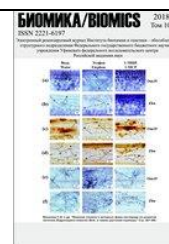




БИОМИКА/BIOMICS

ISSN 2221-6197 <http://biomics.ru>



АДАПТАЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ЛЕКТИНОВ АЗОСПИРИЛЛ, СВЯЗАННЫЙ С ФУНКЦИОНИРОВАНИЕМ СИСТЕМЫ АНТИОКСИДАНТНОЙ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

С.А. Аленькина, В.Е. Никитина

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов Российской академии наук,
410049 Саратов, пр. Энтузиастов, д. 13. E-mail: alenkina_s@ibppm.ru

Резюме

Изучали влияние лектинов двух штаммов ассоциативных азотфиксирующих бактерий рода *Azospirillum* – *A. brasilense* Sp7 (эпифит) и *A. brasilense* Sp245 (эндофит) на активность ферментов антиоксидантного комплекса корней четырехдневных проростков пшеницы при кратковременном (2 ч) гипо- и гипертермическом воздействии. Показано, что оба лектина вызывали увеличение активности пероксидазы, супероксиддисмутазы и уменьшение активности каталазы при действии стрессовых факторов, но временная и концентрационная зависимости отличались. Вероятной причиной различающейся функциональной активности лектинов может быть неодинаковая углеводная специфичность и структура белков. Результаты настоящей работы свидетельствуют об участии лектинов азоспирилл в адаптационных изменениях в корнях проростков пшеницы, что способствует нормальному ходу метаболических процессов и обеспечивает регуляцию взаимодействия растений с азоспириллами при абиотических воздействиях.

Ключевые слова: ризосфера, ассоциативная азотфиксация, азоспириллы, лектины, корни проростков пшеницы, антиоксидантные ферменты, абиотические стрессы

Цитирование: Аленькина С.А., Никитина В.Е. Адаптационный потенциал лектинов Азоспирилл, связанный с функционированием системы антиоксидантной защиты растений. *Биомика*. Т.10(4). С. 351-356. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2018-45

ADAPTATION POTENTIAL OF AZOSPIRILLUM LECTINS LINKED TO THE FUNCTIONING OF THE PLANT ANTIOXIDANT DEFENSE SYSTEM

S.A. Alen'kina, V.E. Nikitina

Institute of Biochemistry and Physiology of Plants and Microorganisms Russian Academy of Sciences.
13 Prospekt Entuziastov, 410049, Saratov, Russia. E-mail: alenkina_s@ibppm.ru

Resume

We examined the effect of the lectins from two *Azospirillum* strains - *A. brasilense* Sp7 (epiphytic strain) and *A. brasilense* Sp245 (endophytic strain) on the activities of antioxidant enzymes in roots of 4-day-old seedlings of wheat under short-term (2 h) hypothermic and hyperthermic stresses. Under all stresses, both lectins increased peroxidase and superoxide dismutase activities and decreased catalase activity, but the periods of effect and the concentrations involved were different. The differences in functional activity between the lectins could be due to the unequal carbohydrate specificity and protein structure. Our results indicate that the *Azospirillum* lectins are implicated in adaptational changes in wheat seedling roots. This

promotes the normal course of metabolism and ensures regulation of the plant-*Azospirillum* interaction under abiotic stress.

Keywords: rhizosphere, associative nitrogen fixation, *Azospirillum*, lectins, wheat seedling roots, antioxidant enzymes, abiotic stresses

Citation: Alen'kina S.A., Nikitina V.E. Adaptation potential of *Azospirillum* lectins linked to the functioning of the plant antioxidant defense system. *Biomics*. V.10(4). С. 351-356. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2018-45 (In Russian)

Ассоциативные азотфиксирующие бактерии рода *Azospirillum* – PGPR (plant growth-promoting rhizobacteria) микроорганизмы, стимулирующие рост растений за счет ряда положительных эффектов [Bhattacharyya, 2012]. Интерес к штаммам *A. brasilense* Sp7 и Sp245 обусловлен тем, что они относятся к наиболее изученному виду азоспирилл и отличаются стратегией поведения в процессе формирования симбиотических отношений [Ramos et al., 2002]. В частности, штамм *A. brasilense* Sp7 был обнаружен только на поверхности корня, в то же время *A. brasilense* Sp245 – единственный штамм, принадлежность которого к эндوفитам строго доказана. Эндوفитные бактерии представляют особый интерес, поскольку они способны мутуалистически жить внутри растительных тканей, что позволяет им по сравнению с другими микроорганизмами в меньшей степени зависеть от внешних факторов среды и одновременно проявлять комплекс хозяйственно полезных свойств [Bhattacharyya, 2012].

Образование азотфиксирующих систем, подобно как и любых других биологических межклеточных взаимодействий, согласно современным представлениям, включает функционирование углеводсвязывающих белков – лектинов. Было показано, что инициация взаимодействия бактерий с корнями происходит по принципу лиганд-рецепторного взаимодействия. Установлено, что со стороны азоспирилл в этом процессе, в числе других факторов, участвуют лектины, находящиеся на поверхности клетки [Никитина и др. (Nikitina et al.), 2005]. С поверхности бактерий *A. brasilense* Sp7 и *A. brasilense* Sp245 были выделены лектины, являющиеся гликопротеинами с различными молекулярными массами и углеводной специфичностью. Было показано, что лектины азоспирилл являются полифункциональными молекулами [Никитина и др. (Nikitina et al.), 2005].

Экстремальные температуры являются одним из важнейших факторов внешней среды,

воздействующих на растения, поэтому изучение механизмов толерантности и адаптации высших растений имеет большое научное и практическое значение. К настоящему времени выявлена группа неспецифических реакций на воздействие неблагоприятных факторов [Тарчевский (Tarchevskij), 2001]. При этом показано, что одним из самых ранних эффектов является окислительный стресс, обусловленный накоплением активных форм кислорода (АФК). Для защиты от него в растениях существует антиоксидантная система, состоящая из ферментов – супероксиддисмутазы, каталазы, некоторых пероксидаз [Devraj, 2006].

Несмотря на имеющиеся сведения о том, что азоспириллы способны изменять активность антиоксидантных ферментов в растениях при различных абиотических стрессах [Bhattacharyya, 2012], механизмы этого процесса изучены недостаточно.

Цель нашей работы состояла в выявлении способности лектинов *A. brasilense* Sp7 и *A. brasilense* Sp245 оказывать регулирующее влияние на активность пероксидазы, каталазы и супероксиддисмутазы в корнях проростков пшеницы в условиях кратковременной гипо- и гипертермии.

В результате проведенных нами опытов было установлено, что в варианте комбинированного воздействия лектинов *A. brasilense* Sp7 и *A. brasilense* Sp245 с гипо- и гипертермией происходило увеличение активности пероксидазы в корнях проростков пшеницы. Как для гипо-, так и для гипертермического стресса картина была аналогичной. Активность фермента в случае с лектином *A. brasilense* Sp7 возрастала после 30-минутной экспозиции с корнями, затем постепенно сравнивалась с уровнем активности фермента при воздействии одним лектином. Повышение активности было отмечено для всех концентраций лектина этого штамма и имело пикообразный характер с максимумом для концентрации 20 мкг/мл (таблица 1).

В случае с лектином *A. brasilense* Sp245 увеличение активности наблюдалось после 60-минутной экспозиции с корнями и происходило пропорционально росту концентрации лектина (таблица 2).

Необходимо отметить, что в варианте с корнями проростков, подвергшихся гипо-, гипертермическому стрессу и в варианте с корнями, обработанными одними лектинами также происходило повышение активности пероксидазы, но в варианте с синергическим воздействием лектинов и стрессовых факторов уровень был выше (таблица 1).

Рассмотрение антиоксидантной системы невозможно без оценки функционирования фермента детоксикации образовавшейся H₂O₂-каталазы. Изучение воздействия изучаемых лектинов на корни проростков пшеницы приводило к снижению активности каталазы. В тоже время в корнях проростков, подвергшихся

гипо-, гипертермическому стрессу происходило повышение активности фермента. Совместное воздействие изучаемых лектинов и гипотермии на корни проростков пшеницы приводило к уменьшению активности фермента. Временная и концентрационная зависимости были идентичные варианту с обработкой одними лектинами, но в случае стрессового воздействия эффект лектинов был выше. В обоих случаях уже через 15 минут после воздействия лектинов на корни проростков растений происходило максимальное ингибирование активности фермента, которое продолжалось еще после 30 мин, затем происходило плавное снижение эффекта и к часу инкубации лектинов с корнями она достигала уровня воздействия одними лектинами. Для обоих лектинов при указанной экспозиции максимальный эффект был зафиксирован при концентрации 5 мкг/мл.

Таблица 1.

Влияние лектина *Azospirillum brasilense* Sp7 на активность пероксидазы, каталазы и СОД корней проростков пшеницы при 5°C, 42°C. Результаты представлены как средние арифметические значения со стандартной ошибкой ($n = 3$). Все различия достоверны ($p < 0.05$). Контроль - корни (100 %)

Обработка	Время воздействия, мин							
	15		30		60		120	
	5°C	42°C	5°C	42°C	5°C	42°C	5°C	42°C
пероксидаза								
контроль ед/г сырой массы	3.0	4.5	3.4	5.0	3.8	5.3	4.0	5.6
5 мкг/мл	95 ± 2	96 ± 2	150 ± 2	112 ± 2	104 ± 2	98 ± 4	100 ± 2	98 ± 3
10 мкг/мл	96 ± 3	97 ± 3	170 ± 4	150 ± 4	98 ± 3	97 ± 2	98 ± 4	99 ± 3
20 мкг/мл	97 ± 2	95 ± 2	200 ± 4	210 ± 2	110 ± 3	109 ± 3	100 ± 2	100 ± 2
40 мкг/мл	100 ± 5	98 ± 2	180 ± 2	200 ± 2	97 ± 2	114 ± 2	101 ± 3	100 ± 2
каталаза								
контроль ед/г сырой массы	10	15	15	20	20	23	22	25
5 мкг/мл	52 ± 2	45 ± 2	65 ± 3	55 ± 3	94 ± 3	80 ± 3	100 ± 3	96 ± 3
10 мкг/мл	60 ± 3	56 ± 4	76 ± 4	65 ± 2	100 ± 4	87 ± 2	100 ± 4	100 ± 4
20 мкг/мл	80 ± 3	94 ± 3	82 ± 2	95 ± 4	100 ± 2	100 ± 4	100 ± 3	100 ± 2
40 мкг/мл	85 ± 2	93 ± 2	90 ± 3	95 ± 3	95 ± 3	100 ± 3	98 ± 2	98 ± 3
СОД								
контроль ед/г сырой массы	0.8	1.0	1.5	2.0	2.0	3.2	2.4	4.0
5 мкг/мл	102 ± 3	100 ± 3	100 ± 3	105 ± 3	110 ± 2	115 ± 3	100 ± 4	100 ± 3
10 мкг/мл	96 ± 2	100 ± 2	96 ± 4	110 ± 4	140 ± 3	160 ± 4	100 ± 4	100 ± 3
20 мкг/мл	101 ± 4	100 ± 4	101 ± 3	110 ± 2	170 ± 4	120 ± 4	104 ± 3	95 ± 2
40 мкг/мл	100 ± 3	100 ± 2	98 ± 2	103 ± 3	120 ± 3	110 ± 3	106 ± 2	96 ± 3

Таблица 2.

Влияние лектина *Azospirillum brasilense* Sp245 на активность пероксидазы, каталазы и СОД корней проростков пшеницы при 5°C, 42°C. Результаты представлены как средние арифметические значения со стандартной ошибкой ($n = 3$). Все различия достоверны ($p < 0.05$). Контроль - корни (100 %)

Обработка	Время воздействия, мин							
	15		30		60		120	
	5°C	42°C	5°C	42°C	5°C	42°C	5°C	42°C
пероксидаза								
контроль ед/г сырой массы	3.0	4.5	3.4	5.0	3.8	5.3	4.0	5.6
5 мкг/мл	95 ± 2	96 ± 2	104 ± 4	98 ± 2	130 ± 5	120 ± 2	100 ± 3	98 ± 3
10 мкг/мл	100 ± 3	97 ± 3	98 ± 2	97 ± 3	155 ± 3	170 ± 3	98 ± 4	99 ± 4
20 мкг/мл	95 ± 2	95 ± 4	110 ± 5	109 ± 4	200 ± 2	220 ± 4	100 ± 2	100 ± 2
40 мкг/мл	100 ± 5	98 ± 3	97 ± 2	114 ± 5	270 ± 3	240 ± 3	101 ± 3	100 ± 3
каталаза								
контроль ед/г сырой массы	10	15	15	20	20	23	22	25
5 мкг/мл	52 ± 3	45 ± 3	65 ± 2	55 ± 2	94 ± 2	80 ± 2	100 ± 5	96 ± 2
10 мкг/мл	60 ± 2	56 ± 2	76 ± 3	65 ± 4	100 ± 5	87 ± 3	101 ± 3	97 ± 3
20 мкг/мл	80 ± 4	94 ± 3	82 ± 2	95 ± 3	100 ± 2	100 ± 4	98 ± 2	100 ± 2
40 мкг/мл	85 ± 3	93 ± 4	90 ± 2	95 ± 3	95 ± 3	100 ± 3	98 ± 3	100 ± 5
СОД								
контроль ед/г сырой массы	0.8	1.0	1.5	2.0	2.0	3.2	2.4	4.0
5 мкг/мл	100 ± 3	100 ± 3	100 ± 3	98 ± 3	100 ± 4	170 ± 3	100 ± 2	100 ± 4
10 мкг/мл	100 ± 3	100 ± 2	110 ± 2	105 ± 2	180 ± 5	140 ± 4	98 ± 2	98 ± 2
20 мкг/мл	100 ± 2	100 ± 4	110 ± 4	103 ± 5	140 ± 5	105 ± 6	105 ± 3	100 ± 3
40 мкг/мл	100 ± 2	100 ± 3	110 ± 3	100 ± 2	110 ± 2	100 ± 2	106 ± 3	98 ± 4

Table 1. Effect of the *Azospirillum brasilense* Sp7 lectin on the activities of peroxidase, catalase, and SOD in wheat seedling roots at 5°C and 42°C. Results are expressed as mean ± SE ($n = 5$). All differences significant ($p < 0.05$). Control: roots (100 %)

Treatment	Exposure time (min)							
	15		30		60		120	
	5°C	42°C	5°C	42°C	5°C	42°C	5°C	42°C
Peroxidase								
control U _g ⁻¹ wet weight	3.0	4.5	3.4	5.0	3.8	5.3	4.0	5.6
5 µg mL ⁻¹	95 ± 2	96 ± 2	150 ± 2	112 ± 2	104 ± 2	98 ± 4	100 ± 2	98 ± 3
10 µg mL ⁻¹	96 ± 3	97 ± 3	170 ± 4	150 ± 4	98 ± 3	97 ± 2	98 ± 4	99 ± 3
20 µg mL ⁻¹	97 ± 2	95 ± 2	200 ± 4	210 ± 2	110 ± 3	109 ± 3	100 ± 2	100 ± 2
40 µg mL ⁻¹	100 ± 5	98 ± 2	180 ± 2	200 ± 2	97 ± 2	114 ± 2	101 ± 3	100 ± 2
Catalase								
control U _g ⁻¹ wet weight	10	15	15	20	20	23	22	25
5 µg mL ⁻¹	52 ± 2	45 ± 2	65 ± 3	55 ± 3	94 ± 3	80 ± 3	100 ± 3	96 ± 3
10 µg mL ⁻¹	60 ± 3	56 ± 4	76 ± 4	65 ± 2	100 ± 4	87 ± 2	100 ± 4	100 ± 4
20 µg mL ⁻¹	80 ± 3	94 ± 3	82 ± 2	95 ± 4	100 ± 2	100 ± 4	100 ± 3	100 ± 2
40 µg mL ⁻¹	85 ± 2	93 ± 2	90 ± 3	95 ± 3	95 ± 3	100 ± 3	98 ± 2	98 ± 3
SOD								
control U _g ⁻¹ wet weight	0.8	1.0	1.5	2.0	2.0	3.2	2.4	4.0
5 µg mL ⁻¹	102 ± 3	100 ± 3	100 ± 3	105 ± 3	110 ± 2	115 ± 3	100 ± 4	100 ± 3
10 µg mL ⁻¹	96 ± 2	100 ± 2	96 ± 4	110 ± 4	140 ± 3	160 ± 4	100 ± 4	100 ± 3
20 µg mL ⁻¹	101 ± 4	100 ± 4	101 ± 3	110 ± 2	170 ± 4	120 ± 4	104 ± 3	95 ± 2
40 µg mL ⁻¹	100 ± 3	100 ± 2	98 ± 2	103 ± 3	120 ± 3	110 ± 3	106 ± 2	96 ± 3

Table 2 Effect of the *Azospirillum brasilense* Sp245 lectin on the activities of peroxidase, catalase, and SOD in wheat seedling roots at 5°C and 42°C. Results are expressed as mean ± SE (n = 5).

All differences significant (p < 0.05). Control: roots (100 %).

Treatment	Exposure time (min)							
	15		30		60		120	
	5°C	42°C	5°C	42°C	5°C	42°C	5°C	42°C
Peroxidase								
control Ug ⁻¹ wet weight	3.0	4.5	3.4	5.0	3.8	5.3	4.0	5.6
5 µg mL ⁻¹	95 ± 2	96 ± 2	104 ± 4	98 ± 2	130 ± 5	120 ± 2	100 ± 3	98 ± 3
10 µg mL ⁻¹	100 ± 3	97 ± 3	98 ± 2	97 ± 3	155 ± 3	170 ± 3	98 ± 4	99 ± 4
20 µg mL ⁻¹	95 ± 2	95 ± 4	110 ± 5	109 ± 4	200 ± 2	220 ± 4	100 ± 2	100 ± 2
40 µg mL ⁻¹	100 ± 5	98 ± 3	97 ± 2	114 ± 5	270 ± 3	240 ± 3	101 ± 3	100 ± 3
Catalase								
control Ug ⁻¹ wet weight	10	15	15	20	20	23	22	25
5 µg mL ⁻¹	52 ± 3	45 ± 3	65 ± 2	55 ± 2	94 ± 2	80 ± 2	100 ± 5	96 ± 2
10 µg mL ⁻¹	60 ± 2	56 ± 2	76 ± 3	65 ± 4	100 ± 5	87 ± 3	101 ± 3	97 ± 3
20 µg mL ⁻¹	80 ± 4	94 ± 3	82 ± 2	95 ± 3	100 ± 2	100 ± 4	98 ± 2	100 ± 2
40 µg mL ⁻¹	85 ± 3	93 ± 4	90 ± 2	95 ± 3	95 ± 3	100 ± 3	98 ± 3	100 ± 5
SOD								
control Ug ⁻¹ wet weight	0.8	1.0	1.5	2.0	2.0	3.2	2.4	4.0
5 µg mL ⁻¹	100 ± 3	100 ± 3	100 ± 3	98 ± 3	100 ± 4	170 ± 3	100 ± 2	100 ± 4
10 µg mL ⁻¹	100 ± 3	100 ± 2	110 ± 2	105 ± 2	180 ± 5	140 ± 4	98 ± 2	98 ± 2
20 µg mL ⁻¹	100 ± 2	100 ± 4	110 ± 4	103 ± 5	140 ± 5	105 ± 6	105 ± 3	100 ± 3
40 µg mL ⁻¹	100 ± 2	100 ± 3	110 ± 3	100 ± 2	110 ± 2	100 ± 2	106 ± 3	98 ± 4

В условиях гипертермии наблюдалась картина, аналогичная случаю с гипотермическим воздействием. Было отмечено уменьшение активности фермента с обоими лектинами с максимальными значениями при той же концентрации. При гипотермии для всех изучаемых концентраций обоих лектинов было отмечено увеличение активности СОД после часа инкубации с корнями проростков. Наибольший эффект был отмечен для лектина *A. brasilense* Sp7 при концентрации - 20 мкг/мл и для *A. brasilense* Sp245 - при 10 мкг/мл (таблица 1 и 2). При гипертермии наблюдалась аналогичная картина, т.е. происходило активирование ферментативной активности после часа инкубирования лектинов с корнями. Для лектина *A. brasilense* Sp7 наибольший эффект был отмечен при концентрации - 10 мкг/мл и для *A. brasilense* Sp245 - при 5 мкг/мл. Необходимо отметить, что как в варианте обработки одними лектинами, так и при совместном воздействии лектинов и стрессов наблюдалась идентичная концентрационная зависимость, но повышение активности фермента в случае обработки только лектинами происходило позже, а именно после 2 ч инкубации с корнями проростков.

Полученные результаты продемонстрировали различия регулирующей активности лектинов *A. brasilense* Sp7 и Sp245 в отношении ферментов, что согласуется с ранее

полученными результатами [Аленкина, Никитина, 2017]. Эффект для лектина *A. brasilense* Sp245 во всех вариантах проявлялся в большей степени, чем для лектина Sp7. Вероятной причиной различной функциональной активности лектинов может быть различная углеводная специфичность, структурные различия белков [Никитина и др., 2005; Шелудько и др., 2009], и как следствие, различное взаимодействие с поверхностью растительной клетки, что является определяющим фактором для включения последующих этапов.

Результаты настоящей работы свидетельствуют о том, что лектины азоспирилл могут участвовать в адаптации и вызывать индукцию защитных механизмов растений, что в сочетании с ростстимулирующим эффектом бактерий, способствует формированию устойчивости и повышению продуктивности растений.

Литература

1. Аленкина С.А., Матора Л.Ю., Никитина В.Е. Оценка влияния лектинов азоспирилл на уровень цАМФ в растительной клетке // Микробиология. 2010. Т. 79. № 6. С. 856–858.
2. Никитина В.Е. Лектины клеточной поверхности азоспирилл и их роль в ассоциативных взаимоотношениях с растениями // Молекулярные основы взаимоотношений ассоциативных

- микроорганизмов с растениями / Под ред. В.В. Игнатова. – М.: Наука, 2005. С. 70–97.
3. Тарчевский И.А. Метаболизм растений при стрессе / И.А. Тарчевский – Казань: Фэн, 2001. 448 с.
 4. Шелудько А.В., Пономарева Е.Г., Варшаломидзе О.Э., Ветчинкина Е.И., Кацы Е.И., Никитина В.Е. Гемагглютинирующая активность и подвижность бактерий *Azospirillum brasilense* в присутствии разных источников азота // Микробиология. 2009. № 6. С. 749–756.
 5. Alen'kina S.A., Nikitina V.E. (2017) Change in the ratio of the activities of different types of proteases and their inhibitors in plant roots exposed to *Azospirillum* lectins. *J. Plant Regulation* 381:337–349. doi: 10.1007/s00344-016-9658-2
 6. Bhattacharyya P.N., Jha D.K. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture // *World J. Microbiol. Biotechnol.* 2012. V. 28. P. 1327–1350. doi: 10.1007/s11274-011-0979-9
 7. Ramos I., Esteban E., Lucena J.J., Gárate A. Cadmium uptake and subcellular distribution in plants *Latuca* sp. Cd–Mn interaction // *Plant Sci.* 2002. V. 162. P. 761–767. doi: 10.1016/S0168-9452(02)00017-1
 1. Alen'kina S.A., Matora L.YU., Nikitina V.E. Otsenka vliyaniya lektinov azospirill na uroven' tsAMF v rastitel'noj kletke. *Mikrobiologiya.* 2010. T. 79. №. 6. S. 856–858. [Evaluation of the effect of *Azospirillum* lectins on cAMP level in plant cell - In Russian]. doi:10.1134/S0026261710060202
 2. Alen'kina S.A., Nikitina V.E. (2017) Change in the ratio of the activities of different types of proteases and their inhibitors in plant roots exposed to *Azospirillum* lectins. *J. Plant Regulation.* V.381. P.337–349. doi: 10.1007/s00344-016-9658-2
 3. Bhattacharyya P.N., Jha D.K. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 2012. V. 28. P. 1327–1350. doi:10.1007/s11274-011-0979-9
 4. Nikitina V.E., Ponomareva E.G., Alen'kina S.A. In: “Molekulyarnye osnovy vzaimootnoshenii assotsiativnykh mikroorganizmov s rasteniyami”, Moskva: Izd-vo “Nauka”, 2005. S. 70–97 (262 s). [Lectins of the cell surface of azospirills and their role in associative relationships with plants. In: Molecular basis of the relationship of associative microorganisms with plants - In Russian].
 5. Ramos I., Esteban E., Lucena J.J., Gárate A. Cadmium uptake and subcellular distribution in plants *Latuca* sp. Cd–Mn interaction. *Plant Sci.* 2002. V. 162. P. 761–767. doi:https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00017-1
 6. Shelud'ko A.V., Ponomareva E.G., Varshalomidze O.E., Vetchinkina E.I., Katsy E.I., Nikitina V.E. Gemagglutiniruyushchaya aktivnost' i podvizhnost' bakteriy *Azospirillum brasilense* v prisutstvii raznykh istochnikov azota. *Mikrobiologiya.* 2009. T. 78. №. 6. S. 749–756. [Hemagglutinating activity and mobility of *Azospirillum brasilense* bacteria in the presence of different nitrogen sources - In Russian]. doi:10.1134/S0026261709060058
 7. Tarchevskij I.A. Metabolizm rastenij pri stresse, Kazan': Fehn, 2001. 448 s. [Metabolism of plants under stress - In Russian].

References