

УДК 577.175.1:581.143

Елена Георгиевна Артемук

канд. биол. наук, доц., доц. каф. химии

Брестского государственного университета имени А. С. Пушкина

Alena Artsiamuk

Candidate of Biological Sciences, Associate Professor,

Associate Professor of the Department of Chemistry

at the Brest State A. S. Pushkin University

e-mail: artsiamuk@mail.ru

ПРИМЕНЕНИЕ БРАССИНОСТЕРОИДОВ ДЛЯ СНИЖЕНИЯ ТОКСИЧЕСКОГО ДЕЙСТВИЯ МЕДИ НА БОБОВЫЕ КУЛЬТУРЫ*

Представлены результаты изучения влияния брассиностероидов (гомобрассинолида и эпикастастерона) на рост люпина узколистного и гороха посевного в условиях воздействия ионов меди. Показано, что гомобрассинолид и эпикастастерон обладают антистрессовым действием в условиях токсического действия меди на бобовые культуры, что выражается в снижении активности фермента антиоксидантной защиты – каталазы. Предобработка семян растений люпина и гороха брассиностероидами, вероятно, способствует снижению повреждающего действия меди на растения, что указывает на их участие в развитии реакций, способствующих преадаптации растений к действию ионов меди.

Ключевые слова: брассиностероиды, гомобрассинолид, эпикастастерон, бобовые культуры, медь.

The Use of Brassinosteroids to Reduce Toxic Copper Action on Legumes

The article presents the results of studying the effect of brassinosteroids (homobrassinolide and epicastasterone) on the growth of the lupine narrow-leaved and pea seed under the conditions of impact of copper ions. It is shown that homobrassinolide and epicastasterone have an anti-stress action under the conditions of the toxic copper effect on legume crops, which is expressed in reducing the activity of the antioxidant protection enzyme – catalase. The preprocessing of seeds of lupine and pea plants with brassinosteroids probably contributes to a decrease in the damaging effect of copper on plants, which indicates their participation in the development of reactions that contribute to pre-adaptation of plants to the action of copper ions.

Key words: brassinosteroids, homobrassinolide, epicastasterone, legumes, copper.

Введение

Проблема повышения продуктивности сельскохозяйственных культур остается одной из важнейших в растениеводстве, и ее решение позволит значительно повысить продовольственную безопасность Беларуси. Дестабилизирующими факторами, не позволяющими в полной мере раскрыть потенциал районированных сортов, являются погодные условия, болезни растений и загрязнение среды. Увеличение техногенной нагрузки на биосферу ухудшает качество природной среды и нарушает существующие в природе связи, что приводит к местным, а иногда и глобальным изменениям, имеющим зачастую необратимый характер [1].

В последние десятилетия интенсивное промышленное использование природных ресурсов вызвало существенные изменения распределения некоторых химических элементов в поверхностном слое зоны аэрации. Прежде всего это касается тяжелых металлов, накопление высоких концентраций которых в естественной среде связано с антропогенной деятельностью. Выбросы и сбросы техногенных объектов с высоким содержа-

*Работа выполнена в рамках НИР «Оценка морфофизиологической и генетической активности брассиностероидов и стероидных гликозидов для расширения спектра действия биорегуляторов растений стероидной природы» подпрограммы 2.3 «Биорегуляторы растений» ГПНИ «Химические технологии и материалы» (№ ГР 20160577 от 01.04.2016 г.).

нием тяжелых металлов аккумулируются в почвах, которые в значительной степени подвержены влиянию, обусловленному промышленной деятельностью человека [2].

Многие из тяжелых металлов относятся к эссенциальным химическим элементам, которые в следовых количествах необходимы для метаболизма, роста и развития растений, являясь составной частью различных ферментов. Они активно участвуют в метаболизме, но при избытке в среде могут проявлять сильное токсическое действие [3]. В связи с этим изучение реакции растений на действие тяжелых металлов вызывает не только большой научный, но и практический интерес. В последнее время активно исследуются поглощение, транспорт и аккумуляция тяжелых металлов в тканях и органах растений, их влияние на основные физиологические процессы, а также механизмы стресс-устойчивости растений.

Установлено, что в присутствии тяжелых металлов не только тормозятся рост и развитие растений, но и происходят многочисленные структурно-функциональные изменения в фотосинтетическом аппарате, нарушаются процессы дыхания, транспирации, транспорта веществ и т. д. В результате этого снижается продуктивность отдельных растений и целых фитоценозов, а иногда даже полностью разрушаются растительные сообщества [4–6].

Растения весьма чувствительны к повышенным концентрациям меди. Поскольку медь является токсичным, но необходимым для жизнедеятельности микроэлементом, растения должны, с одной стороны, доставлять этот элемент к нуждающимся в нем частям растения, а с другой – предотвращать его токсическое действие. Медь в растениях входит в состав пластоцианина, участвующего в фотосинтезе, и некоторых других медь-содержащих белков и окислительных ферментов [7]. Однако интервал концентраций меди, при которых этот металл не проявляет своего токсического действия, очень небольшой. Даже двукратное превышение оптимальных концентраций меди может вызывать негативное воздействие.

Растения накапливают медь в основном в корнях и в меньшей степени в листьях. Токсическое действие меди в повышенных концентрациях проявляется в снижении накопления фитомассы, уменьшении оводненности тканей и содержания хлорофилла, ингибировании поглощения ионов некоторых других металлов и их транслокации по растению. Высокие концентрации этого металла приводят к развитию металлотоксикозов (хлорозы, некрозы, ингибирование роста корней и побегов) вплоть до полной гибели растений.

В последние годы появляется большое количество публикаций, в которых обсуждается возможность модификации действия тяжелых металлов на культурные растения при применении регуляторов роста, в частности брассиностероидов. Известно, что обработка растений БС способствует снижению повреждающего действия неблагоприятных факторов различной природы, что указывает на их участие в развитии реакций, способствующих преадаптации растений к возможным стрессовым ситуациям [8; 9].

Однако вопрос о механизме действия брассиностероидов остается до конца не решенным и требует дальнейших углубленных исследований их участия в защите растений от засухи, засоления, полегания, токсического влияния тяжелых металлов.

Целью данной работы является изучение влияния брассиностероидов (гомобрассинолида и эпикастастерона) на рост и антистрессовую устойчивость растений бобовых культур в условиях воздействия ионов меди.

Материалы и методы исследования

Для изучения влияния брассиностероидов (гомобрассинолида и эпикастастерона) на рост и антистрессовую устойчивость бобовых культур в условиях воздействия ионов меди в качестве объектов исследования были выбраны бобовые (люпин узколистный

сорта Жодинский, горох посевной сорта Starter) культуры. Предварительно были определены оптимальные концентрации гомобрассинолида и эпикастастерона, оказывающие максимальное стимулирующее влияние на рост растений люпина и гороха.

Для оценки влияния brassinosteroidов (эпикастастерона и гомобрассинолида) на рост растений и активность фермента каталазы у люпина узколистного сорта Жодинский в условиях пороговой токсической концентрации ионов меди были использованы следующие варианты опыта:

- 1) дистиллированная вода (контроль);
- 2) эпикастастерон с концентрацией 10^{-6} % (предварительная обработка);
- 3) гомобрассинолид с концентрацией 10^{-6} % (предварительная обработка);
- 4) CuSO_4 с пороговой концентрацией 10^{-4} М;
- 5) CuSO_4 с концентрацией 10^{-4} М + эпикастастерон с концентрацией 10^{-6} % (предварительная обработка);
- 6) CuSO_4 с концентрацией 10^{-4} + гомобрассинолид с концентрацией 10^{-6} % (предварительная обработка).

Для оценки влияния brassinosteroidов (эпикастастерона и гомобрассинолида) на рост и активность фермента каталазы у гороха посевного сорта Starter в условиях пороговой токсической концентрации ионов меди были использованы следующие варианты опыта:

- 1) дистиллированная вода (контроль);
- 2) эпикастастерон с концентрацией 10^{-7} % (предварительная обработка);
- 3) гомобрассинолид с концентрацией 10^{-7} % (предварительная обработка);
- 4) CuSO_4 с пороговой концентрацией 10^{-4} М;
- 5) CuSO_4 с концентрацией 10^{-4} М + эпикастастерон с концентрацией 10^{-7} % (предварительная обработка);
- 6) CuSO_4 с концентрацией 10^{-4} М + гомобрассинолид с концентрацией 10^{-7} % (предварительная обработка).

Семена бобовых культур предварительно замачивали 6 часов в растворах brassinosteroidов (гомобрассинолида и эпикастастерона). На 10-е сутки проращивания семян проводили измерение длины корней и побегов, а также определяли массу 20 корней и побегов и определяли активность фермента каталазы в корнях и побегах проростков люпина узколистного и гороха посевного использованных вариантов опыта.

Устойчивость бобовых культур к ионам меди была установлена на основе показателя индекса толерантности (RTI) [10], который представляет собой отношение средней длины корней (побегов), либо массы опытных растений к средней длине корней (побегов), либо массы в контроле. Показатель RTI позволяет объективно судить об отзывчивости растений на воздействие ионов меди.

Определение активности каталазы в корнях и побегах люпина узколистного и гороха посевного проводили по методу М. А. Королюк [11], основанному на способности перекиси водорода образовывать с солями молибдена стойкий окрашенный комплекс.

Результаты и их обсуждение

Проведенные исследования показали, что при использовании ионов меди в концентрации 10^{-4} М наблюдалось ингибирование роста корней и побегов у растений люпина узколистного. Длина корней уменьшалась на 38,6, а побегов – на 80,4 % (таблица 1). Соответственно, наблюдалось и снижение средней массы 20 корней и побегов.

Предварительная обработка семян гомобрассинолидом в концентрации 10^{-6} % приводила к увеличению длины корней и побегов у растений люпина узколистного на 13,0 и 28,5 % соответственно. Предварительная обработка семян эпикастастероном

в концентрации 10^{-6} % также приводила к увеличению длины корней и побегов у растен-
ний люпина узколистного (на 20,8 и 34,2 % соответственно).

Таблица 1. – Влияние гомобрассинолида (ГБ) и эпикастастерона (ЭК) на длину корней, побегов и массу люпина узколистного сорта Жодинский при воздействии ионов меди

Вариант опыта	Корень		Побег	
	длина, мм	масса (20 шт), г	длина, мм	масса (20 шт), г
Контроль	$33,8 \pm 0,93$	$3,33 \pm 0,07$	$62,9 \pm 1,50$	$4,96 \pm 0,07$
Cu^{2+} , 10^{-4} М	$20,8 \pm 0,58^{**}$	$1,20 \pm 0,01^{***}$	$12,3 \pm 0,54^{***}$	$1,40 \pm 0,07^{***}$
ГБ, 10^{-6} %	$35,1 \pm 0,67$	$3,36 \pm 0,13$	$64,2 \pm 1,55$	$4,85 \pm 0,04$
Cu^{2+} , 10^{-4} М + ГБ, 10^{-6} %	$23,5 \pm 0,52^*$	$1,24 \pm 0,03$	$15,8 \pm 0,46^*$	$1,60 \pm 0,05$
ЭК, 10^{-6} %	$33,4 \pm 0,64$	$3,71 \pm 0,14$	$70,4 \pm 1,36^*$	$5,20 \pm 0,02^*$
Cu^{2+} , 10^{-4} М + ЭК, 10^{-6} %	$25,1 \pm 0,56^*$	$1,34 \pm 0,05$	$16,5 \pm 0,55^*$	$1,59 \pm 0,04$

Примечание – * – достоверно при $P \leq 0,05$; ** – при $P \leq 0,01$; *** – при $P \leq 0,001$

Более высокий индекс толерантности отмечался и по длине, и по массе корней и побегов при предобработке семян люпина узколистного эпикастастероном (таблица 2).

Таблица 2. – Индекс толерантности люпина узколистного сорта Жодинский к влиянию ионов меди при воздействии гомобрассинолида (ГБ) и эпикастастерона (ЭК)

Вариант опыта	Корень		Побег	
	длина	масса (20 шт)	длина	масса (20 шт)
Cu^{2+} , 10^{-4} М	0,61	0,36	0,20	0,28
ГБ, 10^{-6} %	1,04	1,01	1,02	0,98
Cu^{2+} , 10^{-4} М + ГБ, 10^{-6} %	0,69	0,37	0,25	0,32
ЭК, 10^{-6} %	0,99	1,11	1,12	1,05
Cu^{2+} , 10^{-4} М + ЭК, 10^{-6} %	0,74	0,40	0,26	0,32

Значительная роль в стрессовых ответных реакциях на воздействия неблагоприятных факторов среды (в частности, тяжелых металлов) принадлежит свободнорадикальным реакциям, связанным с участием кислородных радикалов. Клетки защищаются от активных форм кислорода с помощью антиоксидантов. К основным антиоксидантным ферментам относятся супероксиддисмутаза, каталаза и пероксидаза. Их синтез индуцируется в ответ на повышение уровня свободных радикалов [12; 13]. Основные функции в регуляторной деятельности клетки выполняют пероксидаза и каталаза, обеспечивающие нормальный ход окислительных процессов при различного рода неблагоприятных воздействиях [14; 15]. Одно из проявлений защитных реакций растений в условиях стресс-факторов – это возрастание активности пероксидазы и каталазы.

В опытах с люпином узколистным ионы меди в концентрации 10^{-4} М приводили к увеличению активности каталазы. Так, активность каталазы в корнях увеличивалась на 11,9, а в побегах – на 3,4 % (рисунок 1). Предварительная обработка семян люпина узколистного гомобрассинолидом приводила к понижению активности каталазы (в корнях – на 11,8, в побегах – на 3,3 %). Предобработка эпикастастероном также приводила к уменьшению активности каталазы в корнях на 18,7 %.

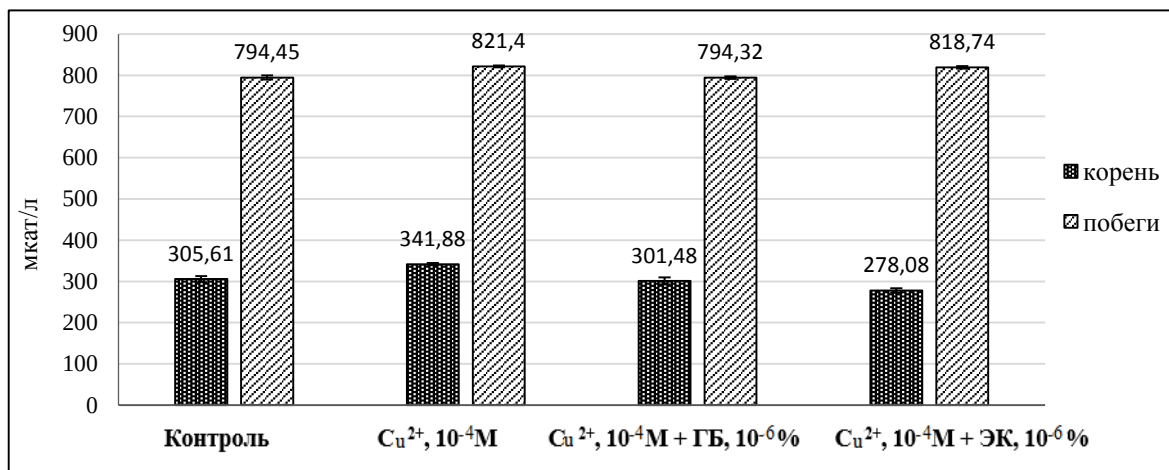


Рисунок 1. – Активность каталазы в проростках люпина узколистного сорта Жодинский в присутствии ионов меди

У гороха посевного при использовании меди в концентрациях 10^{-4} М также наблюдалось сильное ингибирование роста корней и побегов. Длина корней уменьшалась на 49,4, а побегов – на 82,3 % (таблица 3). Соответственно наблюдалось и снижение средней массы 20 корней и побегов. Предварительная обработка семян гомобрассинолидом в концентрации 10^{-7} % приводила к увеличению длины побегов на 32,4 %. При предварительной обработке семян эпикастастероном в концентрации 10^{-7} % длина корней и побегов у растений гороха посевного увеличивалась на 16,8 и 89,3 % соответственно (таблица 3).

Таблица 3. – Влияние гомобрассинолида (ГБ) и эпикастастерона (ЭК) на длину корней, побегов и массу гороха посевного сорта Стартер при воздействии ионов меди

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина, мм	масса (20 шт), г	длина, мм	масса (20 шт), г
Контроль	$59,8 \pm 1,34$	$3,51 \pm 0,07$	$59,7 \pm 0,84$	$3,19 \pm 0,09$
Cu^{2+} , 10^{-4} М	$30,3 \pm 0,79^{***}$	$0,74 \pm 0,04^{***}$	$10,6 \pm 0,29^{***}$	$0,58 \pm 0,01^{***}$
ГБ, 10^{-7} %	$60,3 \pm 0,89$	$3,59 \pm 0,20$	$44,4 \pm 0,83^{***}$	$2,50 \pm 0,18^*$
Cu^{2+} , 10^{-4} М + ГБ, 10^{-7} %	$30,5 \pm 0,58$	$1,03 \pm 0,03^*$	$13,9 \pm 0,43^{**}$	$0,67 \pm 0,03$
ЭК, 10^{-7} %	$61,7 \pm 1,16$	$3,67 \pm 0,15$	$54,9 \pm 1,12^*$	$2,62 \pm 0,14^*$
Cu^{2+} , 10^{-4} М + ЭК, 10^{-7} %	$35,3 \pm 0,70^*$	$1,36 \pm 0,05^{**}$	$19,9 \pm 0,55^{***}$	$0,93 \pm 0,07^*$

Примечание – * – достоверно при $P \leq 0,05$; ** – при $P \leq 0,01$; *** – при $P \leq 0,001$

У растений гороха посевного более высокий индекс толерантности по длине и массе корней и побегов наблюдался при предварительной обработке растений эпикастастероном (таблица 4).

Таким образом, эпикастастерон в большей степени повышал устойчивость растений гороха посевного сорта Стартер к воздействию ионов меди.

Таблица 4. – Индекс толерантности гороха посевного сорта Стартер к влиянию ионов меди при воздействии гомобрассинолида (ГБ) и эпикастастерона (ЭК)

Вариант опыта	Корень		Побег	
	длина	масса (20 шт)	длина	масса (20 шт)
Cu^{2+} , 10^{-4} М	0,51	0,21	0,18	0,18
ГБ, 10^{-7} %	1,01	1,02	0,74	0,78
Cu^{2+} , 10^{-4} М + ГБ, 10^{-7} %	0,51	0,29	0,23	0,21
ЭК, 10^{-7} %	1,03	1,05	0,92	0,82
Cu^{2+} , 10^{-4} М + ЭК, 10^{-7} %	0,59	0,39	0,33	0,29

Установлено, что при воздействии ионов меди в концентрации 10^{-4} М наблюдалось увеличение активности каталазы в проростках гороха посевного (корни на 18,6, а побеги – на 5,1 %) (рисунок 2). Предварительная обработка семян гороха посевного гомобрассинолидом приводила к незначительному снижению активности каталазы лишь в побегах (на 2,2 %). Предобработка эпикастастероном приводила к снижению активности каталазы (в корнях на 15,1, в побегах – на 2,6 %).

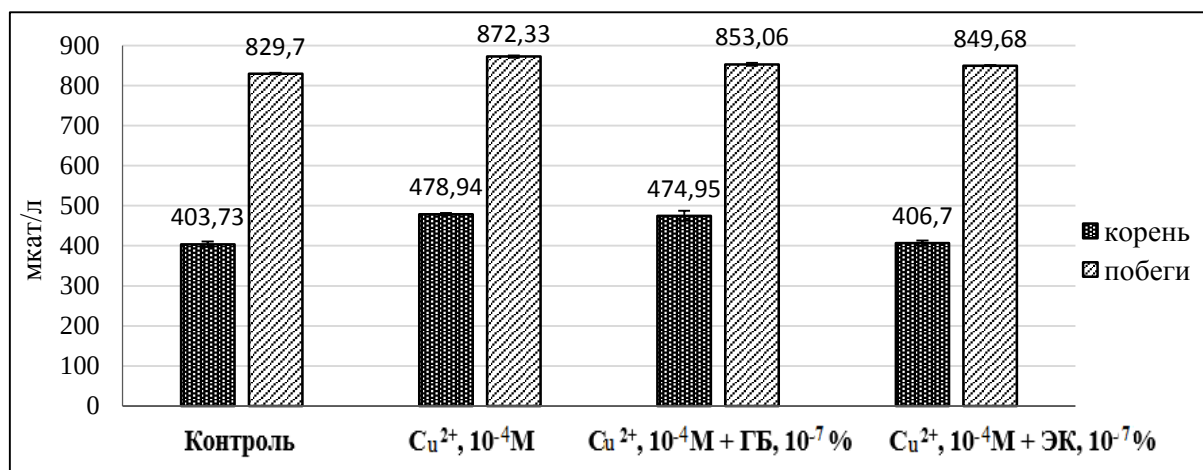


Рисунок 2. – Активность каталазы в проростках гороха посевного сорта Стартер в присутствии ионов меди

Заклучение

Высокая концентрация ионов меди (10^{-4} М) приводит к значительному уменьшению длины корней и побегов у люпина узколистного и гороха посевного, а также к морфологическим изменениям корней (скрюченности и пожелтению), т. к. корень выступает одним из первых барьеров на пути проникновения ионов тяжелых металлов в растения. Анализ индекса толерантности исследуемых культур показал, что использование брассиностероидов (гомобрассинолида и эпикастастерона) в оптимальных концентрациях (10^{-6} % для люпина и 10^{-7} % для гороха) позволяет повысить устойчивость бобовых культур к действию ионов меди.

В растениях бобовых культур (люпин и горох) под воздействием ионов меди увеличивается активность каталазы, которая является одним из важнейших механизмов защиты в условиях токсичного действия ионов тяжелых металлов. Гомобрассинолид и эпикастастерон обладает антистрессовым действием в условиях токсического действия

меди на бобовые культуры, что выражается в снижении активности фермента антиоксидантной системы – каталазы. Предобработка семян растений люпина и гороха брассиностероидами, вероятно, способствует снижению повреждающего действия меди на растения, что указывает на их участие в развитии реакций, способствующих преадаптации растений к действию ионов меди.

Таким образом, изменения биохимических процессов в клетках, происходящие под действием ионов меди, в определенной степени могут быть нивелированы действием брассиностероидов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Романенко, А. А. Оценка и экологическое обоснование комплексных приемов коррекции поллютантов в системе «почва – растение – животное» : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.02.08 / А. А. Романенко ; Брян. гос. с.-х. акад. – Брянск, 2010. – 21 с.
2. Сердюкова, А. Ф. Последствия загрязнения почвы тяжелыми металлами / А. Ф. Сердюкова, Д. А. Барабанщиков // Молодой ученый. – 2017. – № 51. – С. 131–135.
3. Титов, А. Ф. Физиологические основы устойчивости растений к тяжелым металлам : учеб. пособие / А. Ф. Титов, Н. М. Казнина, В. В. Таланова. – Петрозаводск : Карел. науч. центр РАН, 2011. – 77 с.
4. Титов, А. Ф. Тяжелые металлы и растения / А. Ф. Титов, Н. М. Казнина, В. В. Таланова. – Петрозаводск : Карел. науч. центр РАН, 2014. – 194 с.
5. Ильин, В. Б. Влияние тяжелых металлов на рост, развитие и урожайность сельскохозяйственных культур / В. Б. Ильин, Г. А. Гармаш, Н. Ю. Гармаш // Агрохимия. – 1985. – № 6. – С. 90–100.
6. Рубин, Б. А. Физиология и биохимия дыхания растений / Б. А. Рубин, М. Е. Ладыгина. – М. : Изд-во МГУ, 1974. – 512 с.
7. Ильин, В. Б. Тяжелые металлы в системе почва – растение / В. Б. Ильин. – Новосибирск : Наука, 1991. – 148 с.
8. Лахвич, Ф. А. Синтез брассиностероидов – нового класса гормонов растений / Ф. А. Лахвич, В. А. Хрипач, В. Н. Жабинский // Успехи химии. – 1991. – № 6. – С. 128–131.
9. Хрипач, В. А. Брассиностероиды / В. А. Хрипач, Ф. А. Лахвич, В. Н. Жабинский. – Минск : Навука і тэхніка. – 1993. – 287 с.
10. Antunes, A. M. Sczeening cultivars for aluminium tolerance / A. M. Antunes, J. Pereira, M. A. Nunes // Triticale: Today and Tomozow. – Kluwer Academic Publishers. – 1996. – P. 445–452.
11. Метод определения активности каталазы / М. А. Королюк [и др.] // Лаб. дело. – 1988. – № 1. – С. 16–19.
12. Перекисное окисление и стресс / В. А. Барабой [и др.]. – СПб. : Наука, 1992. – 148 с.
13. Мерзляк, М. Н. Активированный кислород и жизнедеятельность растений / М. Н. Мерзляк // Сорос. образоват. журн. – 1999. – № 9. – С. 20–26.
14. Николаевский, В. С. Эколого-физиологические основы газовой устойчивости растений : учеб. пособие / В. С. Николаевский. – М. : МЛТИ, 1989. – 64 с.
15. Рахманкулова, З. Ф. Энергетический баланс целого растения в норме и при неблагоприятных внешних условиях среды / З. Ф. Рахманкулова // Журн. общ. биологии. – 2002. – Т. 63, № 3. – С. 239–248.

REFERENCES

1. Romanienko, A. A. Ocenka i ekologichieskoje obosnovaniye kompleksnykh priyomov korrektsii polliutantov v sistemie «pochva – rastienije – zhivotnoje»: avtorief. dis. ... d-ra biol. nauk : 03.02.08 / A. A. Romanienko ; Brian. gos. s.-kh. akad. – Briansk, 2010. – 21 s.
2. Sierdiukova, A. F. Posledstviya zagriazneniya pochvy tiazholymi mietallami / A. F. Sierdiukova, D. A. Barabanshchikov // Molodoj uchionyj. – 2017. – № 51. – S. 131–135.
3. Titov, A. F. Fiziologichieskiye osnovy ustojchivosti rastenij k tiazholym mietallam : uchieb. posobie / A. F. Titov, N. M. Kaznina, V. V. Talanova. – Pietrozavodsk : Kariel. nauch. centr RAN, 2011. – 77 s.
4. Titov, A. F. Tiazholije mietally i rastienija / A. F. Titov, N. M. Kaznina, V. V. Talanova. – Pietrozavodsk : Kariel. nauch. centr RAN, 2014. – 194 s.
5. Il'in, V. B. Vlijaniye tiazholyh mietallov na rost, razvitije i urozhajnost' siel'skohoziastviennykh kul'tur / V. B. Il'in, G. A. Garmash, N. Yu. Garmash // Agrokhimija. – 1985. – № 6. – S. 90–100.
6. Rubin, B. A. Fiziologija i biokhimija dykhanija rastenij / B. A. Rubin, M. Ye. Ladygina. – M. : Izd-vo MGU, 1974. – 512 s.
7. Il'in, V. B. Tiazholije mietally v sistemie pochva – rastienije / V. B. Il'in. – Novosibirsk : Nauka, 1991. – 148 s.
8. Lakhvich, F. A. Sintez brassinosteroidov – novogo klassa gormonov rastenij / F. A. Lakhvich, V. A. Khripach, V. N. Zhabinskij // Uspiekhii khimii. – 1991. – № 6. – S. 128–131.
9. Khripach, V. A. Brassinosteroidy / V. A. Khripach, F. A. Lakhvich, V. N. Zhabinskij. – Minsk : Navuka i tekhnika. – 1993. – 287 s.
10. Antunes, A. M. Sczeening cultivars for aluminium tolerance / A. M. Antunes, J. Pereira, M. A. Nunes // Triticale: Today and Tomozow. – Kluwer Academic Publishers. – 1996. – P. 445–452.
11. Miedod opriedielienija aktivnosti katalazy / M. A. Koroliuk [i dr.] // Lab. dielo. – 1988. – № 1. – S. 16–19.
12. Pieriekisnoje okislienije i stress / V. A. Baraboj [i dr.]. – SPb. : Nauka, 1992. – 148 s.
13. Mierzliak, M. N. Aktivirovannyj kislorod i zhizniediejatiel'nost' rastenij / M. N. Mierzliak // Soros. obrazovat. zhurn. – 1999. – № 9. – S. 20–26.
14. Nikolajevskij, V. S. Ekologo-fiziologichieskiye osnovy gazovoj ustojchivosti rastenij : uchieb. posobie / V. S. Nikolajevskij. – M. : MLTI, 1989. – 64 s.
15. Rakhmankulova, Z. F. Energietichieskij balans celogo rastienija v normie i pri nieblagoprijatnykh vnieshnikh uslovijakh sriedy / Z. F. Rakhmankulova // Zhurn. obshch. biologii. – 2002. – T. 63, № 3. – S. 239–248.

Рукапіс паступіў у рэдакцыю 14.06.2021