

Р.Ш. Валиев, Л.Н. Ольшанская

НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФИТОЭКСТРАКЦИИ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

(Энгельсский технологический институт (филиал)
Саратовского государственного технического университета им. Ю.А. Гагарина)
e-mail: ecos123@mail.ru

Описаны механизмы поступления ионов в клетки, и известные из литературных источников белки-переносчики тяжелых металлов. Приводится классификация тяжелых металлов по их биологической роли в биосфере, даны некоторые сведения о функциях металлов в клетках организмов.

Ключевые слова: фитоэкстракция, тяжелые металлы, растительная клетка, хелаторы, шапероны

Фитоэкстракция – естественный процесс извлечения и накопления опасных загрязнений в организме растений. Процесс этот эффективен, требует минимум затрат, безопасен для окружающей среды. Поэтому он вызывает значительный интерес в качестве способа очистки, прежде всего, загрязненных почв и вод от побочных результатов хозяйственной деятельности человека. Особенно эффективно растения извлекают из окружающей среды тяжелые металлы [1]. В последнее время получено много данных, раскрывающих детали процессов метаболизма тяжелых металлов в растениях, краткому обзору которых и посвящена данная статья.

Строение растительной клетки. Для понимания процессов поглощения и накопления тяжелых металлов растениями необходимо рассмотреть основные структуры растительной клетки.

Растительная клетка состоит из протоплазмы (живого содержимого), которая включает в себя цитоплазму и ядро, и особой внеклеточной структуры, которая является продуктом жизнедеятельности протоплазмы, – клеточной стенки. Протоплазма отграничена от окружающей среды особой биологической мембраной – плазмалеммой, клеточной мембраной. Цитоплазма, в свою очередь, подразделяется на гиалоплазму («жидкую» часть) и органоиды – мембранные или белковые образования, постоянно присутствующие в клетке.

Кроме этого, в клетках периодически могут образовываться включения – отложения веществ, которые временно выведены из обмена либо являются его продуктами. В частности, в цитоплазме растений откладываются кристаллы некоторых солей (главным образом оксалата кальция) [3].

Плазматическая мембрана (плазмалемма) осуществляет функции транспорта веществ в клетку и из нее, рецепцию внешних сигналов и многие другие. Она состоит из двойного слоя фос-

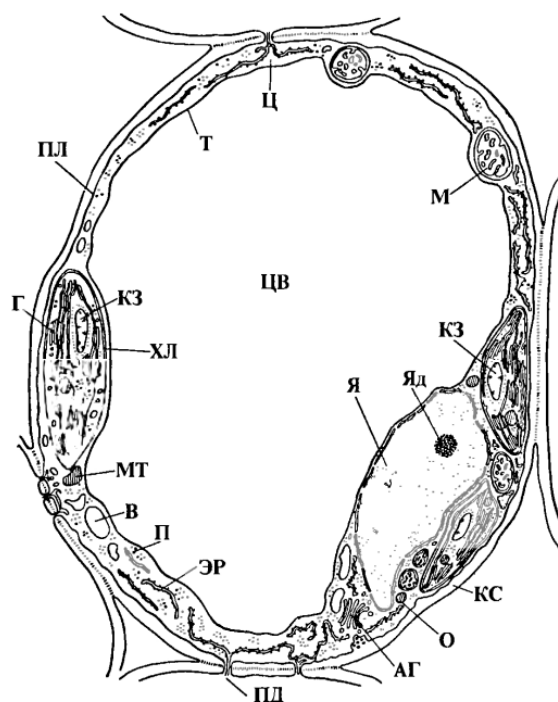


Рис. 1. Схема строения растительной клетки мезофила листа липы *Tiliacordata* [2]) М – митохондрия, ЦВ – центральная вакуоль, Ц – цитоплазма, Т – тонопласт, ПЛ – плазмалемма, Г – граны, КЗ – крахмальное зерно, ХЛ – хлоропласт, МТ – микротело, В – цитоплазматическая вакуоль, П – полисома, ЭР – эндоплазматический ретикулум, ПД – плазмодесма, АГ – аппарат Гольджи, О – олеосома, КС – клеточная стенка, Я – ядро, Яд – ядрышко

Fig. 1. Schematic structure of the mesophyll cell of leaf linden *Tiliacordata* [2] М - mitochondria, ЦВ - the central vacuole, Ц - cytoplasm, Т - tonoplast, ПЛ - plasmalemma, Г - grana, КЗ - starch grain, ХЛ - chloroplast, МТ - microbody, В - cytoplasmic vacuoles, П - polysomes, ЭР - endoplasmic reticulum, ПД - plasmodesmata, АГ - Golgi apparatus, О - oleosoma, КС - the cell wall, Я - nucleus, Яд - nucleolus

фолипидов, в который погружены, либо ассоциированы с его поверхностью различные белки. Среди этих белков есть ионные каналы и переносчики, транспортирующие вещества по градиентам их концентраций без использования энергии и

белки-ферменты – АТФазы, которые переносят вещества через мембрану против градиентов концентрации с использованием клеточной энергии, а также много других белков, выполняющих различные функции. Ядро клетки отделено от цитоплазмы двухслойной мембраной, в нем содержится генетическая информация, которая определяет практически все признаки, присущие клетке. Гиалоплазма – среда для протекания множества биохимических реакций. Органоиды – сложно устроенные структуры, состоящие либо из биологической мембраны, которая принимает часто очень сложные формы, с интегрированными в нее различными белковыми молекулами, либо из макромолекулярных белковых комплексов. Каждый органоид выполняет определенные функции в клетке, разные органоиды представлены в клетке в разном количестве. Митохондрии – мембранные органоиды, в которых идут процессы клеточного дыхания, происходит синтез молекул аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) – важнейшего вещества в энергетическом обмене. В хлоропластах синтезируются органические вещества из углекислого газа и воды под действием солнечного света в присутствии белков-катализаторов – ферментов. В аппарате Гольджи протекают процессы синтеза и модификации широкого спектра веществ, в частности, здесь синтезируются компоненты мембран. Рибосомы, нуклеопротеидные органоиды, синтезируют в клетке белки. Иногда отдельные рибосомы объединяются в группы – полисомы. Мембранные вакуоли служат местом хранения для органических и минеральных веществ, в том числе и токсичных. Их мембрана (тонопласт) имеет разную проницаемость для разных ионов и соединений и поэтому участвует в регуляции осмотических процессов и биохимическом круговороте веществ в клетке. Важной особенностью растительных клеток является наличие плазматических перемычек между клетками – плазмодесмы, по которым проходит транспорт различных веществ из клетки в клетку. Протоплазмы растительных клеток, соединенные плазмодесмами, образуют непрерывную структуру – симпласт (от греч. *syn* вместе и *plastos* вылепленный, образованный). В противоположность симпласту совокупность клеточных стенок и межклетников образует апопласт (от *apo...* и греч. *plastos* – вылепленный). По апопласту происходит транспорт воды и растворенных в ней минеральных веществ.

Клеточные стенки. Для того чтобы проникнуть в клетку, ионы тяжелых металлов, как впрочем и любые другие вещества, должны пройти через клеточную стенку. Эта экстраклеточная структура легко проницаема для ионов из-за на-

личия пор, диаметр которых на порядок больше (3-4 нм), чем гидратированных ионов (диаметр K^+ – 0,54 нм, Cd^{2+} – 0,46 нм, Zn^{2+} – 0,42 нм, Cu^{2+} – 0,38 нм), но клеточные стенки обладают сложной структурой и химизмом, которые оказывают влияние на метаболизм тяжелых металлов [4].

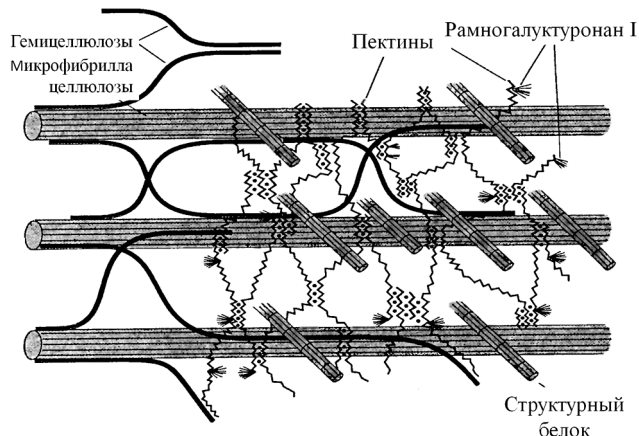


Рис. 2. Основные структурные элементы клеточной стенки растений [2]

Fig. 2. The main structural elements of a plant cell wall [2]

Клеточные стенки растений (рис. 2) состоят из микрофибрилл целлюлозы, погруженных в аморфный матрикс, который состоит из линейных, слабоветвленных молекул гемицеллюлоз, пектиновых веществ и небольшого количества структурных белков. Гибкие полисахаридные молекулы гемицеллюлоз (гликанов) связываются с поверхностью микрофибрилл и сшивают их в сеть. Также гемицеллюлозы предотвращают трение при движении целлюлозных волокон.

Клеточные стенки сильно обводнены [2]. Микрофибриллы целлюлозы играют роль силовых элементов, обеспечивая прочность стенки на разрыв. Кроме того, микрофибриллы имеют особое кристаллическое строение, а потому относительно устойчивы к действию гидролитических ферментов. Это свойство делает целлюлозу очень стабильным материалом.

Пектины – сложная смесь разветвленных сильно гидратированных полисахаридов, обогащенных полигалактуроновой кислотой [4]. Функции, которые выполняют пектины в клеточной стенке, разнообразны: они определяют размеры пор клеточной стенки, обеспечивают ее поверхностный заряд, который, в свою очередь, обуславливает ее pH и ионный баланс и многие другие [2].

Присутствуют в клеточной стенке и белки, гликозилированные в разной степени. Они отвечают за процессы межклеточного узнавания, взаимодействие с патогенами. Некоторые белки клеточной стенки обладают ферментативной активностью [2].

Благодаря наличию фиксированных отрицательно заряженных групп перечисленных выше веществ (прежде всего – карбоксильных групп полигалактуроновой кислоты пектинов) клеточная стенка обладает катионно-обменной способностью [4]. Эти группы влияют на поступление и накопление ионов в апопласте. Многие тяжелые металлы, например, медь, способны накапливаться именно в клеточной стенке [5]. Депонирование здесь ионов тяжелых металлов является одним из механизмов защиты растений от чрезмерного их поступления в клетку.

Пройдя клеточную стенку, молекулы, ионы веществ оказываются перед клеточной мембраной, плазмалеммой. Вода и растворенные в ней кислород, углекислый газ и некоторые другие неполярные или слабо полярные вещества, способны напрямую диффундировать через клеточную мембрану. Транспорт ионов, крупных полярных молекул через плазмалемму обеспечивается, преимущественно, посредством специальных интегральных белков. Эти белки обычно делят на две группы: белковые каналы, формирующие в мембране сквозные гидрофильные каналы или поры, по которым и происходит транспорт, и белки-переносчики, способные связываться с частицами переносимого вещества с одной стороны мембраны и переносить их через бислой на другую сторону. Впрочем, иногда каналы ведут себя как переносчики и наоборот [4]. Кроме того, на мембране генерируется электрический потенциал, энергия которого также принимает участие в транспорте. Перенос частиц вещества может протекать как по градиенту его электрохимического потенциала, так и против него. В первом случае от клетки не требуются затраты энергии, процесс протекает пассивно и представляет собой диффузию. Если вещество переносится против градиента, то это активный транспорт, клетка вынуждена затратить для его осуществления метаболическую энергию. Чаще всего это энергия, запасенная в химических связях молекул АТФ, либо пирофосфата.

Ионы из-за плохой растворимости в липидах переносятся через мембрану с помощью белков-переносчиков, либо каналов. Однако в липидном бислое плазмалеммы могут возникать дефекты – липидные поры, которые служат «воротами» для жиронерастворимых веществ. Причины возникновения таких пор разнообразны: механическое повреждение, тепловые флуктуации поверхности бислоя, электрический пробой, замораживание, действие поверхностно-активных веществ, осмотическое давление, перекисное окисление липидов. Размеры пор могут достигать нескольких нанометров, но, в противоположность белко-

вым каналам, диаметр пор непостоянен, как и время их жизни. Тем не менее, в стрессовых условиях поры могут значительно повысить проницаемость мембраны для ионов [7].

Электрический потенциал, возникающий на плазмалемме, складывается из диффузионного потенциала, пассивной компоненты и потенциала, генерируемого особым трансмембранным белком – H^+ -АТФазой, активной компоненты, или электрогенного потенциала. Диффузионный потенциал определяется неравномерным распределением по обе стороны от плазмалеммы в основном трех ионов: K^+ , Na^+ и Cl^- . Активная составляющая трансмембранного потенциала растительной клетки формируется работой H^+ -АТФазы, протонного насоса, которая, гидролизую молекулы АТФ, переносит против градиента концентрации протоны на внешнюю сторону мембраны. В результате диффузии ионов натрия, калия и хлора, а также функционирования протонного насоса мембрана заряжается отрицательно с цитоплазматической стороны и положительно с внешней, то есть генерируется электрический потенциал, который у некоторых растительных клеток может достигать порядка -260 мВ. При этом вклад электрогенного потенциала в суммарную величину мембранного потенциала растительной клетки составляет более половины [6].

Мембранный потенциал играет важную роль в транспорте веществ в клетку и из нее. Отрицательный заряд на внутренней стороне мембраны способствует диффузии катионов по градиенту их химического потенциала, а в некоторых случаях способен обеспечить движение ионов и против него. Величина потенциала регулирует активность электрогенного насоса (H^+ -АТФазы), которая, удаляя из цитозоля метаболически продуцируемый H^+ , стабилизирует рН цитозоля и обеспечивает движущую силу для активного поступления ионов. Кроме того, состояние некоторых ионных каналов находится в зависимости от трансмембранного потенциала [4].

Тяжелые металлы в растениях. Тяжелые металлы – это металлы с атомным весом более 50 а.е., способные образовывать поливалентные катионы. Химически тяжелые металлы весьма активны. Многие из них, в частности, обладают высоким сродством к сульфгидрильным группам белков и небольших биологически активных молекул. Поэтому тяжелые металлы играют важную роль в метаболизме; они выступают либо в роли кофакторов для ферментов или необходимых составных частей других сложных белков, либо, наоборот, ингибируют работу белков-катализаторов. Некоторые тяжелые металлы, например, железо, необходимы живым организмам в относительно

высоких концентрациях. Другие (медь, цинк, никель, кобальт, молибден) требуются организмам в низких концентрациях, а в высоких вызывают различные патологические изменения, вплоть до гибели. Эти металлы входят в группу микроэлементов. Ртуть, свинец, кадмий, уран токсичны для организмов даже в низких концентрациях и не участвуют в нормальных биологических реакциях. Для таких металлов, как стронций, лантан и некоторых других не установлено токсичного действия и какой-либо физиологической роли [8]. Тяжелые металлы в норме присутствуют в окружающей среде в виде различных соединений, но хозяйственная деятельность человека часто приводит к значительным повышениям содержания различных металлов в почве и воде.

Для нормальной жизнедеятельности растениям необходимы: медь, никель, цинк, железо, марганец, кобальт [9]. Медь входит в состав ферментов, осуществляющих окислительно-восстановительные реакции (аскорбатоксидазы, супероксиддисмутазы, цитохромоксидазы и др.). Примерно 50% меди, находящейся в хлоропластах, интегрировано в белок пластоцианин, осуществляющий перенос электронов между фотосистемами II и I. Кроме того, медь входит в состав рецепторов этилена [2, 4].

Негативное влияние меди связано с ее высокой реакционной способностью в окислительно-восстановительных реакциях. Например, она разрушает тиоловые группы белков, вызывая утрату их вторичной структуры. Поэтому медь в клетках находится только в связанном состоянии с особыми белками-шаперонами, которые транспортируют металл к медь-зависимым ферментам, участвующим в формировании правильной формы таких биокатализаторов [4, 8, 10]. Кроме того, показано, что медь может индуцировать такие же стрессовые ответы, что и ультрафиолетовое излучение у *Lemnagibba*, то есть повышать содержание активных форм кислорода и индуцировать синтез тех же флавоноидов, что и ультрафиолет [11].

Цинк, из-за своей способности образовывать тетраэдрические комплексы, участвует в стабилизации структуры многих ферментов и регуляторных белков. Марганец играет роль кофактора для таких ферментов, как Mn-супероксиддисмутазы, пируваткарбоксилазы, Mn-каталазы и других, участвует в реакциях фотосинтеза. Другие эссенциальные металлы также входят в состав разных биокатализаторов.

Транспорт ионов тяжелых металлов. Транспорт ионов тяжелых металлов в фитомассу растений через плазмалемму, тонопласт, мембраны аппарата Гольджи, митохондрий и хлоропла-

стов осуществляется посредством специальных белков-переносчиков, АТФаз, а также особой группы транспортных белков – ABC-транспортеров (от англ. ATP-bindingcassette). Переносчики принадлежат к COPT, ZIP, NPRAM и CDF семействам, АТФазы, транспортирующие тяжелые металлы против их электрохимических градиентов, относятся к P_{1b}-АТФазам. Кроме того, в транспорте ионов тяжелых металлов принимают участие различные хелатирующие агенты, фитосидерофилы, которые продуцируются растениями во внешнюю среду и ферменты плазмалеммы – редуктазы, которые восстанавливают некоторые окисленные формы металлов (Fe⁺³, Cu⁺²), что делает возможным взаимодействие восстановленных ионов со специфическими переносчиками [4, 5].

COPT-транспортеры. У разных организмов (дрожжей, млекопитающих, растений) выявлены небольшие интегральные белки, консервативные по строению, известные как CRT семейство транспортеров меди (рис. 3), обладающие высокой афинностью к Cu⁺. Непосредственно у растений выделяют COPT-белки, отвечающие за перенос меди через различные мембраны. Эти белки состоят из трансмембранных доменов, которые образуют в мембране сквозную пору, и экстра- и интраклеточных участков, обогащенных метионином и цистеином. Ионы меди взаимодействуют с экстраклеточным участком переносчика, образуя связи с остатками метионина. Предполагается, что это вызывает конформационные изменения структуры белка, и захваченный ион переносится через пору в мембране. Пройдя мембрану, ион меди оказывается связанным с интраклеточным доменом белка, который обогащен цистеином. Установлено, что такой процесс транспорта не требует затрат энергии и может быть ингибирован добавлением в среду изоэлектрических ионов Ag⁺, но не дивалентными ионами [5].

ZIP (ZRT, IRT-like Protein) – семейство транспортеров, ответственных за поступление в клетки Fe⁺² и Zn⁺² [12]. Белки IRT 1 из этого семейства также участвуют в доставке в клетки Mn⁺² и Cd⁺² [4]. ZIP-белки имеют 8 трансмембранных доменов с N- и C-концами на внешней стороне плазматической мембраны, металл-связывающий домен, богатый гистидином.

NRAMP (Natural Resistance-Associated Macrophage Protein). Белки этой группы не только регулируют бактерицидные свойства макрофагов животных, но также вовлечены в транспорт тяжелых металлов. В геноме арабидопсиса обнаружено 6 генов гомологичных генам NRAMP. Имеются данные, что с помощью этих белков происходит поглощение Mn⁺², Fe⁺² и, вероятно, Cd⁺² [13].

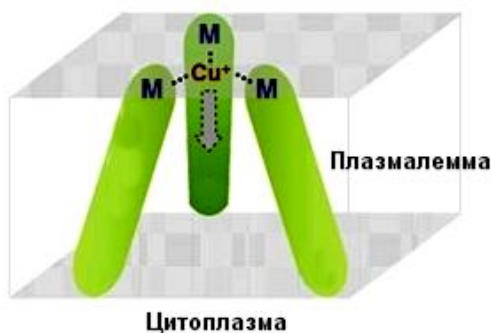


Рис. 3. Пространственная структура трансмембранных доменов человеческого Ctr. Остатки метионина из различныхномеров образуют связи с катионом Cu^+ во время его движения к цитоплазме [5]

Fig. 3. The spatial structure of transmembrane domains of the human Ctr. Residuum of methionine from different monomers forms the bonds with Cu^+ cation during its movement towards the cytoplasm [5]

Белки семейства CDF (Cation Diffusion Facilitator) выполняют функцию переносчиков преимущественно ионов Zn^{+2} , Cd^{+2} и Co^{+2} [14]. Члены этой группы имеют 6 трансмембранных доменов, особую N-концевую последовательность и С-терминальный катион-связывающий домен.

АТФазы Р-типа. Они образуют большое семейство транспортеров, обнаруженных у различных видов растений [2, 4] и вовлечены в мембранный транспорт целого ряда микроэлементов, а также потенциально токсичных для растительной клетки металлов. АТФазы Р-типа функционируют как насосы, перекачивающие тяжелые металлы через клеточные мембраны против градиентов концентрации с использованием энергии АТФ. Остатки гистидина и цистеина на С-конце обладают высокой металл-связывающей способностью. Разные группы таких АТФаз отвечают за транспорт разных тяжелых металлов. Например, белки HMA1 и HMA5 (HeavyMetalATPases) транспортируют медь [15].

АВС-транспортеры. Это семейство АТФ-связывающих мембранных белков обнаружено у представителей всех видов живых организмов. Они характеризуются наличием главных структурных особенностей: высокогидрофобного трансмембранного домена, содержащего 4 или 6 трансмембранных участков, и периферического (цитозольного) АТФ-связывающего домена. Большинство АВС-белков являются АТФ-зависимыми насосами, транспортирующими широкий ряд субстратов, в том числе ионы металлов. Есть данные, доказывающие роль АВС-транспортеров в переносе ионов Cd внутрь вакуоли в форме хелатов [4].

Характерно, что практически все переносчики тяжелых металлов имеют в своем составе серосодержащие аминокислоты (цистеин, метио-

нин) и/или цистеин, которые способны образовывать с ионами металлов координационные связи [5, 4, 11].

Хелаторы и шапероны. Как правило, тяжелые металлы не находятся в цитоплазме клеток в свободном состоянии, а лишь в форме хелатов [9, 11]. У растений хелатирующими агентами для тяжелых металлов являются: фитохелатины, металлотионеины, карбоновые и аминокислоты.

Фитохелатины – это небольшие, энзиматически синтезируемые пептиды, обогащенные цистеином. Присутствуют в клетках разных видов. Биосинтез фитохелатинов стимулируется многими металлами, включая: кадмий, ртуть, серебро, медь, никель, золото, свинец и цинк. Но именно Cd^{+2} является сильнейшим стимулятором [16]. В растениях фитохелатины являются главными хелаторами тяжелых металлов.

Металлотионеины – небольшие, широко распространенные белки, синтезируемые, в противоположность фитохелатам, на рибосомах. Они участвуют в детоксикации меди, депонировании цинка в цитоплазме. В зависимости от вида растения разные металлы по-разному влияют на синтез металлотионеинов [11, 16].

Ведутся работы по созданию трансгенных растений, обладающих высокой устойчивостью к тяжелым металлам и повышенной способностью к их накоплению. Первые успешные эксперименты в этом направлении были сделаны в 1989 г [16]. Были внедрены гены человеческого металлотионеина в табак и рапс. Такие растения обладали способностью переносить высокие концентрации кадмия в среде (до 100, а в некоторых случаях и до 200 мкМ). Гены разных организмов, отвечающих за синтез фитохелатинов, также были перенесены в геномы некоторых растений [17].

Карбоновые и аминокислоты также выступают в роли потенциальных лигандов для ионов тяжелых металлов из-за наличия атомов O, N и S. Лимонная кислота, предположительно, выступает в роли лиганда для Cd^{+2} , образует комплексы с Ni^{+2} у растений гипераккумуляторов никеля, а также участвует в накоплении ионов цинка и формировании устойчивости к ним. С никотином связывается Fe^{+2} и другие двухвалентные ионы [2, 4, 10].

Перечисленные выше соединения отвечают за обезвреживание и накопление тяжелых металлов. За внутриклеточный транспорт ионов к металл-зависимым белкам (ферментам, прежде всего) отвечают особые белки, называемые шаперонами. Хорошо изученными являются шапероны, переносящие медь. Такие белки выделены из разных организмов и обладают гомологией друг к

другу. Шаперон растения арабидопсис ССН «забирает» ионы меди от СОРТ-переносчика и транспортирует его к различным медь-зависимым ферментам. Ион меди, связанный с этим шапероном, не представляет опасности для других органических молекул в клетке [5, 11]. Показано, что такие шапероны способны взаимодействовать с АТФазой НМА5, которая удаляет избыток ионов меди из клеток того же арабидопсиса [5].

Таким образом, можно в общих чертах представить процессы поглощения ионов тяжелых металлов растениями.

На первом этапе ионы тяжелых металлов взаимодействуют с компонентами клеточной стенки. Клеточная стенка способна аккумулировать некоторые тяжелые металлы (медь, кадмий, свинец) в значительных количествах. Часть ионов с током воды переносится по апопласту на некоторые расстояния в растении. Такие металлы, как железо, вероятно, медь, восстанавливаются специальными ферментами оксидазами, локализованными на плазмалемме, и в восстановленном виде транспортируются белками-переносчиками. Транспорт происходит в соответствии с электрохимическими градиентами. Далее эссенциальные тяжелые металлы при участии особых белков-шаперонов доставляются к металл-зависимым биокатализаторам. Причем не только внутри одной клетки, но в граничные по плазмодесмам. Избыток необходимых металлов, а также металлы токсичные выводятся из метаболизма путем связывания их с различными хелаторами: металло-тионеинами, фитохелатинами, карбоновыми и аминокислотами. Меньшая часть таких комплексов остается в цитоплазме, большая – транспортируется в вакуоли с помощью АВС-переносчиков и АТФаз. Некоторые металлы клетка способна выкачивать обратно во внешнюю среду.

Однако, специфические механизмы поглощения тяжелых металлов, благодаря которым отличается способность разных видов или даже сортов одного вида накапливать их, до сих пор не выявлены. Плохо изучены механизмы транспорта отдельных металлов, а также влияния различных

факторов внешней среды на эти процессы. Это, конечно, требует дальнейшего изучения.

ЛИТЕРАТУРА

1. **Галиулин Р.В., Галиулина Р.А.** // Вестн. РАН. 2008. Т. 78. № 3. С. 247–249;
2. **Galiulin R.V., Galiulina R.A.** // Vestnik Ross. Akademii Nauk. 2008. V. 78. N 3. P. 247-249 (in Russian).
3. **Медведев С.С.** Физиология растений: учебник. СПб.: Изд-во СПб ун-та. 2004. 336 с.;
4. **Medvedev S.S.** Phytophysiology. Textbook. SPb: SPb Un-t. 2004. 336 p. (in Russian).
5. Биология. Большой энциклопедический словарь / Гл. ред. М.С. Гиляров. М.: Больш. Рос. энциклоп. 2001. 864 с.;
6. **Biology.** Large encyclopaedic dictionary. Ed. M.S. Gilyarov. M.: Large Russian encyclopaedia. 2001. 864 p. (in Russian).
7. **Алехина Н.Д., Балнокин Ю.В., Гавриленко В.Ф.** Физиология растений. М.: ИЦ Академия. 2005. 640 с.;
8. **Alekhhina N.D., Balnokin Yu.V., Gavrilenko V.F.** Phytophysiology. M.: ITs Akademiya. 2005. 640 p. (in Russian).
9. **Peñarrubia L., Andrés-Colás N., Moreno J., Puig S.** // J. Biol. Inorg. Chem. 2010. V. 15. P. 29–36.
10. **Ченцов Ю.С.** Введение в клеточную биологию. М.: ИКЦ Академкнига. 2004. 495 с.;
11. **Chentsov Yu.C.** Introduction to cell biology. M.: IKTs Akademkniga. 2004. 495 p. (in Russian).
12. **Опритов В.А., Пятыгин С.С., Ревитин В.Г.** Биоэлектрогенез у высших растений. М.: Наука. 1991. 216 с.;
13. **Opritov V.A., Pyatygin S.S., Revitin V.G.** Bioelectrogenesis at higher plants. M.: Nauka. 1991. 216 p. (in Russian).
14. Биофизика. / Под ред. проф. В.Ф. Антонова. М.: Гуманит. ИЦВЛАДОС. 2003. 288 с.;
15. **Biophysics.** Ed. V.F. Antonov. M.: Dumanit. ITsLADOS. 2003. 288 p. (in Russian).
16. **Foulkes E.C.** // Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine. 2000. V. 223. P. 234-240.
17. **Clemens S.** // Planta. 2001. V. 212. P. 475-86.
18. **Dučić T., Polle A.** // Brazil. J. Plant Physiology. 2005. V. 17. P. 103-112.
19. **Maser P.** // Plant Physiology. 2001. V. 126. P. 1646-1667.
20. **Thomine S.** // Proceed. Nat. Acad. Sciences. 2000. V. 97. P. 4991-4997.
21. **Paulsen I.T., Saier M.H.** // J. Membrane Biology. 1997. V. 156. P. 99-103.
22. **Argüello J.M.** // J. Membrane Biology. 2003. V. 195. P. 93-108.
23. **Mejäre M., Bülow L.** // Trends in Biotechnology. 2001. V. 19. N 2. P. 113-119.
24. **Howden R.** // Plant Physiology. 1995. V. 107. P. 1059-1066.
25. **Pilon M., Abdel-Ghany S.E., Cohe C.M., Gogolin K.A., Ye H.** // Current Opinion in Plant Biology. 2006. V. 9. P. 256–263.