

УДК 581.1

## ЭКСПРЕССИЯ ГЕНА ГЛУТАТИОНСИНТЕТАЗЫ GS3 В КОРНЯХ И ЛИСТЬЯХ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ ПРИ ДЕЙСТВИИ КАДМИЯ

Н. С. Репкина, Ю. В. Батова, А. Ф. Титов, В. В. Таланова

*Институт биологии Карельского научного центра РАН*

Изучено влияние кадмия (100 мкМ) в форме сульфата на экспрессию гена GS3 глутатионсинтетазы – одного из ключевых ферментов синтеза глутатиона – в корнях и листьях проростков пшеницы. Показано, что уже в начальный период действия кадмия (через 1 ч) наблюдается его поступление в корни пшеницы и накопление в них транскриптов гена GS3. В листьях содержание мРНК гена GS3 также увеличилось достаточно быстро – через 30 мин от начала опыта, хотя накопление ионов кадмия в них зафиксировано только через 1 сут. Повышенный уровень транскриптов сохранялся и в корнях, и в листьях в течение всего эксперимента (7 сут). Анализ содержания малонового диальдегида (МДА) не выявил его накопления в корнях, а в листьях отмечено некоторое увеличение его содержания только при продолжительном действии (3–7 сут) ионов кадмия на проростки. Это свидетельствует об активации и эффективной работе антиоксидантной системы, в том числе и глутатионсинтетазы, в ответ на действие кадмия. Также не обнаружено влияния кадмия на выход электролитов из клеток листа, а следовательно, на проницаемость мембран проростков пшеницы. На основании полученных результатов сделан вывод о том, что кадмий в концентрации 100 мкМ не оказывает повреждающего действия на проростки пшеницы, а усиление образования транскриптов гена GS3, кодирующего глутатионсинтетазу, является частью адаптивного ответа, позволяющего растениям выживать и поддерживать жизнедеятельность в присутствии этого металла в окружающей среде.

Ключевые слова: кадмий; пшеница; глутатионсинтетаза; экспрессия гена GS3; МДА; проницаемость мембран.

### **N. S. Repkina, Yu. V. Batova, A. F. Titov, V. V. Talanova. GLUTATHIONE SYNTHETASE (GS3) GENE EXPRESSION IN THE LEAVES AND ROOTS OF WHEAT SEEDLINGS UNDER CADMIUM IMPACT**

The influence of cadmium sulphate (100  $\mu$ M) on GS3 gene expression encoding glutathione synthetase – one of the main enzymes of glutathione synthesis, was investigated in wheat seedling roots and leaves. After 1 hour of cadmium effect on wheat seedlings the metal was found in the roots and GS3 transcripts accumulated there. In leaves the GS3 gene mRNA content also rapidly increased (30 min after the beginning of the experiment), but cadmium accumulation there was observed only after 1 full day. The elevated transcripts level of GS3 in leaves and roots persisted throughout the experiment (7 days). The analysis of MDA content showed no accumulation in roots, and a moderate increase in leaves under long cadmium treatment (3–7 days). This is evidence of the activation and effective operation of the antioxidant defense system, including glutathione synthetase, in cadmium presence. Neither did we observe any promotion of electrolyte leakage from

leaf cells, which means membrane permeability was not affected. One can conclude from these results that cadmium in 100  $\mu\text{M}$  concentration did not damage wheat seedlings, and accumulation of transcripts of the glutathione synthetase encoding *GS3* gene is a component part of the adaptation that enables the plants to survive and continue living in the presence of cadmium in the environment.

**Keywords:** cadmium; wheat; glutathione synthetase; *GS3* gene expression; MDA; membrane permeability.

## Введение

Кадмий относится к тяжелым металлам, широко используемым в промышленности, в частности, при изготовлении солнечных батарей, аккумуляторов, ртутно-кадмиевых гальванических элементов, красок и т. д. [Khairy et al., 2014]. Являясь рассеянным и высокомолекулярным химическим элементом, он загрязняет почву, воду и воздух, откуда поглощается растениями [Clemens, 2013], вызывая различные нарушения в их обмене веществ. Для того чтобы избежать или минимизировать отрицательные последствия этого, растения используют довольно широкий арсенал защитно-приспособительных реакций, которые реализуются на разных уровнях организации и направлены прежде всего на предотвращение поступления кадмия в растение, а в случае его проникновения – на нейтрализацию [Manara, 2012; Титов и др., 2014].

Одной из первичных реакций растений на действие тяжелых металлов является усиление генерации активных форм кислорода (АФК), которое вызывает активацию антиоксидантной системы [Sharma, Dietz, 2006; Gallego et al., 2012]. К ключевым низкомолекулярным антиоксидантам относится глутатион. Помимо защиты клетки от повреждающего действия АФК, глутатион участвует в поддержании внутриклеточного окислительно-восстановительного потенциала, сигналинге, а также детоксикации тяжелых металлов [Noctor et al., 2012; Pivato et al., 2014]. В химическом отношении он представляет собой трипептид, состоящий из остатков трех аминокислот: цистеина, глицина и глутамина ( $\gamma$ -глутамилцистеинилглицин) [Carcía-Giménez et al., 2013]. Синтез глутатиона осуществляется в два этапа. Первый из них включает образование  $\gamma$ -глутамилцистеина из глутамата и цистеина и катализируется ферментом  $\gamma$ -глутамилцистеинсинтетазой. Второй этап заключается в конъюгации  $\gamma$ -глутамилцистеина с глицином и катализируется ферментом глутатионсинтетазой (*GS*) [Meyer, 2008; Estrella-Gomez et al., 2012]. У пшеницы синтез глутатионсинтетазы контролируют гены *GS1*, *GS2* и *GS3*,

которые являются гомологами, так как содержат в структуре гомологичную последовательность на 3' и 5' конце [Skipsey et al., 2005]. В настоящее время изучена экспрессия первых двух названных генов при действии тяжелых металлов на растения арабидопсиса, горчицы, ячменя, табака [Zhu et al., 1999; Liu et al., 2015], в то время как данные об экспрессии гена *GS3* в известной нам литературе отсутствуют. Учитывая это, цель данного исследования заключалась в изучении влияния кадмия на экспрессию гена глутатионсинтетазы *GS3* в корнях и листьях проростков пшеницы.

## Материалы и методы

Исследования выполнены на приборно-аналитической базе Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН «Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера».

В качестве объекта исследований использовали проростки озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 39. Их выращивали в рулонах фильтровальной бумаги на питательном растворе (рН 6,2–6,4) с добавлением микроэлементов в климатической камере при температуре воздуха 22 °С, его относительной влажности 60–70 %, освещенности около 10 клк и 14-часовом фотопериоде. По достижении недельного возраста проростки пшеницы помещали на раствор сульфата кадмия в концентрации (100 мкМ) на 7 сут, сохраняя прочие условия неизменными.

Содержание кадмия в корнях и листьях проростков определяли методом инверсионной вольтамперометрии с использованием полярографа ABC-1.1 («Вольта», Россия). Разложение растительных образцов проводили в смеси  $\text{HNO}_3$  и  $\text{H}_2\text{O}_2$  в соотношении 4:1 с использованием микроволновой системы пробоподготовки MC-6 («Вольта», Россия).

Накопление транскриптов гена *GS3* анализировали методом ПЦР в режиме реального времени. Для этого навеску листьев пшеницы (50 мг) растирали в жидком азоте. Тотальную

Таблица 1. Праймеры для проведения ПЦР в режиме реального времени

Ген	Прямой и обратный праймеры	Нуклеотидная последовательность праймера 5 ... 3	Номер доступа в базе данных NCBI
<i>Actin</i>	прямой	GGGACCTCACGGATAATCTAATG	AJ579382
	обратный	AACCTCCACTGAGAACAACATTAC	
<i>GS3</i>	прямой	AACTATTAGGAAAACCTTGTCAG	AJ579382
	обратный	GAATCTTCTTGGTCCCGACTAAA	

Таблица 2. Влияние сульфата кадмия (100 мкМ) на содержание кадмия (мкг/г сырой массы) в корнях и листьях пшеницы

Вариант	Экспозиция, часы						
	0	1	5	24	48	72	168
Корень	0,01 ± 0,01	1,20 ± 0,08	2,08 ± 0,34	10,10 ± 0,07	16,51 ± 0,28	24,78 ± 1,71	32,46 ± 2,65
Лист	0,01 ± 0,01	0,01 ± 0,01	0,11 ± 0,11	0,67 ± 0,02	0,86 ± 0,16	1,16 ± 0,09	4,05 ± 0,3

РНК выделяли с помощью набора РНК-Экстран («Синтол», Россия). Для удаления остатков ДНК препарат РНК обрабатывали ДНКазой (10 ед./мл) («Синтол», Россия). кДНК синтезировали, используя набор для обратной транскрипции с M-MLV обратной транскриптазой и случайными (random) гексапраймерами («Синтол», Россия). Количество и качество выделенной РНК и синтезированной кДНК проверяли спектрофотометрически (SmartSpecPlus, «Био-Рад»). Амплификацию образцов проводили в приборе iCycler с оптической приставкой iQ5 («Био-Рад»), используя наборы для амплификации с интеркалирующим красителем SYBR Green («Синтол», Россия). Смесь для ПЦР объемом 25 мкл содержала 1 мкл кДНК (100 нг), 10 мкл реакционной смеси, по 1 мкл прямого и обратного праймеров (10 мкМ) (табл. 1), 1 мкл MgCl<sub>2</sub> и 17 мкл деионизованной воды, свободной от нуклеаз. В качестве референсного гена использовали актин. Протокол ПЦР: 5 мин при 95 °С, далее 45 циклов 15 с при 95 °С, 30 с при 56 °С. Специфичность продуктов амплификации проверяли плавлением ПЦР-фрагментов: 1 мин при 95 °С, 1 мин при 50 °С, 10 с при 60 °С (80 циклов, повышая в каждом цикле температуру на 0,5 °С). Накопление транскриптов генов вычисляли по формуле:

$$\text{Накопление транскриптов гена} = \frac{2^{\text{Ст (контрольный)} - \text{Ст (тестовый образец)}}}{\text{Ст (контрольный)}} \cdot \text{Ст (тестовый образец)}$$

где Ст – значения пороговых циклов.

В качестве контрольных образцов были выбраны кДНК, выделенные из растений, не подвергнутых воздействию металла.

Проницаемость мембран клеток определяли кондуктометрически по выходу электролитов из высечек листьев пшеницы с использованием кондуктометра («HANNA», Италия) [Гришенкова, Лукаткин, 2005].

Содержание продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ), основную долю которых

составляет малоновый диальдегид (МДА), оценивали спектрофотометрически по тесту с тиобарбитуровой кислотой (ТБК), основанному на образовании в кислой среде в присутствии ТБК окрашенного триметинового комплекса [Маевская, Николаева, 2013].

Повторность при анализе содержания кадмия и МДА в листьях и корнях проростков в пределах одного опыта 3-кратная, а при проведении ПЦР-анализа и исследовании проницаемости мембран 2-кратная. На рисунках приведены средние арифметические значения из двух независимых опытов и их стандартные отклонения. В статье обсуждаются величины, достоверные при  $p \leq 0,05$ .

## Результаты

Проведенные исследования показали, что уже через 1 ч от начала действия сульфата кадмия в концентрации 100 мкМ происходит поступление кадмия в корни пшеницы (табл. 2), а с увеличением экспозиции наблюдается существенное увеличение его содержания в корнях, достигающее максимума (32,46 мкг/г сырой массы) к концу эксперимента. В отличие от этого в листьях накопление кадмия отмечено лишь через 1 сут от начала действия сульфата кадмия на корни (см. табл. 2). С увеличением продолжительности воздействия его содержание в листьях продолжало возрастать, но значительно уступало накоплению в корнях. Таким образом, выявлена зависимость накопления ионов кадмия в корнях и листьях пшеницы от продолжительности его воздействия.

Изучение содержания транскриптов гена *GS3* в проростках пшеницы показало, что через 1 ч от начала действия кадмия, когда обнаружено его поступление в корни, в них наблюдается накопление мРНК данного гена (рис. 1). В дальнейшем, при более продолжительном воздействии (5 ч – 7 сут) металла содержание

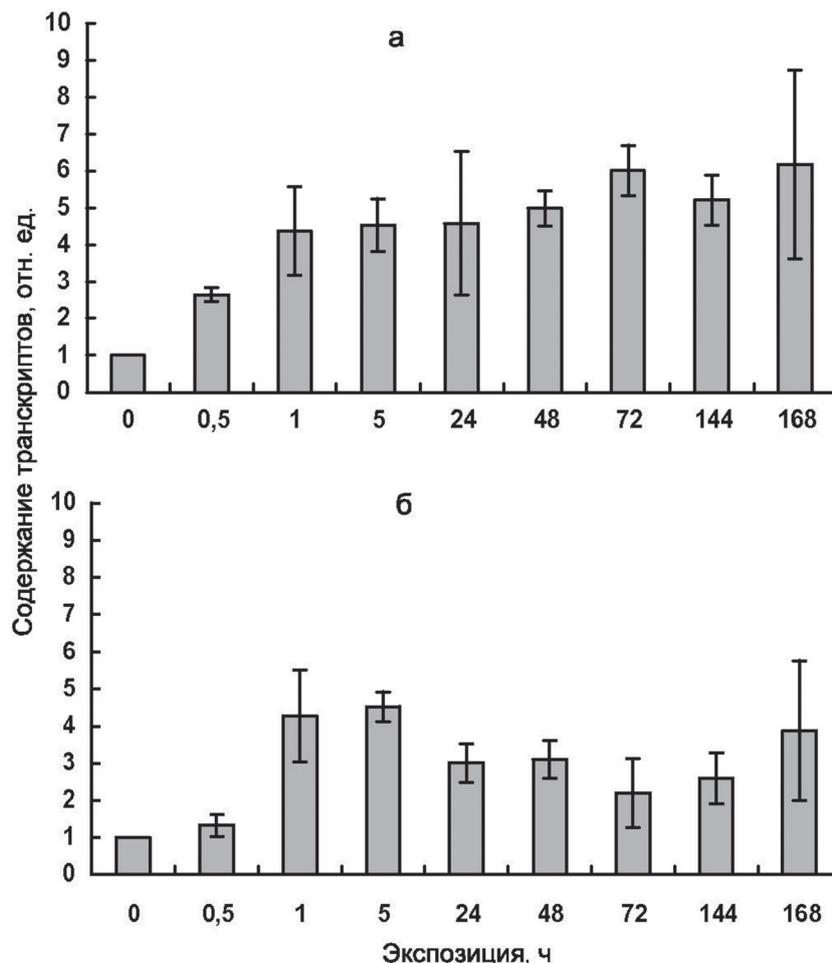


Рис. 1. Влияние сульфата кадмия (100 мкМ) на содержание транскриптов гена *GS3* в листьях (а) и корнях (б) проростков пшеницы

транскриптов гена *GS3* в корнях пшеницы сохранялось на повышенном уровне. Увеличение уровня транскриптов гена *GS3* под влиянием кадмия происходило также и в листьях проростков. Причем заметное возрастание содержания мРНК этого гена отмечено уже в начальный период действия металла (через 30 мин), а при более длительном его воздействии содержание транскриптов превышало исходный уровень в несколько раз.

Одним из показателей развития окислительного стресса у растения под влиянием различных стрессоров является накопление конечного продукта перекисного окисления липидов – МДА. В наших экспериментах кадмий не вызывал существенных изменений в содержании МДА в корнях проростков (рис. 2). В листьях проростков в начальный период действия кадмия (0,5–24 ч) накопления МДА также не зафиксировано, но при более длительном воздействии (3–7 сут) наблюдалось некоторое увеличение его содержания. Однако, учитывая, что изменения в содержании МДА как в корнях,

так и в листьях проростков были незначительными, можно предположить, что кадмий в изученной концентрации не вызывал окислительный стресс.

Анализ проницаемости мембран клеток листа пшеницы показал, что в начальный период действия сульфата кадмия (1–24 ч) происходит некоторое увеличение выхода электролитов из тканей листа. Но уже через 2 сут уровень выхода электролитов снижался и к концу эксперимента возвращался к исходному значению (рис. 3).

Таким образом, результаты изучения накопления МДА в корнях и листьях пшеницы и данные по проницаемости мембран клеток листа позволяют сделать вывод о том, что кадмий в концентрации 100 мкМ не оказывает повреждающего действия на проростки пшеницы.

### Обсуждение

Поглощаясь из почвы, кадмий поступает в корни растений наряду с другими металлами, необходимыми для их нормальной

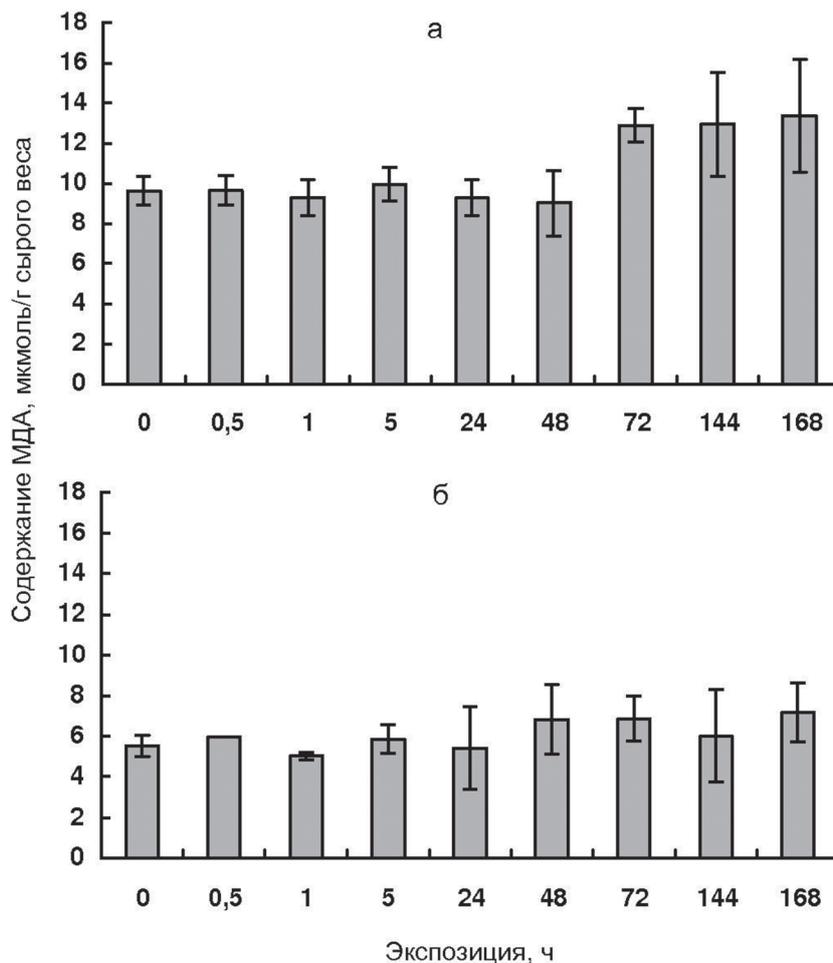


Рис. 2. Влияние сульфата кадмия (100 мкМ) на содержание МДА в листьях (а) и корнях (б) проростков пшеницы

жизнедеятельности, а затем попадает в надземную часть [Verkleij et al., 2009; Lux et al., 2011]. В нашем случае уже через 1 ч от начала опыта обнаружено поступление кадмия в корни пшеницы, а через сутки отмечено его присутствие в листьях, но заметно в меньшем количестве, чем в корнях. Эти результаты согласуются с данными, полученными на других растениях, в частности, большее накопление кадмия в корневой системе, чем в надземной части растений, отмечено у арабидопсиса [Jozefczak et al., 2014], риса [Cho et al., 2012; Sebastian, Prasad, 2014; Xue et al., 2014], ячменя [Tiryakioglu et al., 2006]. Очевидно, это связано с тем, что пшеница, так же как и указанные виды растений, относится к исключателям, т. е. к растениям, которые накапливают тяжелые металлы преимущественно в корнях [Титов и др., 2007].

Важно отметить, что через 1 ч от начала действия кадмия, когда происходит его поступление в корни проростков пшеницы, наблюдается накопление транскриптов гена *GS3*, кодирующего глутатионсинтетазу, как в корнях, так

и в листьях, которое сохраняется на повышенном уровне до конца эксперимента. Глутатионсинтетаза является одним из ключевых ферментов синтеза глутатиона [Gill et al., 2013], который локализован в хлоропластах и в цитозоле [Preuss et al., 2014]. Учитывая, что глутатион способен связываться с ионами тяжелых металлов, образуя хелатные комплексы, логично полагать, что быстрая активация гена *GS3* и последующий синтез глутатиона способствуют детоксикации кадмия в корнях, что в свою очередь приводит к сокращению его поступления в надземную часть растения.

Наблюдаемое нами быстрое повышение уровня транскриптов гена *GS3* в листьях пшеницы (еще до поступления в них кадмия) может также свидетельствовать о передаче сигнала о действии кадмия из корня в надземную часть и, как следствие, вызывать активацию защитных механизмов в тканях листа. Известно, что глутатион синтезируется преимущественно в листьях растений [Титов и др., 2014]. В пользу этого говорит наблюдаемый нами

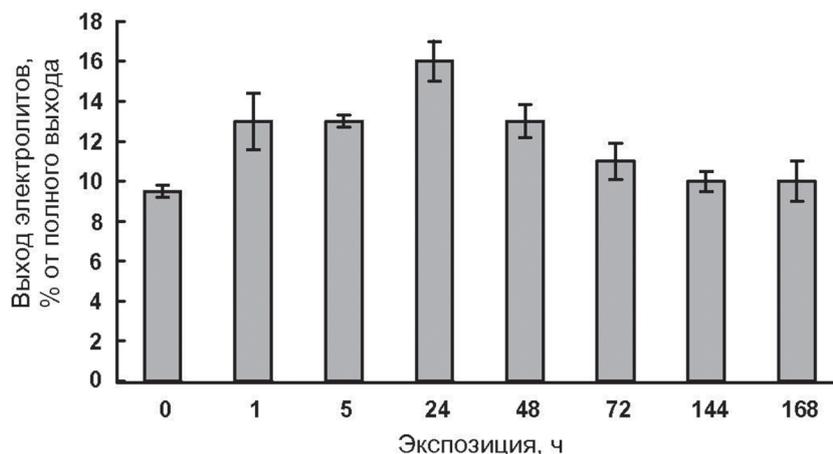


Рис. 3. Динамика выхода электролитов из клеток листьев проростков пшеницы при действии сульфата кадмия (100 мкМ)

более высокий уровень транскриптов гена *GS3* в листьях, чем в корнях. Сходные данные были получены на растении-гипераккумуляторе – *Salvinia minima*, у которого экспрессия гена *SmGS3* также была выше в листьях, чем в корнях. Наряду с усилением экспрессии гена *SmGS3* при действии кадмия наблюдается накопление глутатиона в листьях и в корнях растения *Salvinia minima* [Estrella-Gomez et al., 2012].

Помимо участия в детоксикации тяжелых металлов и сигналинге, глутатион является одним из важных низкомолекулярных антиоксидантов. В наших экспериментах при изучении динамики содержания МДА было показано, что в корнях проростков не происходит достоверных его изменений, а обнаруженное некоторое повышение содержания МДА в листьях при длительных экспозициях может быть связано с процессами старения листа [Маевская, Николаева, 2013]. Учитывая это, а также тот факт, что активное накопление транскриптов гена *GS3* в корнях и листьях растений происходит уже в начальный период действия кадмия, можно предположить, что образующийся в это время глутатион участвует в нейтрализации АФК и тем самым препятствует развитию окислительного стресса. В целом на основании совокупности полученных данных можно сделать вывод, что кадмий в концентрации 100 мкМ не оказывал повреждающего воздействия на проростки пшеницы.

### Заключение

Проведенные исследования показали, что кадмий способен быстро поступать в растения пшеницы и накапливается в корнях. В отличие от корней его поступление в листья происходит значительно медленнее и в меньшей степени. Оценка реакции растений на действие кадмия по изменению проницаемости мембран

и накоплению МДА показала, что в изученной концентрации (100 мкМ) он не оказывает повреждающего действия и растения способны адаптироваться к нему. В работе впервые установлено повышение содержания мРНК гена *GS3* в корнях и листьях проростков пшеницы под влиянием кадмия, что указывает на участие этого гена в механизмах устойчивости пшеницы к кадмию. Очевидно, накопление транскриптов гена *GS3* и последующий синтез глутатиона являются важной составляющей защитных механизмов, ответственных за устойчивость пшеницы к ионам кадмия. Благодаря их активному функционированию растения способны не только выживать, но и поддерживать жизнедеятельность без существенных отклонений при повышенных концентрациях этого металла в окружающей среде.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 14-04-31676 мол\_а). Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (тема № 0021-2014-0002).*

### Литература

Гришенкова Н. Н., Лукаткин А. С. Определение устойчивости растительных тканей к абиотическим стрессам с использованием кондуктометрического метода // Поволжский экологический журнал. 2005. № 1. С. 3–11.

Маевская С. Н., Николаева М. К. Реакция антиоксидантной и осмопротекторной систем проростков пшеницы на засуху и регидратацию // Физиология растений. 2013. Т. 60, № 3. С. 351–359.

Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2007. 170 с.

Титов А. Ф., Казнина Н. М., Таланова В. В. Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. 194 с.

Carcía-Giménez J. L., Markovic J., Dasí F. et al. Nuclear glutathione // *Biochem. Biophys. Acta*. 2013. Vol. 1830. P. 3304–3316.

Cho S.-C., Chao Y.-Y., Kao C. H. Calcium deficiency increases Cd toxicity and Ca is required for heat-shock induced Cd tolerance in rice seedlings // *J. Plant Physiol.* 2012. Vol. 169. P. 892–898.

Clemens S., Aarts M. G. M., Thomine S., Verbruggen N. Plant science: the key to preventing slow cadmium poisoning // *Trends in Plant Science*. 2013. Vol. 18, No 2. P. 92–99.

Estrella-Gomez N. E., Sauri-Duch E., Zapata-Peréz O., Santamaria J. M. Glutathione plays a role in protecting leaves of *Sedum minima* from Pb<sup>2+</sup> damage associated with changes in the expression of *SmGS* genes and increased activity of GS // *Environ. Exp. Bot.* 2012. Vol. 75. P. 188–194.

Gill S. S., Hasanuzzaman M., Nahar K. et al. Importance of nitric oxide in cadmium stress tolerance in crop plants // *Plant Physiol. Biochem.* 2013. Vol. 63. P. 254–261.

Jozefczak M., Kaunen E., Schat H. et al. Differential responses of *Arabidopsis* leaves and roots to cadmium: Glutathione-related chelating capacity vs antioxidant capacity // *Plant Physiol. Biochem.* 2014. Vol. 83. P. 1–9.

Khairy M., El-Safty S. A., Shenashen M. A. Environmental remediation and monitoring of cadmium // *Trends Analyt. Chem.* 2014. Vol. 62. P. 56–68.

Liu X., Zhang S., Jeff Whitworth R., Stuart J. J., Chen M.-S. Unbalanced activation of glutathione metabolic pathway suggests potential involvement in plant defense against the cell midge *Mayetiola destructor* in wheat // *Sci. Report.* 2015. Vol. 5, No 8092. P. 1–7.

Lu S. C. Glutathione synthesis // *Biochem. Biophys. Acta*. 2013. Vol. 1830. P. 3143–3153.

Lux A., Martinka M., Vaculik M., White P. J. Root responses to cadmium in the rhizosphere: a review // *J. Exp. Bot.* 2011. Vol. 62, No 1. P. 21–37.

Mannara A. Plants and Heavy metals. Ed. A. Furini. The Netherlands. Springer, 2012. P. 27–53.

Meyer A. J. The integration of glutathione homeostasis and redox signaling // *J. Plant Physiol.* 2008. Vol. 165. P. 1390–1403.

Noctor G., Mhamdi A., Chaouch S. et al. Glutathione in plants: an integrated overview // *Plant Cell. Environ.* 2012. Vol. 35. P. 454–484.

Pivato M., Fabrega-Prats M., Masi A. Low-molecular-weight thiols in plants: Functional and analytical implications // *Arc. Biochem. Biophys.* 2014. Vol. 560. P. 83–99.

Preuss A. L., Cameron J. C., Berg R. H., Jez J. M. Immunolocalization of glutathione biosynthesis enzymes in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Physiol. Biochem.* 2014. Vol. 75. P. 9–13.

Sebastian A., Prasad M. N. V. Vertisol prevent cadmium accumulation in rice: Analysis by ecophysiological toxicity markers // *Chemosphere.* 2014. Vol. 108. P. 85–92.

Sharma S. S., Dietz K.-J. The significance of amino acids and amino acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress // *J. Exp. Bot.* 2006. Vol. 57, No 4. P. 711–726.

Skipsey M., Davis B. G., Edwards R. Diversification in substrate usage by glutathione synthetases from soya bean (*Glycine max*), wheat (*Triticum aestivum*) and maize (*Zea mays*) // *Biochem. J.* 2005. Vol. 391. P. 567–574.

Stewart R. R. C., Bewley J. D. Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes // *Plant Physiol.* 1980. Vol. 65. P. 245–248.

Tiryakioglu M., Eker S., Ozkutlu F., Husted S., Cakmak I. Antioxidant defense system and cadmium uptake in barley genotypes differing in cadmium tolerance // *J. Trace Elem. Med. Biol.* 2006. Vol. 20. P. 181–189.

Verkleij J. A. C., Golan-Goldhirsh A., Antosiewicz D. M. et al. Dualities in plant tolerance to pollutants and their uptake and translocation to the upper plant parts // *Environ. Exp. Bot.* 2009. Vol. 67. P. 10–22.

Xue D., Jiang H., Deng X. et al. Comparative proteomic analysis provides new insights into cadmium accumulation in rice grain under cadmium stress // *J. Hazard. Mater.* 2014. Vol. 280. P. 269–278.

Zhu Y. L., Pilon-Smits E. A. H., Jouanin L., Terry N. Overexpression of glutathione synthetase in indian mustard enhances cadmium accumulation and tolerance // *Plant Physiol.* 1999. Vol. 119. P. 73–79.

Поступила в редакцию 03.08.2015

## References

Grishenkova N. N., Lukatkin A. S. Opređenje ustojčivosti rastitel'nyh tkanej k abiotičeskim stressam s ispol'zovaniem konduktometričeskogo metoda. [A conductometric technique to estimate the plant tissues stability to abiotic stresses]. *Povolzhskij jeologičeskij [Povolzhskiy Journal of Ecology]*. 2005. No 1. P. 3–11.

Maevskaja S. N., Nikolaeva M. K. Reakcija antioksidantnoj i osmoprotektoznoj sistem prorostkov pšenicy na zasuhu i regidraciju [Response of antioxidant and osmoprotective systems of wheat seedlings to drought and rehydration]. *Fiziologija rastenij*. 2013. Vol. 60, No 3. P. 351–359.

Titov A. F., Talanova V. V., Kaznina N. M., Lajdinen G. F. Ustojčivost' rastenij k tjazhelym metallam [Resistance of plants to heavy metals]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2007. 170 p.

Titov A. F., Kaznina N. M., Talanova V. V. Tjazhelye metylly i rastenija [Heavy metals and plants]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2014. 194 p.

Carcía-Giménez J. L., Markovic J., Dasí F., Queval G., Schnaubelt D., Foyer C. H., Pallardó F. V. Nuclear glutathione. *Biochem. Biophys. Acta*. 2013. Vol. 1830. P. 3304–3316.

Cho S.-C., Chao Y.-Y., Kao C. H. Calcium deficiency increases Cd toxicity and Ca is required for heat-shock

induced Cd tolerance in rice seedlings. *J. Plant Physiol.* 2012. Vol. 169. P. 892–898.

Clemens S., Aarts M. G. M., Thomine S., Verbruggen N. Plant science: the key to preventing slow cadmium poisoning. *Trends in Plant Science.* 2013. Vol. 18, No 2. P. 92–99.

Estrella-Gomez N. E., Sauri-Duch E., Zapata-Perez O., Santamaria J. M. Glutathione plays a role in protecting leaves of *Sedum minima* from Pb<sup>2+</sup> damage associated with changes in the expression of *SmGS* genes and increased activity of GS. *Environ. Exp. Bot.* 2012. Vol. 75. P. 188–194.

Gill S. S., Hasanuzzaman M., Nahar K., Macovei A., Tuteja N. Importance of nitric oxide in cadmium stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem.* Vol. 63. P. 254–261.

Jozefczak M., Kaunen E., Schat H., Bliet M., Hernandez L. E., Carleer R., Remans T., Bohler S., Vangronsveld J., Cuypers A. Differential responses of *Arabidopsis* leaves and roots to cadmium: Glutathione-related chelating capacity vs antioxidant capacity. *Plant Physiol. Biochem.* 2014. Vol. 83. P. 1–9.

Khairy M., El-Safty S. A., Shenashen M. A. Environmental remediation and monitoring of cadmium. *Trends Analyt. Chem.* 2014. Vol. 62. P. 56–68.

Liu X., Zhang S., Jeff Whitworth R., Stuart J. J., Chen M.-S. Unbalanced activation of glutathione metabolic pathway suggests potential involvement in plant defense against the cell midge *Mayetiola destructor* in wheat. *Sci. Report.* 2015. Vol. 5, No 8092. P. 1–7.

Lu S. C. Glutathione synthesis. *Biochem. Biophys. Acta.* 2013. Vol. 1830. P. 3143–3153.

Lux A., Martinka M., Vaculik M., White P. J. Root responses to cadmium in the rhizosphere: a review. *J. Exp. Bot.* 2011. Vol. 62, No 1. P. 21–37.

Mannara A. Plants and Heavy metals. Ed. A. Furini. The Netherlands. Springer, 2012. P. 27–53.

Meyer A. J. The integration of glutathione homeostasis and redox signaling. *J. Plant Physiol.* 2008. Vol. 165. P. 1390–1403.

Noctor G., Mhamdi A., Chaouch S., Han Y., Neukermans J., Marquez-Garcia B., Queval G., Foyer C. H. Glutathione in plants: an integrated overview. *Plant Cell Environ.* 2012. Vol. 35. P. 454–484.

Pivato M., Fabrega-Prats M., Masi A. Low-molecular-weight thiols in plants: Functional and analytical implications. *Arc. Biochem. Biophys.* 2014. Vol. 560. P. 83–99.

Preuss A. L., Cameron J. C., Berg R. H., Jez J. M. Immunolocalization of glutathione biosynthesis enzymes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol. Biochem.* 2014. Vol. 75. P. 9–13.

Sebastian A., Prasad M. N. V. Vertisol prevent cadmium accumulation in rice: Analysis by ecophysiological toxicity markers. *Chemosphere.* 2014. Vol. 108. P. 85–92.

Sharma S. S., Dietz K.-J. The significance of amino acids and amino acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress. *J. Exp. Bot.* 2006. Vol. 57, No 4. P. 711–726.

Skipsey M., Davis B. G., Edwards R. Diversification in substrate usage by glutathione synthetases from soya bean (*Glycine max*), wheat (*Triticum aestivum*) and maize (*Zea mays*). *Biochem. J.* 2005. Vol. 391. P. 567–574.

Stewart R. R. C., Bewley J. D. Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes. *Plant Physiol.* 1980. Vol. 65. P. 245–248.

Tiryakioglu M., Eker S., Ozkutlu F., Husted S., Cakmak I. Antioxidant defense system and cadmium uptake in barley genotypes differing in cadmium tolerance. *J. Trace Elem. Med. Biol.* 2006. Vol. 20. P. 181–189.

Verkleij J. A. C., Golan-Goldhirsh A., Antosiewicz D. M., Schwitzguebel J.-P., Schröder P. Dualities in plant tolerance to polulutants and their uptake and translocation to the upper plant parts. *Environ. Exp. Bot.* 2009. Vol. 67. P. 10–22.

Xue D., Jiang H., Deng X., Zhang X., Wang H., Xu X., Hu J., Zeng D., Guo L., Qian Q. Comparative proteomic analysis provides new insights into cadmium accumulation in rice grain under cadmium stress. *J. Hazard. Mater.* 2014. Vol. 280. P. 269–278.

Zhu Y. L., Pilon-Smits E. A. H., Jouanin L., Terry N. Overexpression of glutathione synthetase in indian mustard enhances cadmium accumulation and tolerance. *Plant Physiol.* 1999. Vol. 119. P. 73–79.

Received August 03, 2015

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Репкина Наталья Сергеевна

научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: nrt9@ya.ru  
тел.: (8142) 762712

### Батова Юлия Валерьевна

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

## CONTRIBUTORS:

### Repkina, Natalia

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: nrt9@ya.ru  
tel.: (8142) 762712

### Batova, Yulia

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

**Титов Александр Федорович**

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

**Таланова Вера Викторовна**

главный научный сотрудник, д. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: talanova@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 762712

**Titov, Alexandr**

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

**Talanova, Vera**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: talanova@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 762712