

Перекисное окисление липидов в клетках растений в условиях загрязнения среды тяжёлыми металлами

© 2020. А. С. Петухов, магистрант, Н. А. Хритохин, к. х. н., профессор,
Г. А. Петухова, д. б. н., профессор, Т. А. Кремлева, д. х. н., профессор,
Тюменский государственный университет,
625003, Россия, г. Тюмень, ул. Володарского, д. 6,
e-mail: revo251@mail.ru

Работа выполнена с использованием модельного эксперимента с загрязнением торфа и минерального субстрата ионами тяжёлых металлов (Cu^{2+} , Zn^{2+} , Fe^{2+} , Mn^{2+} , Pb^{2+} , Cd^{2+}). Транслокация металлов из минерального субстрата в растения оказалась более выраженной. При совместном внесении поллютантов наблюдались эффекты антагонизма ($\text{Cu}+\text{Zn}$, $\text{Fe}+\text{Mn}$, $\text{Pb}+\text{Cd}$ в минеральном субстрате) и синергизма ($\text{Pb}+\text{Cd}$ в органогенном субстрате) по уровню аккумуляции металлов растениями. Показано, что проростки овса успешно справляются со стрессом, вызванным загрязнением торфа Fe, Mn, Pb и Cd, что нашло отражение в снижении содержания диеновых конъюгатов и оснований Шиффа в клетках. В опыте с минеральным субстратом уровень продуктов перекисного окисления липидов в клетках выше, внесение Cu, Zn, Fe и Pb в субстрат провоцировало усиление процессов окисления в клетках. Отношение диеновых конъюгатов к основаниям Шиффа снижалось при накоплении овсом Cu, Zn, Pb и Cd и повышалось при аккумуляции Fe и Mn. Соотношение первичных и конечных продуктов перекисного окисления липидов рекомендуется использовать как показатель повреждаемости и устойчивости растений в ответ на стресс.

Ключевые слова: тяжёлые металлы, овёс посевной, перекисное окисление липидов, транслокация.

Lipid peroxidation in plants cells under conditions of environmental heavy metal contamination

© 2020. A. S. Petukhov ORCID: 0000-0003-2906-174X³
N. A. Kritokhin ORCID: 0000-0002-8157-8677³
G. A. Petukhova ORCID: 0000-0003-0580-2283³
T. A. Kremleva ORCID: 0000-0001-9229-4912³
University of Tyumen,
6, Volodarskogo St., Tyumen, Russia, 625003,
e-mail: revo251@mail.ru

The investigation was conducted with the implementation of the model experiment of organogenic and mineral substrate contamination by heavy metals (Cu, Zn, Fe, Mn, Pb, Cd). It was discovered that metal translocation from contaminated substrate to the cultivated oat was more expressed in the mineral substrate. When pollutants were combined in substrate effects of antagonism ($\text{Cu}+\text{Zn}$, $\text{Fe}+\text{Mn}$, $\text{Pb}+\text{Cd}$ in mineral substrate) and synergism ($\text{Pb}+\text{Cd}$ in organogenic substrate) by the plant accumulation were obtained. The maximum concentration of examined metals was registered in the roots of oat. Oat successfully handled the stress from organogenic substrate pollution by Fe, Mn, Pb and Cd, which reflected in the reducing of diene conjugates and Schiff bases in cells. This result can be explained by the activation of antioxidant systems in the oat. In the experiment with mineral substrate concentration of lipid peroxidation products in cells was higher, treatment with Cu, Zn, Fe and Pb provoked oxidation in cells. The correlation between Pb content in the oat and lipid peroxidation products concentration was observed. The ratio of diene conjugates to Schiff bases declined when oat was treated with Cu, Zn, Pb and Cd and rose in treatment by Fe and Mn. That result was assigned to the difference in stability of various complex substances of heavy metals with intermediate lipid peroxidation products and Schiff bases. It is recommended to use the ratio of diene conjugates to Schiff bases as the index of damageability and persistence of plants in the response to stress.

Keywords: heavy metals, cultivated oat, lipid peroxidation, translocation.

Пути миграции тяжёлых металлов (ТМ) в окружающей среде многочисленны. Металлы могут активно поглощаться и накапливаться растениями в количествах, превышающих необходимость в них, и по пищевым цепям поступать в организм человека [1, 2]. Опасность ТМ усугубляется ещё наличием кумулятивного действия [3, 4]. Тяжёлые металлы подавляют рост растений путём снижения интенсивности клеточных делений, а также нарушением растяжения клеток [1, 5].

Одним из важнейших процессов повреждения клеток является перекисное окисление липидов (ПОЛ). Оно провоцируется активными формами кислорода (АФК) – супероксидного анион радикала ($\cdot\text{O}_2^-$), синглетной формы кислорода ($^1\text{O}_2$), гидроксильного радикала ($\cdot\text{OH}$), перекиси водорода (H_2O_2) или свободными радикалами $\cdot\text{NO}_2$, $\cdot\text{RO}$, $\cdot\text{ROO}$ [6, 7]. Основными генераторами АФК являются хлоропласты, митохондрии и пероксисомы [8].

Основными причинами возникновения окислительного стресса в клетках растений в присутствии ТМ являются: ингибирующее действие их ионов на скорость электронного транспорта на мембранах хлоропластов и митохондрий, изменения в структуре антиоксидантных ферментов, а также замена в молекуле необходимых ионов металлов на токсичные ионы, что приводит к снижению их активности [1, 5, 9]. Кроме того, сообщалось, что ТМ способны активировать липоксигеназу [8]. Наконец, в присутствии ТМ уменьшается содержание антиоксидантных неферментных соединений, таких как глутатион. Металлы переменной валентности могут катализировать процесс ПОЛ, участвуя в образовании свободных радикалов путём отдачи электрона. Также они могут принимать участие в цикле Габера-Вейса и генерировать АФК [5, 8].

Процесс ПОЛ является цепной реакцией. Первичными продуктами ПОЛ являются диеновые конъюгаты:



Конечными продуктами ПОЛ являются основания Шиффа (азометины). Азометины имеют общую формулу $\text{R}_1\text{R}_2\text{C}=\text{N}-\text{R}_3$ [10]. Развитие процессов ПОЛ приводит к увеличению проницаемости липидного бислоя, электрическому пробое мембран, потере мембраной её барьерных функций и гибели клетки [9, 10].

Целью исследования стало изучение содержания продуктов ПОЛ в клетках овса посевного (*Avena sativa* L.) в условиях загрязнения среды ТМ (Cu, Zn, Fe, Mn, Pb, Cd).

Материалы и методы исследования

Материалом для исследований стали проростки овса посевного после проведения 14-суточного эксперимента. Среди ТМ выбрали пары элементов: Cu, Zn; Fe, Mn; Pb и Cd. При проведении экспериментов использовали кристаллогидраты сульфатов ТМ: $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, $\text{MnSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, $3\text{CdSO}_4 \cdot 8\text{H}_2\text{O}$ и ацетат свинца: $\text{Pb}(\text{CH}_3\text{COO})_2 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$. Выбор ацетата свинца связан с его растворимостью в воде, в отличие от сульфата. Сульфат-ионы, в отличие от хлоридов и нитратов, являются более инертными, и не вызывают существенных пагубных или стимулирующих эффектов.

Для выращивания растений использовали органогенный субстрат (торфосодержащий грунт) и минеральный субстрат (отмытый речной песок). Загрязнение субстратов Cu, Zn и Mn проводилось на уровне двух предельно допустимых концентраций (ПДК) по валовому содержанию этих элементов в почве (ПДК: Cu – 55 мг/кг, Zn – 100 мг/кг, Mn – 1500 мг/кг). Для Fe, в силу отсутствия такого норматива, было решено вносить его в количестве, равном количеству Mn. Вносимые количества Pb и Cd были установлены на уровне двух ориентировочно допустимых концентраций (ОДК) по валовому содержанию этих металлов в почве (260 мг/кг для Pb и 4 мг/кг для Cd). Выбор ОДК обусловлен тем, что фоновые содержания свинца в почвах часто превышают установленное значение ПДК в 30 мг/кг [2], а значение ПДК для Cd не установлено. Навески сульфатов (в пересчёте на количество элемента) тщательно перемешивали с субстратом, а затем помещали в них семена овса. В таблице 1 отображены варианты эксперимента и концентрации вносимых загрязнителей (контроль в таблице не приведён в связи с отсутствием поллютантов).

Каждый вариант опыта проводили в 10 повторностях, в каждой повторности было 30 семян овса. Объём пластиковой ёмкости для выращивания растений составлял 0,5 дм³. Влажность субстрата составляла 30%. Растения росли в равных условиях по освещённости (10 000 люкс) и температуре 25 °С.

Элементный анализ тканей овса на содержание Pb и Cd проводили с использованием атомно-абсорбционного спектрофотометра «ContrAA 700» фирмы AnalyticJena (электротермическая и пламенная атомизация) путём растворения золы растений в 5М HNO_3 . Определение продуктов ПОЛ – диеновых конъюгатов

Таблица 1 / Table 1
Концентрации вносимых загрязнителей в модельных экспериментах
Concentrations of pollutants in model experiments

Тип субстрата Substrate type	Вариант опыта Test group	Модельное загрязнение, мг/кг Model pollution, mg/kg					
		эксперимент I experiment I		эксперимент II experiment II		эксперимент III experiment III	
		Cu	Zn	Mn	Fe	Pb	Cd
Органогенный Organogenic	O1	110	–	3000	–	260	–
	O2	–	200	–	3000	–	4
	O3	110	200	3000	3000	260	4
Минеральный Mineral	O1	110	–	3000	–	260	–
	O2	–	200	–	3000	–	4
	O3	110	200	3000	3000	260	4

Примечание: O1, O2 – вариант опыта, где вносился только один исследуемый металл; O3 – вариант совместного действия двух металлов; прочерк указывает отсутствие загрязнителя.

Note: O1, O2 – test groups, where only one examined metal was applied; O3 – test group of combined effect from two heavy metals; dash indicates absence of pollutants.

и оснований Шиффа проводили в экстракте гептан-изопропанол (1:1) на спектрофотометре SmartSpecPlus при $\lambda = 233$ нм и $\lambda = 365$ нм соответственно [11]. В эксперименте I изучение содержания продуктов ПОЛ было осуществлено только для опытов с минеральным субстратом.

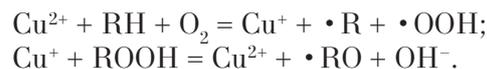
В ранее проведенных исследованиях [12, 13] было показано, что проращивание овса посевного привело к большему накоплению Cu, Zn, Fe, Mn, Pb, Cd в тканях растений в эксперименте с минеральным субстратом. По способности к транслокации исследуемые металлы располагаются: Cd > Pb = Mn > Cu > Zn > Fe. При совместном внесении загрязнителей в субстрат наблюдались эффекты антагонизма (Cu+Zn, Fe+Mn в минеральном субстрате, Pb+Cd в минеральном субстрате) и синергизма (Pb+Cd в торфе) по аккумуляции металлов растениями.

Результаты и обсуждение

Аккумуляция растениями ТМ из минерального субстрата в эксперименте I привела к смещению окислительно-восстановительного равновесия в клетках растений (табл. 2). Увеличение содержания оснований Шиффа в 2 раза и диеновых конъюгатов на 15–20% наблюдалось во всех вариантах опыта.

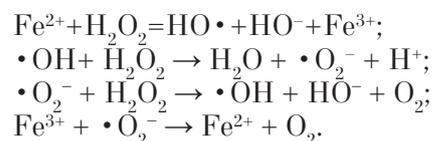
В случае совместного воздействия двух металлов эффект оказался менее выраженным, что связано с вышеупомянутым антагонистическим действием Cu и Zn. Известно, что ионы переходных металлов переменной валентности являются катализаторами ПОЛ. Эффект воз-

действия Cu на активацию процессов ПОЛ можно выразить следующими возможными реакциями:



Увеличение содержания продуктов ПОЛ в варианте O2 (Zn) связано с воздействием Zn на антиоксидантную систему, приводящему к развитию окислительных процессов. Кроме того, существует гипотеза [14], по которой Zn в биологических системах может стабильно существовать в одновалентной форме. В таком случае, возможно участие окислительно-восстановительной пары $\text{Zn}^{2+}/\text{Zn}^+$ в реакциях Фентона и Габера-Вейса.

В эксперименте II (Fe, Mn) было обнаружено, что содержание продуктов ПОЛ в вариантах и с минеральным субстратом, и с торфом было снижено (табл. 2, 3). Исключением является вариант O2 (Fe) в эксперименте с минеральным субстратом. Возможно, это обусловлено вступлением ионов Fe^{2+} в реакции Фентона и Габера-Вейса с образованием гидроксильного радикала, являющегося самым мощным окислителем:



Наблюдаемое снижение содержания продуктов ПОЛ в остальных вариантах эксперимента может быть обусловлено актива-

Таблица 2 / Table 2

Содержание продуктов ПОЛ в клетках овса в опыте с минеральным субстратом
Concentration of lipid peroxidation products in oat cells in the experiment with mineral substrate

Вариант опыта Test group	Диеновые конъюгаты, усл. ед./мг липидов Conjugated dienes, relative unit/mg of lipids	Основания Шиффа, усл. ед./мг липидов Schiff bases, relative unit/mg of lipids	Отношение диеновых конъюгатов к основаниям Шиффа Conjugated dienes to Schiff bases ratio
Эксперимент I (Cu, Zn) / Experiment I (Cu, Zn)			
Контроль/Control	0,54±0,02	5,32±0,24	9,85
O1 (Cu)	1,30±0,37*	6,27±0,21*	4,82
O2 (Zn)	1,52±0,34*	6,55±0,06*	4,31
O3 (Cu+Zn)	1,20±0,13*	6,26±0,19*	5,22
Эксперимент II (Fe, Mn) / Experiment II (Fe, Mn)			
Контроль/Control	0,433±0,013	7,61±0,34	17,6
O1 (Mn)	0,315±0,063	5,86±0,11*	18,6
O2 (Fe)	0,571±0,077*	11,7±0,54*	20,6
O3 (Fe+Mn)	0,309±0,049*	5,00±0,14*	16,2
Эксперимент III (Pb, Cd) / Experiment III (Pb, Cd)			
Контроль/Control	0,57±0,05	3,62±0,29	6,31
O1 (Pb)	1,08±0,19*	3,38±0,21	3,13
O2 (Cd)	0,19±0,06*	0,41±0,01*	2,16
O3 (Pb+Cd)	0,67±0,06	5,18±0,21*	7,70

Примечание: * – статистически достоверные различия между контролем и вариантом опыта ($p \leq 0,05$).
Note: * – statistically significant differences between control and test group ($p \leq 0.05$).

Table 3 / Table 3

Содержание продуктов ПОЛ в клетках овса в опыте с торфом / Concentration of lipid peroxidation products in oat cells in the experiment with organogenic substrate

Вариант опыта Test group	Диеновые конъюгаты, усл. ед./мг липидов Conjugated dienes, relative unit/mg of lipids	Основания Шиффа, усл. ед./мг липидов Schiff bases, relative unit/mg of lipids	Отношение диеновых конъюгатов к основаниям Шиффа Ratio of conjugated dienes to Schiff bases
Эксперимент II (Fe, Mn) / Experiment II (Fe, Mn)			
Контроль/Control	4,48±0,85	0,13±0,03	35,0
O1 (Mn)	4,36±0,15	0,17±0,03	26,4
O2 (Fe)	1,66±0,28*	0,06±0,01*	27,7
O3 (Fe+Mn)	1,64±0,23*	0,03±0,004*	60,7
Эксперимент III (Pb, Cd) / Experiment III (Pb, Cd)			
Контроль/Control	7,71±0,65	0,25±0,02	30,8
O1 (Pb)	1,87±0,16*	0,33±0,03	5,70
O2 (Cd)	1,82±0,18*	0,36±0,02*	5,06
O3 (Pb+Cd)	2,92±0,24*	0,12±0,01*	23,6

Примечание: * – статистически достоверные различия между контролем и вариантом опыта ($p \leq 0,05$).
Note: * – statistically significant differences between control and test group ($p \leq 0.05$).

цией антиоксидантных систем и связыванием активных форм кислорода. В связи с более выраженной транслокацией металлов в эксперименте с минеральным субстратом уровень продуктов ПОЛ выше, чем в эксперименте с торфом.

В эксперименте III в условиях органогенной среды, где транслокация Pb и Cd затруднена гумусовыми кислотами, растения успешно справляются со стрессом актива-

цией антиоксидантов, что нашло отражение в снижении содержания продуктов ПОЛ в 2,5–4 раза (табл. 2). Кроме того, зафиксирована отрицательная корреляция между содержанием Pb и основаниями Шиффа ($R = -0,76$).

В условиях минерального субстрата транслокация металлов более выражена, справиться со стрессом овсу удалось лишь при внесении кадмия, а внесение свинца в вариан-

тах О1 и О3 приводит к увеличению содержания оснований Шиффа на 90% и диеновых конъюгатов на 40% соответственно для этих вариантов (табл. 3). Была обнаружена положительная корреляция содержания свинца в надземной части растений с содержанием оснований Шиффа ($R = 0,87$).

Содержание конечных продуктов ПОЛ – оснований Шиффа было ниже содержания первичных продуктов – диеновых конъюгатов как минимум в 2–3 раза. Вероятно, это связано с незначительным накоплением оснований Шиффа из-за небольшого срока проведения эксперимента.

Кроме того, представляет интерес изучение соотношения первичных продуктов ПОЛ – диеновых конъюгатов к конечным продуктам – основаниям Шиффа (табл. 2, 3). Было обнаружено, что транслокация Cu и Zn снижает отношение содержания диеновых конъюгатов к основаниям Шиффа. Это объясняется тем, что Cu^{2+} и Zn^{2+} являются N-активными комплексообразователями [15] и способны образовывать комплексные соединения с основаниями Шиффа, уменьшая их содержание и тем самым сдвигая равновесие в сторону их большего синтеза. Действие Fe в опыте с минеральным субстратом было обратным. Так как Fe является активным комплексообразователем с оксодонорными лигандами [15], то образуются комплексы Fe с промежуточным продуктом ПОЛ – малоновым диальдегидом и другими α -, β -дикарбонильными соединениями. Связывание этих дикарбонильных соединений приводит к блокированию синтеза оснований Шиффа, их концентрация снижается, отношение диеновых конъюгатов к основаниям Шиффа возрастает. Внесение Cd также снижает отношение диеновых конъюгатов к основаниям Шиффа, вероятно, по механизму, описанному для Cu и Zn. Между содержанием Cd и основаниями Шиффа в опыте с минеральным субстратом выявлена отрицательная корреляция ($R = -0,71$), что свидетельствует о комплексообразовании азометиннов с Cd.

Действие Fe и Mn в опыте с торфом, где их содержание в растениях ниже, приводит к снижению изучаемого соотношения продуктов ПОЛ в вариантах О1 и О2 (табл. 2). Вероятно, из-за меньшего содержания Fe и Mn на первое место выходит не эффект комплексообразования, а окислительно-восстановительная подвижность этих элементов: $Fe^{3+} + RH + O_2 = Fe^{2+} + \cdot ROO + H^+$. Образовавшиеся свободные радикалы, судя по уменьшению содержания продуктов ПОЛ, успешно перехватывались

антиоксидантами, что приводило к уменьшению содержания диеновых конъюгатов. Однако те радикалы, которые успели прореагировать, перешли в конечные продукты – основания Шиффа, доля которых возросла. Однако при взаимном внесении Fe и Mn в варианте О3, вероятно, в связи с большим содержанием ТМ в растениях первостепенным является комплексообразование с промежуточными продуктами ПОЛ. Это нашло отражение в повышении соотношения продуктов ПОЛ (табл. 3).

Действие Pb на уменьшение отношения диеновые конъюгаты/основания Шиффа в связи с его низкой комплексообразующей способностью и окислительно-восстановительной подвижностью может быть также связано с активацией антиоксидантов, снижением уровня свободных радикалов и увеличением доли основания Шиффа (табл. 2, 3).

Таким образом, соотношение продуктов ПОЛ можно рассматривать как характеристику повреждаемости и устойчивости растений в ответ на стресс. Увеличение содержания диеновых конъюгатов в клетках и повышение соотношения диеновые конъюгаты/основания Шиффа можно считать индикатором повреждения липидов клеточных мембран. Снижение соотношения диеновые конъюгаты/основания Шиффа указывает на активацию антиоксидантной защиты и устойчивость организма на действие загрязнителя.

Кроме того, соотношение продуктов ПОЛ способно отражать стадию окислительных процессов и потенциал действия поллютанта. Поскольку диеновые конъюгаты являются первичными продуктами ПОЛ, то на начальном этапе ответной реакции организма на стресс они генерируются и их содержание превышает уровень оснований Шиффа. Однако с течением времени потенциал действия стресс-фактора снижается либо из-за развития окислительных процессов и истощения субстрата окисления, либо из-за успешной активации антиоксидантных систем. В любом из указанных случаев доля оснований Шиффа растёт, а соотношение диеновые конъюгаты/основания Шиффа сокращается.

Выводы

Овёс успешно справляется со стрессом, вызванным загрязнением торфа Fe, Mn, Pb и Cd, что проявляется в снижении содержания продуктов ПОЛ и объясняется меньшей транслокацией металлов, а также активацией

антиокислительных механизмов. Внесение Cu, Zn, Fe и Pb провоцировало усиление процессов окисления в клетках.

Отношение диеновых конъюгатов к основаниям Шиффа снижалось при накоплении овым Cu, Zn, Pb и Cd и повышалось при аккумуляции Fe и Mn, что связано с различной стабильностью возможных комплексных соединений металлов с промежуточными продуктами ПОЛ – α-, β-дикарбонильными соединениями и основаниями Шиффа, а также с действием антиоксидантных систем.

Отношение диеновых конъюгатов к основаниям Шиффа рекомендуется использовать как показатель повреждаемости и устойчивости растений.

Литература

1. Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В. Тяжёлые металлы и растения. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2014. 194 с.
2. Каббата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 440 с.
3. Hassanein R.A., Hashem H.A., El-Deep M.H., Shouman A. Soil contamination with heavy metals and its effect on growth, yield and physiological responses of vegetable crop plants (turnip and lettuce) // Journal of stress physiology and biochemistry. 2013. No. 4. P. 145–162.
4. Ashraf U., Kanu A.S., Mo Z., Hussain S. Lead toxicity in rice: effects, mechanisms, and mitigation strategies: a mini-review // Environ. Sci. Pollut. Res. 2015. No. 22. P. 18318–18332.
5. Скугорева С.Г., Ашихмина Т.Я., Фокина А.И., Лялина Е.И. Химические основы токсического действия тяжёлых металлов (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. 2016. № 1. С. 4–13.
6. Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V. Antioxidants, oxidative stress and oxygen deprivation stress: a review // Annals of Botany. 2001. No. 91. P. 179–194.
7. Skorzynska-Polit E. Lipid peroxidation on plant cells, its physiological role and changes under heavy metal stress // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2007. No. 74. P. 49–54.
8. Emamverdian A., Ding Y., Mokhberdoran F. Review article heavy metal stress and some mechanisms of plant defense response // The Scientific World Journal. 2015. No. 4. P. 1–18.
9. Anjum N.A., Sofo A., Scopa A., Roychoudhury A. Lipids and proteins – major targets of oxidative modifications in abiotic stressed plants // Environmental Science and Pollution Research. 2015. No. 22. P. 4099–4121.
10. Catala A., Diaz M. Impact of lipid peroxidation on the physiology and pathophysiology of cell membranes. Lausanne: FrontiersMedia, 2017. 90 p.
11. Шведова А.А., Полянский Н.Б. Метод определения конечных продуктов перекисного окисления

липидов в тканях – флуоресцирующих шиффовых оснований // Исследование синтетических и природных антиоксидантов in vitro и in vivo. М.: Наука, 1992. С. 72–73.

12. Петухов А.С., Хритохин Н.А., Петухова Г.А., Кремлева Т.А. Влияние Pb и Cd на биохимические показатели *Avena sativa* (Poaceae, Liliopsida) // Поволжский экологический журнал. 2018. № 1. С. 49–59.

13. Петухов А.С., Хритохин Н.А., Петухова Г.А., Кудрявцев А.А. Транслокация меди, цинка, железа и марганца в ткани овса посевного (*Avena sativa* L., 1753) // Известия Саратовского университета. Новая Серия: Химия. Биология. Экология. 2018. № 1. С. 65–70.

14. Михайлова И.Д., Лукаткин А.С. Перекисное окисление липидов в растениях огурца и редиса при действии тяжёлых металлов // Известия Саратовского университета. Новая Серия: Химия. Биология. Экология. 2016. № 2. С. 206–210.

15. Хьюи Дж. Неорганическая химия. Строение вещества и реакционная способность. М.: Химия, 1987. 347 с.

References

1. Titov A.F., Kaznina N.M., Talanova V.V. Heavy metals and plants. Petrozavodsk: Karelskiy nauchnyy tsentr RAN, 2014. 194 p. (in Russian).
2. Kabbata-Pendias A., Pendias Kh. Microelements in soils and plants. Moskva: Mir, 1989. 440 p. (in Russian).
3. Hassanein R.A., Hashem H.A., El-Deep M.H., Shouman A. Soil contamination with heavy metals and its effect on growth, yield and physiological responses of vegetable crop plants (turnip and lettuce) // Journal of stress physiology and biochemistry. 2013. No. 4. P. 145–162.
4. Ashraf U., Kanu A.S., Mo Z., Hussain S. Lead toxicity in rice: effects, mechanisms, and mitigation strategies: a mini-review // Environ. Sci. Pollut. Res. 2015. No. 22. P. 18318–18332. doi: 10.1007/s11356-015-5463-x
5. Skugoreva S.G., Ashikhmina T.Ya., Fokina A.I., Lyalina E.I. Chemical grounds of toxic effect of heavy metals (review) // Theoretical and Applied Ecology. 2016. No. 1. P. 4–13 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2016-014-019
6. Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V. Antioxidants, oxidative stress and oxygen deprivation stress: a review // Annals of Botany. 2001. No. 91. P. 179–194. doi: 10.1093/aob/mcf118
7. Skorzynska-Polit E. Lipid peroxidation on plant cells, its physiological role and changes under heavy metal stress // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2007. No. 74. P. 49–54.
8. Emamverdian A., Ding Y., Mokhberdoran F. Review article heavy metal stress and some mechanisms of plant defense response // The Scientific World Journal. 2015. No. 4. P. 1–18. doi: 10.1155/2015/756120
9. Anjum N.A., Sofo A., Scopa A., Roychoudhury A. Lipids and proteins – major targets of oxidative modifica-

tions in abiotic stressed plants // Environmental Science and Pollution Research. 2015. No. 22. P. 4099–4121. doi: 10.1007/s11356-014-3917-1.

10. Catala A., Díaz M. Impact of lipid peroxidation on the physiology and pathophysiology of cell membranes. Lausanne: Frontiers Media, 2017. 90 p. doi: 10.3389/fphys.2016.00423

11. Shvedova A.A., Polyanskiy N.B. Method for primary lipid peroxidation products evaluation – fluorescent Schiff bases // Issledovaniye sinteticheskikh i prirodnykh antioksidantov in vitro i in vivo. Moskva: Nauka, 1992. P. 72–73 (in Russian).

12. Petukhov A.S., Khritokhin N.A., Petukhova G.A., Kremleva T.A. Pb and Cd influence on biochemical indices of *Avena sativa* (Poáceae, Liliopsida) // Povolzhskiy

Journal of Ecology. 2018. No. 1. P. 49–59 (in Russian). doi: 10.18500/1684-7318-2018-1-49-59

13. Petukhov A.S., Khritokhin N.A., Petukhova G.A., Kudryavtsev A.A. Translocation of Copper, Zinc, Iron and Manganese in the Cultivated Oat (*Avena sativa* L., 1753) // Izvestiya of Saratov University. New Series. Series: Chemistry. Biology. Ecology. 2018. No. 1. P. 65–70 (in Russian). doi: 10.18500/1816-9775-2018-18-1-65-70

14. Mikhaylova I.D., Lukatkin A.S. Lipid peroxidation in cucumber and radish under heavy metal influence // Izvestiya of Saratov University. New Series. Series: Chemistry. Biology. Ecology. 2016. No. 2. P. 206–210 (in Russian). doi: 10.18500/1816-9775-2016-16-2-206-210

15. Huey G. Inorganic chemistry. Substance structure and reacting capacity. Moskva: Khimiya, 1987. 347 p. (in Russian).