 ± 5	88 ± 3*	83 ± 8	100 ± 2
Zn					
Цитодиф	7	129 ± 13	59 ± 8*	65 ± 7*	46 ± 6*
	10	168 ± 5*	70 ± 5*	78 ± 7*	49 ± 6*
	14	155 ± 5*	75 ± 7*	101 ± 5	49 ± 7*
Кинетин	7	50 ± 6*	53 ± 9*	94 ± 9	70 ± 12
	10	55 ± 5*	61 ± 7*	145 ± 4*	72 ± 9*
	14	51 ± 5*	69 ± 5*	139 ± 7*	80 ± 5*
Тидиазурон	7	56 ± 6*	62 ± 7*	59 ± 6*	101 ± 13
	10	55 ± 7*	75 ± 5*	67 ± 4*	109 ± 16
	14	75 ± 4*	77 ± 5*	69 ± 4*	107 ± 3
Без регулятора	7	88 ± 9	71 ± 6*	74 ± 8	100 ± 10
	10	87 ± 6	90 ± 9	75 ± 3*	100 ± 1
	14	88 ± 3*	99 ± 4	93 ± 4	100 ± 2

* Значения опытных вариантов, существенно отличающихся от контроля при P = 0,05.

1	2	3	4	5	6
Ni					
Цитодеф	7	124 ± 11	118 ± 10	168 ± 13*	46 ± 6*
	10	139 ± 6*	122 ± 6*	165 ± 5*	49 ± 6*
	14	131 ± 5*	120 ± 6*	155 ± 4*	49 ± 7*
Кинетин	7	68 ± 6*	59 ± 7*	138 ± 12*	70 ± 12
	10	154 ± 7*	75 ± 5*	139 ± 7*	72 ± 9*
	14	144 ± 5*	85 ± 5*	139 ± 5*	80 ± 5*
Тидиазурон	7	168 ± 13*	94 ± 8	56 ± 6*	101 ± 13
	10	174 ± 5*	110 ± 6	61 ± 6*	109 ± 16
	14	181 ± 7*	104 ± 5	72 ± 4*	107 ± 3
Без регулятора	7	74 ± 8	88 ± 9	88 ± 11	100 ± 10
	10	78 ± 6*	93 ± 6	87 ± 3*	100 ± 1
	14	72 ± 5*	96 ± 5	85 ± 5*	100 ± 2

Таблица 3

Динамика ИТ молодых растений *Triticum aestivum* L. при действии синтетических регуляторов роста на фоне ионов тяжелых металлов, %

Препарат	Сутки опыта	Концентрация металла			
		1 мМ	0,1 мМ	10 мкМ	0 (вода)
Cu					
Цитодеф	7	43 ± 4*	39 ± 4*	45 ± 4*	61 ± 4*
	10	47 ± 4*	45 ± 3*	59 ± 4*	77 ± 5*
	14	62 ± 5*	60 ± 4*	62 ± 6*	82 ± 6*
Кинетин	7	39 ± 7*	45 ± 3*	41 ± 5*	57 ± 5*
	10	43 ± 3*	59 ± 4*	41 ± 5*	62 ± 5*
	14	46 ± 4*	71 ± 5*	42 ± 4*	68 ± 5*
Тидиазурон	7	66 ± 5*	39 ± 4*	70 ± 5*	67 ± 6*
	10	70 ± 4*	45 ± 4*	86 ± 7	71 ± 7*
	14	79 ± 6*	77 ± 6*	106 ± 6	76 ± 6*
Без регулятора	7	73 ± 4*	75 ± 4*	73 ± 4*	100 ± 5
	10	74 ± 3*	74 ± 4*	72 ± 3*	100 ± 4
	14	79 ± 5*	75 ± 6*	88 ± 6	100 ± 7
Zn					
Цитодеф	7	73 ± 5*	73 ± 5*	59 ± 4*	61 ± 4*
	10	77 ± 6*	86 ± 7	65 ± 4*	77 ± 5*
	14	82 ± 5*	93 ± 7	68 ± 5*	82 ± 6*
Кинетин	7	64 ± 4*	59 ± 5*	77 ± 5*	57 ± 5*
	10	63 ± 5*	77 ± 4*	86 ± 5*	62 ± 5*
	14	82 ± 5*	82 ± 5*	93 ± 5	68 ± 5*

* Значения опытных вариантов, существенно отличающихся от контроля при P = 0,05.

1	2	3	4	5	6
Тидиазурон	7	73 ± 4*	82 ± 6*	73 ± 6*	67 ± 6*
	10	88 ± 4	83 ± 6*	86 ± 5*	71 ± 7*
	14	93 ± 9	86 ± 6	93 ± 6	76 ± 6*
Без регулятора	7	57 ± 7*	68 ± 4*	68 ± 5*	100 ± 5
	10	68 ± 3*	72 ± 7*	72 ± 5*	100 ± 4
	14	66 ± 4*	77 ± 4*	77 ± 6*	100 ± 7
Ni					
Цитодеф	7	61 ± 4*	75 ± 5*	39 ± 4*	61 ± 4*
	10	65 ± 4*	83 ± 4*	43 ± 6*	77 ± 5*
	14	71 ± 5*	93 ± 5	42 ± 3*	82 ± 6*
Кинетин	7	61 ± 4*	89 ± 6	66 ± 6*	57 ± 5*
	10	65 ± 3*	95 ± 4	70 ± 4*	62 ± 5*
	14	64 ± 4*	106 ± 6	73 ± 6*	68 ± 5*
Тидиазурон	7	64 ± 6*	61 ± 5*	68 ± 5*	67 ± 6*
	10	65 ± 4*	72 ± 5*	72 ± 5*	71 ± 7*
	14	82 ± 5*	84 ± 5	126 ± 6*	76 ± 6*
Без регулятора	7	66 ± 4*	55 ± 5*	68 ± 4*	100 ± 5
	10	70 ± 3*	59 ± 5*	74 ± 4*	100 ± 4
	14	73 ± 6*	60 ± 4*	77 ± 4*	100 ± 7

Величины ИТ у необработанных и обработанных регуляторами растений георгина на фоне изученных ТМ с течением времени менялись незначительно или даже увеличивались (см. табл. 1). Подобные эффекты могут свидетельствовать об отсутствии признаков хронического отравления молодых растений георгина ТМ или РР. Лишь в одном варианте (кинетин + 10 мкМ Zn²⁺) на 14-е сутки опыта значения ИТ опускались ниже контроля.

У растений ячменя существенные превышения значений ИТ относительно контроля отмечены в вариантах с цитодефом на фоне ионов Ni²⁺ (все концентрации) и 1 мМ Zn²⁺; в вариантах с кинетином – на фоне 10 мкМ Zn²⁺ и Ni²⁺ и 1 мМ Ni²⁺; а в вариантах с тидиазуоном – лишь на фоне 1 мМ Ni²⁺. Кроме этого, неотмечено существенных различий с водным контролем в вариантах с тидиазуоном на фоне 10 мкМ Cu²⁺ и 0,1 мМ Ni²⁺ и на 14 сутки опыта – в варианте «цитодиф + 10 мкМ Zn²⁺» (см. табл. 2).

В опытах с пшеницей ни в одном из вариантов не отмечалось значительного превышения ИТ над водным контролем (см. табл. 3). На 7-е сутки опыта положительный эффект отмечен лишь в варианте «кинетин + 10 мкМ Ni²⁺». На 10-е или 14-е сутки значения ИТ в вариантах с тидиазуоном и цитодефом на фоне 0,1 мМ Zn²⁺ и Ni²⁺, с тидиазуоном и кинетином на фоне 10 мкМ Zn²⁺ и с тидиазуоном на фоне 10 мкМ Cu²⁺ и 1 мМ Zn²⁺ также поднимались до уровня контроля. В целом, по сравнению с другими изученными видами, пшеница отличалась более медленным и слабым откликом на присутствие РР в среде выращивания. Однако ни в одном из вариантов не отмечалось существенного снижения ИТ с течением времени, как это было показано для растений ячменя. Обобщение экспериментальных данных представлено в табл. 4.

В ряде вариантов у растений не отмечалось положительных откликов на ка-

кой-либо из исследованных РР. Так, у пшеницы в присутствии всех РР значения ИТ оставались ниже контрольных на фоне 1 мМ ионов Ni²⁺ и Cu²⁺; 0,1 мМ Cu²⁺ и 10 мкМ Ni²⁺; у растений ячменя – на фоне 1 мМ ионов Cu²⁺ и 0,1 мМ ионов Zn²⁺, а у

георгина – на фоне 10 мкМ ионов Zn²⁺. Однако, в последних двух случаях какого-либо регулятора не требовалось, поскольку ИТ растений на фоне изученных концентраций ТМ без РР существенно не отличались от контроля, либо были выше него.

Таблица 4

Отклики растений георгина, ячменя и пшеницы на синтетические регуляторы роста цитокининового типа действия на фоне ионов тяжелых металлов*

Регулятор	Cu			Zn			Ni			Вода
	1 мМ	0,1 мМ	10 мкМ	1 мМ	0,1 мМ	10 мкМ	1 мМ	0,1 мМ	10 мкМ	
<i>Dahlia × cultorum</i>										
Цитодеф	+	++	+	+	+	+	++	+	++	+
Кинетин	+	+	+	+	++	–	+	+	+	+
Тидиазурон	+	+	++	++	++	++	+	++	+	+
Без регулятора	+	+	++	+	++	++	+	+	++	0
<i>Hordeum vulgare L.</i>										
Цитодеф	-	-	–	++	-	+	++	++	++	-
Кинетин	–	+	–	-	-	++	++	-	++	–
Тидиазурон	-	-	+	-	-	-	++	+	-	+
Без регулятора	-	–	+	–	+	+	–	+	–	0
<i>Triticum aestivum L.</i>										
Цитодеф	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-
Кинетин	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
Тидиазурон	-	-	+	+	+	+	-	+	-	-
Без регулятора	-	-	+	-	-	-	-	-	-	0

- * – – ИТ снижалось к 14 суткам
- – ИТ существенно ниже водного контроля
- 0 – контроль
- +
- ИТ на уровне контроля
- ++ – ИТ существенно выше водного контроля

Таким образом, металлоустойчивость изученных растений уменьшалась в ряду георгин > ячмень > пшеница. Под влиянием регуляторов роста на фоне металлов металлоустойчивость культурных растений изменялась в зависимости от вида растения, использованного регулятора или металла, длительности экспозиции и концентрации ионов металла.

При 1 мМ изученных ТМ (за исключением ионов Cu²⁺) наиболее эффективными регуляторами были тидиазурон и цитодеф, при 0,1 мМ ТМ – цитодеф и кинетин, при

10,0 мкМ Cu²⁺ – тидиазурон, Zn²⁺ – кинетин, Ni²⁺ – цитодеф. Наиболее сильно повышал металлоустойчивость растений пшеницы тидиазурон, георгина – тидиазурон и цитодеф, ячменя – цитодеф и кинетин. На фоне ионов Cu²⁺ и Zn²⁺ наиболее эффективным был тидиазурон, на фоне ионов Ni²⁺ – цитодеф и тидиазурон.

В целом, по сравнению с другими изученными видами, пшеница отличалась более медленным и слабым откликом на присутствие РР в среде выращивания.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. **Лукаткин А. С.** Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс / А. С. Лукаткин. – Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 2002. – 208 с.
2. Цитокинин-подобные препараты ослабляют повреждения растений ионами цинка и никеля / А. С. Лукаткин [и др.] // Физиология растений. – 2007. – Т. 54, № 3. – С. 432–439.
3. **Прасад М. Н.** Микроэлементы в окружающей среде: биогеохимия, биотехнология и биоремедиация / М. Н. Прасад, К. С. Саджван, Р. Найди. – М. : ФИЗМАТЛИТ, 2009. – 816 с.
4. **Серегин И. И.** Возможность применения регуляторов роста для снижения негативного действия кадмия на рост, развитие и продуктивность яровой пшеницы / И. И. Серегин // Агрехимия. – 2004. – № 1. – С. 71–74.
5. **Callender E.** Heavy Metals in the Environment – Historical Trends / E. Callender // Treatise on Geochemistry. – Elsevier, 2003. – Vol. 9 – P. 67–105.
6. **Ghorbani M.** Effect of cadmium and gibberellins on growth and photosynthesis of *Glycine max* / M. Ghorbani, S. H. Kareh, M. F. Serehr // Photosynthetica. – 1999. – Vol. 37, № 2. – P. 627–631.
7. Heavy Metal Stress in Plants : from Biomolecules to Ecosystems // M. N. V. Prasad [at al.]. – Heidelberg : Springer-Verlag, 2004. – 462 p.
8. **Küpper H.** Heavy Metals and Plants – a complicated relationship [Электронный ресурс] / H. Küpper. – Режим доступа: http://www.unikonstanz.de/FuF/Bio/kuepper/Homepage/Heavy_Metal_detoxification_PortoAlegre2009.pdf. – Дата обращения 23.04.2010.
9. Interactive effects of gibberellin A₃ and ascorbic acid on lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in *Glycine max* seedlings under nickel stress / S. Saeidi-Sar [at al.]. // Russ. J. Plant Physiol. – 2007. – Vol. 54. – P. 74–79.
10. **Wilkins D. S.** The measurement of tolerance to edaphic factors by means of root growth / D. S. Wilkins // New Phytol. – 1978. – Vol. 80. – P. 623–633.

Поступила 07.06.2013 г.