

УДК 581.1

РОЛЬ ОТДЕЛЬНЫХ КОМПОНЕНТОВ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ В АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ *ELYTRIGIA REPENS* (L.) NEVSKI К КАДМИЮ

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

Институт биологии Карельского научного центра РАН

В условиях вегетационного опыта изучали устойчивость пырея ползучего (*Elytrigia repens* (L.) Nevski) к кадмию и роль отдельных компонентов антиоксидантной системы (АОС) в адаптации растений этого вида к повышенным концентрациям металла в корнеобитаемой среде. Показано, что пырей обладает высокой устойчивостью к кадмию и способен в течение длительного времени (40 сут) успешно расти в присутствии данного металла в субстрате в концентрации 40 мг/кг субстрата, сохраняя при этом высокий уровень фотосинтеза и водного режима. Из полученных данных следует, что высокая устойчивость пырея к кадмию, наряду с другими защитными механизмами, обеспечивается эффективной работой АОС. В частности, в присутствии металла в корнях растений заметно возрастает активность таких антиоксидантных ферментов, как супероксиддисмутаза (СОД), каталаза (КАТ) и гваяколовая пероксидаза (ПО). В листьях растений повышается активность только ПО, но при этом активизируется синтез ключевого неферментативного компонента АОС – глутатиона (GSH). Этому же способствует поддержание высокой концентрации каротиноидов, являющихся еще одним неферментативным антиоксидантом. На основании анализа полученных результатов сделан вывод о том, что в корнях растений, где обнаружена более высокая концентрация металла, детоксикация активных форм кислорода обеспечивается главным образом за счет увеличения активности антиоксидантных ферментов, тогда как в листьях основная роль в предотвращении окислительного стресса, возникающего под влиянием кадмия, принадлежит неферментативным низкомолекулярным соединениям, в частности GSH и каротиноидам.

Ключевые слова: *Elytrigia repens* (L.) Nevski; кадмий; антиоксидантные ферменты; неферментативные антиоксиданты.

N. M. Kaznina, Yu. V. Batova, A. F. Titov, G. F. Laidinen. ROLE OF ANTIOXIDANT SYSTEM COMPONENTS IN ADAPTATION OF *ELYTRIGIA REPENS* (L.) 'NEVSKI' TO CADMIUM

The tolerance of *Elytrigia repens* (L.) 'Nevski' to cadmium and the role of individual components of the antioxidant system (AOS) in the plants' adaptation to elevated metal concentrations in the root layer were studied in a greenhouse experiment. Couch grass is highly resistant to cadmium and can for a long time (40 days) successfully grow in the presence of this metal at a 40 mg/kg concentration in the substrate while maintaining a high level of photosynthesis and water regime. It follows from these data that the high resistance of *E. repens* to cadmium, along with other protective mechanisms, is ensured by effective operation of the AOS. In particular, the activity of antioxidant enzymes such

as superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and peroxidase (PO) in roots is significantly promoted in the presence of the metal. In leaves, only PO activity is promoted, but at the same time the synthesis of the AOS key non-enzymatic component, glutathione (GSH), becomes more active. Another contributing factor is the maintenance of a high concentration of carotenoids, which represent another group of non-enzymatic antioxidants. Based on the analysis of the results it was concluded that detoxification of reactive oxygen species in the plants' roots, where a higher concentration of the metal was found, was mainly facilitated by enhanced activity of antioxidant enzymes, whereas in leaves the principal role in the prevention of oxidative stress under cadmium impact belonged to non-enzymatic low molecular weight compounds, in particular GSH and carotenoids.

Key words: *Elytrigia repens* (L.) 'Nevski'; cadmium; antioxidant enzymes; non-enzymatic antioxidants.

Введение

Известно, что концентрация молекулярного кислорода в клетках растений гораздо выше, чем у других эукариот, что в значительной степени связано с процессом фотосинтеза [Гарифзянов и др., 2011]. При этом примерно 1 % имеющегося в клетках кислорода, по оценкам исследователей, преобразуется в его активные формы [Smirnoff, 2000]. Основными генераторами активных форм кислорода (АФК) являются хлоропласты и митохондрии, а также пероксисомы, содержащие большое количество ферментов, катализирующих окислительно-восстановительные реакции [Arel, Hirt, 2004; Mhamdi et al., 2010; Креславский и др., 2012]. В небольших количествах АФК образуются в ходе многих метаболических процессов, но в норме они быстро инактивируются благодаря работе АОС. При действии же неблагоприятных факторов образование АФК значительно усиливается, вызывая у растений окислительный стресс [Finkel, Holbrook, 2000; Колупаев, 2007; Djebali et al., 2008; Paradiso et al., 2008]. Одним из таких факторов является кадмий – высокотоксичный тяжелый металл, способный оказывать сильное негативное воздействие на состояние клеточных мембран и на активность отдельных компонентов АОС. При этом считается, что металлоустойчивые виды (сорта, генотипы) благодаря эффективной работе АОС способны лучше сохранять целостность мембран в условиях высоких концентраций этого металла, чем менее устойчивые. Так, более высокая активность антиоксидантных ферментов была обнаружена у устойчивых к кадмию генотипов ячменя [Wu et al., 2003] и сортов пшеницы [Khan et al., 2007], а у устойчивого к этому металлу сорта сафлора красильного помимо активности ферментов заметно увеличивалось и содержание восстановленного глутатиона [Namdjoan et al., 2011]. Что касается дикорастущих злаков, то такого рода данных в литературе пока

относительно немного. Хотя подобные исследования имеют не только важное теоретическое значение, связанное с углублением знаний о клеточных механизмах металлоустойчивости растений, но и большую практическую значимость в плане выявления наиболее устойчивых из них для возможного использования в фиторемедиации почв, загрязненных тяжелыми металлами. Определенный интерес с этой точки зрения представляет *Elytrigia repens* (L.) Nevski (пырей ползучий) – многолетний корневищный злак, который, как обнаружено, способен произрастать на территориях с довольно высоким уровнем техногенного загрязнения почв [Елистратова, 2008; Батова и др., 2015].

Исходя из вышеизложенного, задачей настоящего исследования явилось изучение устойчивости *Elytrigia repens* к кадмию и выявление роли ряда отдельных компонентов АОС в адаптации растений к повышенным концентрациям металла в корнеобитаемой среде.

Материалы и методы

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования ИБ КарНЦ РАН «Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера».

Растения *E. repens* выращивали в условиях вегетационного опыта с использованием песчаного субстрата. Кадмий в концентрации 40 мг/кг субстрата в виде сернокислой соли вносили в субстрат перед посевом семян. Полив осуществляли модифицированным питательным раствором Кнопа. На 40-е сут после посева (фаза кущения) в корнях и побегах растений определяли концентрацию металла, интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) (по содержанию малонового диальдегида, МДА), активность антиоксидантных ферментов: супероксиддисмутазы (СОД;

Таблица 1. Влияние кадмия (40 мг/кг субстрата) на некоторые показатели роста, фотосинтетической активности и водного режима у растений *Elytrigia repens*

| Показатель | Контроль | Опыт |
|--|---------------|---------------|
| Сухая биомасса корня, мг | 71,8 ± 11,9 | 30,5 ± 4,5* |
| Сухая биомасса побега, мг | 109,4 ± 13,3 | 88,2 ± 7,3* |
| Интенсивность фотосинтеза, мкмоль/ (м ² ·с) | 28,8 ± 1,2 | 30,9 ± 0,8 |
| <i>Fv/Fm</i> | 0,748 ± 0,011 | 0,742 ± 0,008 |
| <i>Yield</i> | 0,525 ± 0,017 | 0,530 ± 0,018 |
| Интенсивность транспирации, ммоль/ (м ² ·с) | 1,66 ± 0,13 | 2,00 ± 0,26 |
| Оводненность тканей корня, % | 85,3 ± 1,3 | 85,2 ± 1,4 |
| Оводненность тканей побега, % | 76,6 ± 0,8 | 77,6 ± 0,5 |

Примечание. *Здесь и в табл. 2 различия с контролем достоверны при $p \leq 0,05$.

КФ 1.15.1.1), каталазы (КАТ; КФ 1.11.1.6) и пероксидазы (ПО; КФ 1.11.1.7), а также количество восстановленного глутатиона (GSH) и концентрацию каротиноидов в листьях. Об устойчивости растений к кадмию судили по изменению (по отношению к контролю) биомассы корня и побега, эффективности работы ФС II, интенсивности фотосинтеза и транспирации, оводненности тканей.

Содержание кадмия в органах растений измеряли методом инверсионной вольтамперометрии на полярографе АВС-1.1 («Вольта», Россия). Разложение растительных образцов осуществляли в смеси HNO_3 и H_2O_2 в соотношении 4:1 с использованием микроволновой системы пробоподготовки МС-6 («Вольта», Россия). Показатели эффективности работы ФС II – потенциальный (*Fv/Fm*) и реальный (*Yield*) фотохимический квантовый выход ФС II – изучали на флуориметре MINI-PAM (Walz, Германия), интенсивность фотосинтеза и транспирации оценивали с помощью установки для исследования CO_2 -газообмена и водяных паров HCM-1000 (Walz, Германия). Оводненность тканей анализировали весовым методом, высушивая растительные образцы в термостате до постоянного веса при температуре 105 °С. Содержание МДА и активность антиоксидантных ферментов исследовали с помощью спектрофотометра СФ-2000 («Спектр», Россия). Для определения количества МДА брали реакционную среду, содержащую 0,25%-й раствор тиобарбитуровой кислоты в 10%-й трихлоруксусной кислоте [Heath, Packer, 1968]. Общую активность СОД оценивали по способности фермента ингибировать фотохимическое восстановление тетразолия нитросинего согласно методике [Beauchamp, Fridovich, 1971], активность ПО – по методике [Maehly, Chance, 1954], используя в качестве субстрата гваякол, активность КАТ – по методике [Aebi, 1984]. Содержание GSH измеряли методом высокоэффективной жидкостной

хроматографии на жидкостном хроматографе «Стайер» («Аквилон», Россия) согласно методике Снеллер с соавт. [Sneller et al., 2000] по стандарту GSH (Sigma). Расчет площадей пиков осуществляли с помощью компьютерной программы МультиХром (Версия 1,5X). Концентрацию каротиноидов в листьях растений определяли с помощью спектрофотометра СФ-2000 («Спектр», Россия), экстрагируя 80%-м ацетоном [Шлык, 1971].

Опыт повторяли дважды. Биологическая повторность в пределах каждого варианта опыта варьировала для разных показателей от 6 до 20 растений. Аналитическая повторность при проведении химических анализов 3–5-кратная. В таблицах и на рисунках приведены средние значения и их стандартные ошибки. Достоверность различий оценивали на основании *t*-критерия Стьюдента. В работе обсуждаются величины, достоверные при $p \leq 0,05$.

Результаты и обсуждение

Анализ содержания кадмия в органах растений *E. repens* выявил заметное увеличение концентрации металла в корнях (до $116,2 \pm 5,0$ мкг/г сухой массы) и побегах (до $4,5 \pm 0,6$ мкг/г сухой массы) опытных растений по сравнению с контрольными, где его содержание было небольшим и составляло 0,2 и 0,03 мкг/г сухой массы соответственно.

Известно, что повышение содержания кадмия в растениях приводит к ингибированию физиологических процессов, при этом степень ингибирования в значительной степени зависит от металлоустойчивости вида. В наших исследованиях у *E. repens* в присутствии кадмия заметно снижалась биомасса корней (почти на 60 % по отношению к контролю) и в меньшей степени (на 20 %) – биомасса побега (табл. 1). Данный эффект является типичным для видов-исключателей, к которым относится пырей, поскольку у них именно в корнях задерживается

и инактивируется большая часть поступивших в растение токсичных ионов, что считается важным механизмом их металлоустойчивости [Серегин, Иванов, 2001; Liu et al., 2008; Титов и др., 2014].

В отличие от показателей роста, параметры, характеризующие эффективность работы ФС II, а также скорость фотосинтеза у опытных растений, сохранялись на уровне контрольных, интенсивность же транспирации даже несколько увеличивалась. Полагают, что повышение скорости транспирации при замедлении роста корня в неблагоприятных условиях среды может быть связано с увеличением гидравлической проводимости корней и является защитно-приспособительной реакцией растений, направленной на поддержание необходимой оводненности тканей [Кудоярова и др., 2001], как это было зафиксировано в нашем исследовании. В целом на основании полученных результатов можно сделать вывод о высокой устойчивости *E. repens* к кадмию.

Как известно, устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды во многом определяется устойчивостью их клеточных мембран [Чиркова, 1997]. Судя по литературным данным, кадмий способен вызывать у растений нарушение структуры плазмалеммы и внутренних мембран клетки, приводящее к снижению их проницаемости. Это, с одной стороны, связано с взаимодействием ионов металла с SH-группами мембранных белков, вызывающим изменение их свойств, а с другой стороны – со способностью кадмия опосредованно влиять на генерацию избыточных количеств АФК вследствие нарушения структуры хлоропластов и митохондрий [Romero-Puertas et al., 2002; Paradiso et al., 2008]. Резкое возрастание АФК в клетке вызывает у растений окислительный стресс, одним из следствий которого является усиление ПОЛ клеточных мембран, что было обнаружено у целого ряда видов растений под влиянием кадмия [Dixit et al., 2001; Guo et al., 2004; Nouairi et al., 2009; Amirjani, 2012 и др.]. Вместе с тем имеются данные и о снижении интенсивности ПОЛ в присутствии высоких концентраций металла, но это касается в основном опытов с длительными экспозициями [Daud et al., 2014; Januškaitienė, Klepeckas, 2015]. Предполагают, что снижение интенсивности ПОЛ в этом случае может быть связано с уменьшением количества АФК благодаря активной работе АОС и являться показателем восстановления структуры мембран. В наших исследованиях у *E. repens* спустя 40 сут воздействия кадмия в корнях и побегах также отмечено некоторое уменьшение

содержания МДА у опытных растений по сравнению с контрольными, что, по-видимому, свидетельствует о сохранении целостности клеточных мембран и, как следствие, об успешной адаптации растений к металлу (рис. 1).

Ключевыми антиоксидантными ферментами в клетках являются СОД, КАТ и ПО. При этом СОД обеспечивает «первую линию» защиты клеток от АФК, катализируя реакцию дисмутации супероксид-радикала в различных компартментах клетки. Образовавшаяся в результате восстановления супероксида перекись водорода, молекула которой также относится к АФК, в свою очередь, нейтрализуется с помощью КАТ и ПО [Asada, 1994; Полесская, 2007]. Из литературы известно, что растения, устойчивые к различным неблагоприятным факторам среды, характеризуются более высокой активностью антиоксидантных ферментов по сравнению с неустойчивыми [Babithaa et al., 2002; Mittova et al., 2003; Wu et al., 2003]. В наших опытах в корнях растений *E. repens* в присутствии кадмия также наблюдалось повышение активности всех изученных антиоксидантных ферментов (табл. 2). Причем активность СОД и КАТ оказалась почти в 3 раза, а ПО – в 2 раза выше, чем у растений контрольного варианта. В листьях же увеличивалась активность только ПО (в 3,6 раза по отношению к контролю).

Обнаруженное нами значительное увеличение активности СОД в корнях *E. repens*, где концентрация кадмия гораздо выше, чем в листьях, очевидно, обеспечивает защиту клеток от возрастания количества супероксид-радикалов. Усиление при этом активности КАТ и ПО, в свою очередь, позволяет снижать содержание образовавшихся молекул перекиси водорода. Такое согласованное повышение активности всех

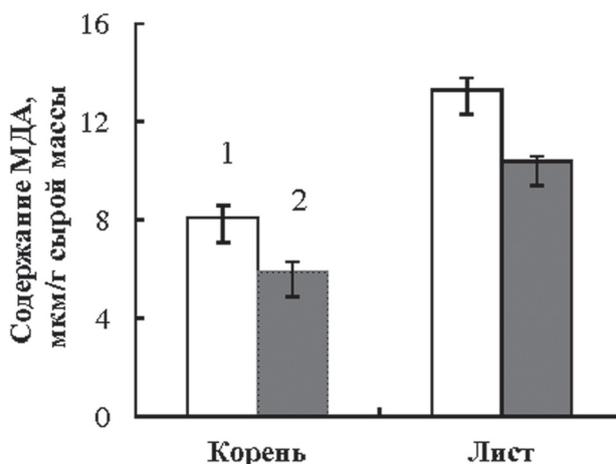


Рис. 1. Влияние кадмия (40 мг/кг субстрата) на содержание МДА в корнях и листьях растений *Elytrigia repens*: 1 – контроль; 2 – опыт

Таблица 2. Влияние кадмия (40 мг/кг субстрата) на активность антиоксидантных ферментов в корнях и листьях растений *Elytrigia repens*

| Фермент | Корень | | Лист | |
|------------------------------------|------------|-------------|-------------|--------------|
| | контроль | опыт | контроль | опыт |
| СОД, у. е. активности/мг белка-мин | 4,2 ± 2,1 | 12,3 ± 1,1* | 2,0 ± 1,2 | 1,7 ± 0,3 |
| КАТ, мкмоль/мг белка-мин | 18,1 ± 0,9 | 47,4 ± 1,3* | 21,1 ± 2,4 | 24,0 ± 1,7 |
| ПО, мкмоль/мг белка-мин | 12,7 ± 0,4 | 25,5 ± 2,5* | 1,19 ± 0,03 | 4,33 ± 0,48* |

трех антиоксидантных ферментов можно рассматривать как важный элемент защиты клеток от избытка АФК, обеспечивающий успешную адаптацию и выживание растений в условиях повышенного содержания кадмия в корнеобитаемой среде.

Низкий уровень СОД и КАТ в листьях опытных растений говорит о том, что усиления окислительных процессов в их клетках в присутствии кадмия не происходит. Возрастание же активности ПО скорее связано с какими-то другими функциями, которые этот фермент выполняет в клетке, в том числе в условиях действия стресс-факторов, а также, возможно, с ее высокой чувствительностью к тяжелым металлам, вследствие чего активность ПО увеличивается даже при относительно невысоких их концентрациях [Mac Farlane, Burchett, 2001].

Помимо антиоксидантных ферментов в устраниении избыточных количеств АФК принимают участие и неферментативные низкомолекулярные соединения, среди которых важную роль играет GSH. Его антиоксидантные свойства определяются как непосредственным взаимодействием с АФК и обменными реакциями с соединениями с дисульфидными связями, так и функционированием ряда ферментов аскорбат-глутатионового цикла, связанного с нейтрализацией перекиси водорода [Толпыгина, 2012; Колупаев, Ястреб, 2015]. Поэтому поддержание высокого уровня GSH, а также оптимального соотношения его восстановленной и окисленной (GSSG) форм необходимо для нормального метаболизма клетки [Vanacker et al., 2000; Szalai et al., 2009]. В присутствии кадмия опасность изменения соотношения GSH/GSSG особенно высока из-за расхода молекул GSH на синтез фитохелатинов, что может приводить к целому ряду негативных последствий, связанных с изменением окислительно-восстановительного баланса клетки [Zhu et al., 1999; Cobbett, Goldsbrough, 2002; Pietrini et al., 2003; Noctor et al., 2011]. В нашем исследовании содержание GSH у растений *E. repens* в присутствии кадмия сохранялось на уровне контрольного варианта (рис. 2).

Учитывая, что при этом значительно возрастает концентрация фитохелатинов, как было

показано нами ранее [Казнина и др., 2014], можно говорить о запуске в этих условиях в растениях синтеза GSH. Гораздо более высокая концентрация GSH в листьях по сравнению с корнями объясняется тем, что основной пул глутатиона и ферментов его синтеза сосредоточен в хлоропластах [Heiss et al., 2003; Колупаев, Ястреб, 2015].

К неферментативным антиоксидантам относятся и каротиноиды. Они являются наиболее эффективными молекулами для устранения синглетного кислорода и наряду с α - и γ -токоферолом непосредственно участвуют в его тушении, а также останавливают реакции, протекающие по свободнорадикальному механизму, в частности реакции ПОЛ [Мерзляк, 1989; Красновский, 2004]. Показано, что кадмий отрицательно влияет на содержание каротиноидов у растений, что связано с ингибированием биосинтеза пигментов [Chen et al., 2011]. Однако, как было обнаружено в опытах с разными по устойчивости к металлу сортами бобов и риса, у более металлоустойчивых сортов уменьшение содержания каротиноидов выражено в гораздо меньшей степени, чем у менее устойчивых [Wahid et al., 2008; Cai et al., 2010]. В нашем эксперименте содержание каротиноидов в листьях *E. repens* в присутствии кадмия сохранялось на уровне контроля, что, очевидно, также способствовало лучшей адаптации растений к этому металлу.

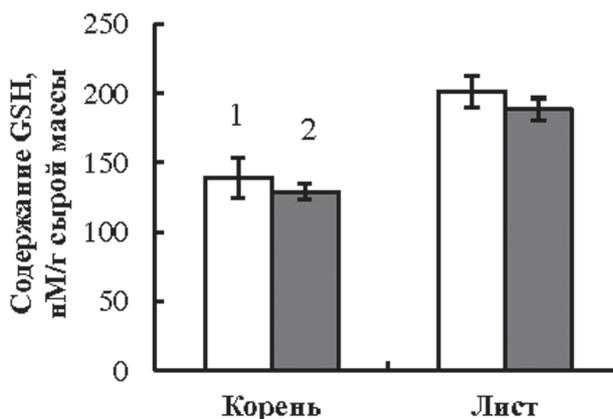


Рис. 2. Влияние кадмия (40 мг/кг субстрата) на содержание GSH в корнях и листьях растений *Elytrigia repens*: 1 – контроль; 2 – опыт

Заключение

Проведенное исследование показало, что растения *Elytrigia repens* способны в течение длительного времени успешно расти в условиях повышенной концентрации кадмия (40 мг/кг субстрата) в корнеобитаемой среде, сохраняя при этом высокий уровень фотосинтеза и водного режима. Анализ полученных результатов позволяет говорить, что важную роль в устойчивости растений этого вида к кадмию играют антиоксидантные ферменты и неферментативные компоненты АОС. При этом в зависимости от органа растений и, соответственно, концентрации металла в его клетках активность разных компонентов АОС неодинакова. В корнях, где накапливается основное количество поглощенного растением кадмия, детоксикация АФК обеспечивается главным образом за счет увеличения активности антиоксидантных ферментов, в частности СОД, КАТ и ПО. В отличие от корней, в листьях растений основная роль в предотвращении окислительного стресса, возникающего под влиянием данного металла, принадлежит неферментативным низкомолекулярным соединениям, таким как GSH и каротиноиды.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания по теме № 0221-2014-0002.

Литература

Батова Ю. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф., Титов А. Ф. Влияние свинца на рост и некоторые физиолого-биохимические показатели растений пырея ползучего // Структурно-функциональная организация и динамика растительного покрова: матер. Всерос. научн. конф. с межд. участием (Самара, 30–31 янв. 2015 г.). Самара, 2015. С. 204–209.

Гарифзянов А. Р., Жуков Н. Н., Иванищев В. В. Образование и физиологические реакции активных форм кислорода в клетках растений // Современные проблемы науки и образования. 2011. № 2. URL: <http://www.science-education.ru/96-4600> (дата обращения: 03.04.2016).

Елистратова Д. Б. Злаковые растения придорожных полос Нижнего Новгорода // Вестн. Нижегородского ун-та. Сер. Биология. 2008. № 4. С. 82–85.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Батова Ю. В. Содержание непротеиновых тиолов в клетках корня дикорастущих злаков при действии кадмия и свинца // Тр. КарНЦ РАН. 2014. № 5. С. 182–187.

Колупаев Ю. Е. Активные формы кислорода в растениях при действии стрессоров: образование и возможные функции // Вестн. Харьковского нац. аграрн. ун-та. Сер. Биология. 2007. Вып. 3. С. 6–26.

Колупаев Ю. Е., Ястреб Т. О. Физиологические функции неэнзиматических антиоксидантов растений // Вестн. Харьковского нац. аграрн. ун-та. Сер. Биология. 2015. Вып. 2 (35). С. 6–25.

Красновский А. А. (мл.). Фотодинамическое действие и синглетный кислород // Биофизика. 2004. Т. 49. С. 305–321.

Креславский В. Д., Лось Д. А., Аллахвердиев С. И., Кузнецов Вл. В. Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 2. С. 163–178.

Кудоярова Г. Р., Дедов А. В., Фархутдинов Р. Г., Веселова С. В. Передача сигналов и быстрая стрессовая реакция растений // Вест. Нижегородского ун-та. Сер. Биология. 2001. С. 85–87.

Мерзляк М. Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительных клеток // Итоги науки и техники. Сер. Физиология растений. М.: ВИНТИ, 1989. Т. 6. 168 с.

Полесская О. Г. Растительная клетка и активные формы кислорода: учебное пособие. М.: КДУ, 2007. 140 с.

Серегин И. В., Иванов В. Б. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 4. С. 606–630.

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

Толпыгина О. А. Роль глутатиона в системе антиоксидантной защиты (обзор) // Бюлл. ВЦНЦ СО РАМН. 2012. № 2 (84). Ч. 2. С. 178–180.

Чиркова Т. В. Клеточные мембраны и устойчивость растений к стрессовым воздействиям // Соросовский образ. журн. 1997. № 9. С. 12–14.

Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биологические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–170.

Aebi H. E. Catalase *in vitro* // Methods in Enzymology / Ed. L. Packer. Academic Press: Orlando, FL, USA, 1984. Vol. 105. P. 121–126.

Amirjani M. R. Effects of cadmium on wheat growth and some physiological factors // Int. J. Forest Soil Erosion. 2012. Vol. 2, no. 1. P. 50–58.

Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction // Annu. Rev. Plant Biol. 2004. Vol. 55. P. 373–399.

Asada K. Production and action of active oxygen species in photosynthetic tissues // Causes of photooxidative stress and amelioration of defense system in plants / Eds. C. H. Foyer, P. Mullineaux. Boca Raton: CRC Press, 1994. P. 77–104.

Babitha M. P., Bhath S. G., Prakasha H. S., Shetty H. S. Different induction of superoxide dismutase in downy mildew-resistant and -susceptible genotypes of pearl millet // Plant Pathol. 2002. Vol. 51. P. 480–486.

Beauchamp C., Fridovich I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels // Anal. Biochem. 1971. Vol. 44. P. 276–287.

Beauchamp C. O., Fridovich I. Isozymes of superoxide dismutase from wheat germ // Biochim. Biophys. Acta. 1973. Vol. 317. P. 50–64.

- Cai Y., Lin L., Cheng W. et al. Genotypic dependent effect of exogenous glutathione on Cd-induced changes in cadmium and mineral uptake and accumulation in rice seedlings (*Oryza sativa*) // Plant Soil Environ. 2010. Vol. 56, no. 11. P. 516–525.
- Chen X., Wang J., Shi Y. et al. Effect of cadmium on growth and photosynthetic activities in pakchoi and mustard // Botanical Studies. 2011. Vol. 52. P. 41–46.
- Cobbett C., Goldsbrough P. Phytochelatins and metallothioneins: roles in heavy metal detoxification and homeostasis // Annu. Rev. Plant Biol. 2002. Vol. 53. P. 159–182.
- Daud M. K., Mei L., Najeed U. et al. In vitro cadmium-induced alterations in growth and oxidative metabolism of upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) // Sci. World J. Vol. 2014, ID 309409. 8 p.
- Dixit V., Pandey V., Shyam R. Differential antioxidative responses to cadmium in roots and leaves of pea (*Pisum sativum* L. cv. Azad) // J. Exp. Bot. 2001. Vol. 52, no. 358. P. 1101–1109.
- Djebali W., Gallusci P., Polge C. et al. Modifications in endopeptidase and 20S proteasome expression and activities in cadmium treated tomato (*Solanum lycopersium* L.) plants // Planta. 2008. Vol. 227. P. 625–639.
- Finkel T., Holbrook N. J. Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing // Nature. 2000. Vol. 408, no. 9. P. 239–247.
- Guo T. R., Zhang G. P., Zhou M. X. et al. Effects of aluminum and cadmium toxicity on growth and antioxidant enzyme activities of two barley genotypes with different Al resistance // Plant Soil. 2004. Vol. 258, no. 1–2. P. 241–248.
- Heath R. L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation // Arch. Biochem. Biophys. 1968. Vol. 125. P. 189–198.
- Heiss S., Wachter A., Bogs J. et al. Phytochelatin synthase (PCS) protein is induced in *Brassica juncea* leaves after prolonged Cd exposure // J. Exp. Bot. 2003. Vol. 54. P. 1833–1839.
- Januškaitienė I., Klepeckas M. The effect of equal Cd and Cu exposure in peat substrate on growth and bioaccumulation of *Hordeum vulgare* // Biologija. 2015. Vol. 61, no. 2. P. 83–93.
- Khan M. A., Samiullah S., Singh S., Nazar R. Activities of antioxidative enzymes, sulphur assimilation, photosynthetic activity and growth of wheat (*Triticum aestivum*) cultivars differing in yield potential under cadmium stress // J. Agron. Crop. Sci. 2007. Vol. 193. P. 435–444.
- Liu H., Zhang J., Christie P., Zhang F. Influence of iron plaque on uptake and accumulation of Cd by rice (*Oryza sativa* L.) seedlings grown in soil // Sci. Total Environ. 2008. Vol. 394. P. 361–368.
- Mac Farlane G. R., Burchett M. D. Photosynthetic pigments and peroxidase activity as indicators of heavy metal stress in the grey mangrove *Avicennia marina* // Mar. Pollut. Bull. 2001. Vol. 42. P. 223–240.
- Maehly A. C., Chance B. The assay of catalase and peroxidase // Meth. Biochem. Anal. 1954. Vol. 1. P. 357–424.
- Mhamdi A., Queval G., Chaouch S. et al. Catalase function in plants: a focus on *Arabidopsis* mutants as a stress-mimic models // J. Exp. Bot. 2010. Vol. 61, no. 15. P. 4197–4220.
- Mittova V., Tal M., Volokita M., Guy M. Up-regulation of the leaf mitochondrial and peroxisomal antioxidative systems in response to salt-induced oxidative stress in the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii* // Plant Cell Environ. 2003. Vol. 26. P. 845–856.
- Namdjoyan S. H., Khavari-Nejad R. A., Bernard F. et al. Antioxidant defense mechanisms in response to cadmium treatments in two safflower cultivars // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 3. С. 403–413.
- Noctor G., Queval G., Mhamdi A. et al. Glutathione // Arabidopsis Book. American Society of plant Biologists, Rockville, MD. 2011. doi: 10.1199/tab.0142
- Nouairi I., Ben Ammar W., Ben Youssef N. et al. Antioxidant defense system in leaves of Indian mustard (*Brassica juncea*) and rape (*Brassica napus*) under cadmium stress // Acta Physiol. Plant. 2009. Vol. 31, no. 2. P. 237–247.
- Paradiso A., Berardino R., de Pinto M. C. et al. Increase in the ascorbate-glutathione metabolism as local and precocious systemic responses induced by cadmium in durum wheat plants // Plant Cell Physiol. 2008. Vol. 49. P. 362–374.
- Pietrini F., Iannelli M. A., Pasqualini S., Massacci A. Interaction of cadmium with glutathione and photosynthesis in developing leaves and chloroplasts of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel // Plant Physiol. 2003. Vol. 133, no. 2. P. 829–937.
- Romero-Puertas M. C., Palma J. M., Gómez M. et al. Cadmium causes the oxidative modification of proteins in pea plants // Plant Cell Environ. 2002. Vol. 25. P. 677–686.
- Smirnoff N. Ascorbic acid: metabolism and functions of a multi-faceted molecule // Curr. Opin. Plant Biol. 2000. Vol. 3. P. 229–235.
- Sneller F. E. C., van Heerwaarden L. M., Koevoets P. L. M. et al. Derivatization of phytochelatin from *Silene vulgaris*, induced upon exposure to arsenate and cadmium: comparison of derivatization with Ellman's reagent and monobromobimane // J. Agric. Food Chem. 2000. Vol. 48. P. 4014–4019.
- Szalai G., Kellos T., Galiba G., Kocsy G. Glutathione as an antioxidant and regulatory molecule in plants under abiotic stress conditions // J. Plant Growth Regul. 2009. Vol. 28. P. 66–80.
- Vanacker H., Carver T. L. W., Foyer C. H. Early H₂O₂ accumulation in mesophyll cells leads to induction of glutathione during the hyper-sensitive response in barley-powdery mildew interaction // Plant Physiol. 2000. Vol. 123. P. 1289–1300.
- Wahid A., Ghani A., Javed F. Effect of cadmium on photosynthesis, nutrition and growth of mungbean // Agron. Sustian. Dev. 2008. Vol. 28. P. 273–280.
- Wu F., Zhang G., Dominy P. Four barley genotypes respond differently to cadmium: lipid peroxidation and activities of antioxidant capacity // Environ. Exp. Bot. 2003. Vol. 50. P. 67–78.
- 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, no. 1. P. 73–79.

Поступила в редакцию 21.04.2016

References

- Batova Yu. V., Kaznina N. M., Laidinen G. F., Titov A. F. Vliyanie svintsya na rost i nekotorye fiziologo-biokhimiicheskie pokazateli rastenii pyreya polzuthego [Effect of lead on growth and some physiological and biochemical parameters of *Elytrigia repens* (L.) Nevski. plants]. Strukturno-funktsional'naya organizatsiya i dinamika rastitel'nogo pokrova: mater. Vseros. nauchn. kohf. s mezh. uchastiem (Samara, 30–31 yanv. 2015 g.) [Structural and Functional Organization and Dynamics of Vegetation Cover: Proceedings of All-Russian Scientific Conference with International Participation (Samara, Jan. 30–31, 2015)]. Samara, 2015. P. 204–209.
- Chirkova T. V. Kletochnye membrany i ustoichivost' rastenii k stressovym vozdeistviyam [Cell membranes and plants tolerance to stress]. *Sorosovskii obraz. zurn.* [Soros Educational Journal]. 1997. No. 9. P. 12–14.
- Elistratova D. B. Zlakovye rasteniya pridorozhnykh polos Nizhnego Novgoroda [Cereal plants on roadsides of Nizhny Novgorod]. *Vestn. Nizhegorodskogo un-ta. Ser. Biologiya* [Vestnik of Lobachevsky Un. of Nizhny Novgorod. Biology Series]. 2008. No. 4. P. 82–85.
- Garifzyanov A. R., Zhukov N. N., Ivanishchev V. V. Obrazovanie i fiziologicheskie reaktsii aktivnykh form kisloroda v kletkakh rastenii [Formation and physiological responses of reactive oxygen species in plant cells]. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya* [Modern Problems of Science and Education]. 2011. No. 2. URL: <http://www.science-education.ru/96-4600> (accessed: 03.04.2016).
- Kaznina N. M., Titov A. F., Batova Yu. V. Soderzhanie neproteinovykh tiolov v kletkakh kornja dikorastushchikh zlakov pri deistvii kadmiya i svintsya [Non-protein thiols content in root cells of wild perennial grasses (*Phleum pratense* L. and *Elytrigia repens* L.) treated with cadmium and lead]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. of KarRC of RAS]. 2014. No. 5. P. 182–187.
- Kolupaev Yu. E. Aktivnye formy kisloroda v rasteniyakh pri deistvii stressorov: obrazovanie i vozmozhnye funktsii [Reactive oxygen species in plants under stress factors: formation and possible functions]. *Vestn. Khar'kovskogo nats. agrarn. un-ta. Ser. Biologiya* [Bulletin of Kharkiv National Agricultural University. Biology Series]. 2007. Vol. 3. P. 6–26.
- Kolupaev Yu. E., Yastreb T. O. Fiziologicheskie funktsii neenzimatischeskikh antioksidantov rastenii [Physiological functions of non-enzymatic antioxidants of plants]. *Vestn. Khar'kovskogo nats. agrarn. un-ta. Ser. Biologiya* [Bulletin of Kharkiv National Agricultural University. Biology Series]. 2015. Vol. 2 (35). P. 6–25.
- Krasnovskii A. A. ml. Fotodinamicheskoe deistvie i singletnyi kislorod [Photodynamic action and singlet oxygen]. *Biofizika* [Biophysics]. 2004. Vol. 49. P. 305–321.
- Kreslavsky V. D., Los D. A., Allakhverdiev S. I., Kuznetsov V. V. Signaling role of reactive oxygen species in plants under stress. *Russ. J. Plant Physiol.* 2012. Vol. 59. P. 141–154.
- Kudojarova G. R., Dedov A. V., Farkhutdinov R. G., Veselova S. V. Peredacha signalov i bystraya stressovaya reaktsiya rastenii [Transmission of signals and rapid stress response of plants]. *Vestn. Nizhegorodskogo un-ta. Ser. Biologiya* [Vestnik of Lobachevsky Un. of Nizhny Novgorod. Biology Series]. 2001. P. 85–87.
- Merzljak M. N. Aktivirovannyi kislorod i okislitel'nye protsessy v membranakh rastitel'nykh kletok [Activated oxygen and oxidation processes in plant cells membranes]. *Itogi nauki i tekhniki. Ser. Fiziologiya rastenii* [Results in Science and Technology. Plant Physiology]. Moscow: VINITI, 1989. Vol. 6. 168 p.
- Polesskaja O. G. Rastitel'naja kletka i aktivnye formy kisloroda: uchebnoe posobie [Plant cells and reactive oxygen species: study guide]. Ed. I. P. Ermakov. Moscow: KDU, 2007. 140 p.
- Seregin I. V., Ivanov V. B. Physiological aspects of cadmium and lead toxic effects on higher plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 2001. Vol. 48, no. 4. P. 523–544.
- Shlyk A. A. Opreделение khlorofillov i karotinoidov v ekstraktakh zelenykh list'ev [Determination of chlorophylls and carotenoids in green leaves extracts]. *Biologicheskie metody v fiziologii rastenii* [Biological Methods for Plant Physiology]. Moscow: Nauka, 1971. P. 154–170.
- Titov A. F., Kaznina N. M., Talanova V. V. Tjazhelye metally i rasteniya [Heavy metals and plants]. Ed. N. N. Nemova. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2014. 194 p.
- Tolpygina A. F. Rol' glutationa v sisteme antioksidantnoi zashity (obzor) [Role of glutathione in an antioxidant defense system (a review)]. *Byull. VSNTS SO RAMN* [Bulletin of the East Siberian Scientific Center SB RAMS]. 2012. No. 2 (84), Part. 2. P. 178–180.
- Aebi H. E. Catalase *in vitro*. *Methods in Enzymology*. Ed. L. Packer. Academic Press: Orlando, FL, USA, 1984. Vol. 105. P. 121–126.
- Amirjani M. R. Effects of cadmium on wheat growth and some physiological factors. *Int. J. Forest Soil Erosion*. 2012. Vol. 2, no. 1. P. 50–58.
- Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2004. Vol. 55. P. 373–399.
- Asada K. Production and action of active oxygen species in photosynthetic tissues. Causes of photooxidative stress and amelioration of defense system in plants. Eds. C. H. Foyer, P. Mullineaux. Boca Raton: CRC Press. 1994. P. 77–104.
- Babitha M. P., Bhath S. G., Prakasha H. S., Shetty H. S. Different induction of superoxide dismutase in downy mildew-resistant and -susceptible genotypes of pearl millet. *Plant Pathol.* 2002. Vol. 51. P. 480–486.
- Beauchamp C., Fridovich I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Anal. Biochem.* 1971. Vol. 44. P. 276–287.
- Beauchamp C. O., Fridovich I. Isozymes of superoxide dismutase from wheat germ. *Biochim. Biophys. Acta.* 1973. Vol. 317. P. 50–64.
- Cai Y., Lin L., Cheng W., Zhang G., Wu F. Genotypic dependent effect of exogenous glutathione on Cd-induced changes in cadmium and mineral uptake and accumulation in rice seedlings (*Oryza sativa*). *Plant Soil Environ.* 2010. Vol. 56, no. 11. P. 516–525.
- Chen X., Wang J., Shi Y., Zhao M. Q., Chi G. Y. Effect of cadmium on growth and photosynthetic activities in pakchoi and mustard. *Botanical Studies.* 2011. Vol. 52. P. 41–46.

- Cobbett C., Goldsbrough P. Phytochelatin and metallothioneins: roles in heavy metal detoxification and homeostasis. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2002. Vol. 53. P. 159–182.
- Daud M. K., Mei L., Najeeb U., Khan M. A., Deeba F., Raza I., Batool A., Zhu S. J. In vitro cadmium-induced alterations in growth and oxidative metabolism of upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Sci. World J.* Vol. 2014, ID 309409. 8 p.
- Dixit V., Pandey V., Shyam R. Differential antioxidative responses to cadmium in roots and leaves of pea (*Pisum sativum* L. cv. Azad). *J. Exp. Bot.* 2001. Vol. 52, no. 358. P. 1101–1109.
- Djebali W., Gallusci P., Polge C., Boulila L., Galtier N., Raymond P., Chaibi W., Brouquisse R. Modifications in endopeptidase and 20S proteasome expression and activities in cadmium treated tomato (*Solanum lycopersium* L.) plants. *Planta.* 2008. Vol. 227. P. 625–639.
- Finkel T., Holbrook N. J. Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing. *Nature.* 2000. Vol. 408, no. 9. P. 239–247.
- Guo T. R., Zhang G. P., Zhou M. X., Wu F., Chen J. Effects of aluminum and cadmium toxicity on growth and antioxidant enzyme activities of two barley genotypes with different Al resistance. *Plant Soil.* 2004. Vol. 258, no. 1–2. P. 241–248.
- Heath R. L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Arch. Biochem. Biophys.* 1968. Vol. 125. P. 189–198.
- Heiss S., Wachter A., Bogs J., Cobbett C., Rausch T. Phytochelatin synthase (PCS) protein is induced in *Brassica juncea* leaves after prolonged Cd exposure. *J. Exp. Bot.* 2003. Vol. 54. P. 1833–1839.
- Januškaitienė I., Klepeckas M. The effect of equal Cd and Cu exposure in peat substrate on growth and bioaccumulation of *Hordeum vulgare*. *Biologija.* 2015. Vol. 61, no. 2. P. 83–93.
- Khan M. A., Samiullah S., Singh S., Nazar R. Activities of antioxidative enzymes, sulphur assimilation, photosynthetic activity and growth of wheat (*Triticum aestivum*) cultivars differing in yield potential under cadmium stress. *J. Agron. Crop. Sci.* 2007. Vol. 193. P. 435–444.
- Liu H., Zhang J., Christie P., Zhang F. Influence of iron plaque on uptake and accumulation of Cd by rice (*Oryza sativa* L.) seedlings grown in soil. *Sci. Total Environ.* 2008. Vol. 394. P. 361–368.
- Mac Farlane G. R., Burchett M. D. Photosynthetic pigments and peroxidase activity as indicators of heavy metal stress in the grey mangrove *Avicennia marina*. *Mar. Pollut. Bull.* 2001. Vol. 42. P. 223–240.
- Maehly A. C., Chance B. The assay of catalase and peroxidase. *Meth. Biochem. Anal.* 1954. Vol. 1. P. 357–424.
- Mhamdi A., Queval G., Chaouch S., Vanderauwera S., Van Breusegem F., Noctor G. Catalase function in plants: a focus on *Arabidopsis* mutants as a stress-mimic models. *J. Exp. Bot.* 2010. Vol. 61, no. 15. P. 4197–4220.
- Mittova V., Tal M., Volokita M., Guy M. Up-regulation of the leaf mitochondrial and peroxisomal antioxidative systems in response to salt-induced oxidative stress in the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii*. *Plant Cell Environ.* 2003. Vol. 26. P. 845–856.
- Namdjayan S. H., Khavari-Nejad R. A., Bernard F., Nejadstattari T., Shaker H. Antioxidant defense mechanisms in response to cadmium treatments in two safflower cultivars. *Russ. J. Plant. Physiol.* 2011. Vol. 58, no. 3. C. 403–413.
- Noctor G., Queval G., Mhamdi A., Chaouch S., Foyer C. H. Glutathione. *Arabidopsis Book.* American Society of plant Biologists, Rockville, MD. 2011. doi: 10.1199/tab.0142
- Nouairi I., Ben Ammar W., Ben Youssef N., Ben Miled D. D., Ghorbal N. H., Zarrouk M. Antioxidant defense system in leaves of Indian mustard (*Brassica juncea*) and rape (*Brassica napus*) under cadmium stress. *Acta Physiol. Plant.* 2009. Vol. 31, no. 2. P. 237–247.
- Paradiso A., Berardino R., de Pinto M. C., Sanità di Toppi L., Srotelli M. M., Tommasi F., de Gara L. Increase in the ascorbate-glutathione metabolism as local and precocious systemic responses induced by cadmium in durum wheat plants. *Plant Cell Physiol.* 2008. Vol. 49. P. 362–374.
- Pietrini F., Iannelli M. A., Pasqualini S., Massacci A. Interaction of cadmium with glutathione and photosynthesis in developing leaves and chloroplasts of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. *Plant Physiol.* 2003. Vol. 133, no. 2. P. 829–937.
- Romero-Puertas M. C., Palma J. M., Gómez M., Del Río L. A., Sandalio L. M. Cadmium causes the oxidative modification of proteins in pea plants. *Plant Cell Environ.* 2002. Vol. 25. P. 677–686.
- Smirnoff N. Ascorbic acid: metabolism and functions of a multi-faceted molecule. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2000. Vol. 3. P. 229–235.
- Sneller F. E. C., van Heerwaarden L. M., Koevoets P. L. M., Vooijs R., Schat H., Verkleij A. C. Derivatization of phytochelatin from *Silene vulgaris*, induced upon exposure to arsenate and cadmium: comparison of derivatization with Ellman's reagent and monobromobimane. *J. Agric. Food Chem.* 2000. Vol. 48. P. 4014–4019.
- Szalai G., Kellos T., Galiba G., Kocsy G. Glutathione as an antioxidant and regulatory molecule in plants under abiotic stress conditions. *J. Plant Growth Regul.* 2009. Vol. 28. P. 66–80.
- Vanacker H., Carver T. L. W., Foyer C. H. Early H₂O₂ accumulation in mesophyll cells leads to induction of glutathione during the hyper-sensitive response in barley-powdery mildew interaction. *Plant Physiol.* 2000. Vol. 123. P. 1289–1300.
- Wahid A., Ghani A., Javed F. Effect of cadmium on photosynthesis, nutrition and growth of mungbean. *Agron. Sustian. Dev.* 2008. Vol. 28. P. 273–280.
- Wu F., Zhang G., Dominy P. Four barley genotypes respond differently to cadmium: lipid peroxidation and activities of antioxidant capacity. *Environ. Exp. Bot.* 2003. Vol. 50. P. 67–78.
- 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, no. 1. P. 73–79.

Received April 21, 2016

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Казнина Наталья Мстиславовна

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

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

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
тел.: (8142) 769710

Лайдинен Галина Федоровна

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

CONTRIBUTORS:

Kaznina, Natalia

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

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

Titov, Aleksandr

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

Laidinen, Galina

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