УДК 595.78

Содержание тяжелых металлов в корме и их утилизация шелкопрядами (*Antheraea pernyi* G.-M., *Lymantria dispar* L., *Endromis versicolora* L.)

С.И. Денисова, С.М. Седловская
Учреждение образования «Витебский государственный университет им. П.М. Машерова»

В листьях всех растений содержание меди, цинка и свинца возрастает к концу вегетации. Лист дуба характеризуется меньшим содержанием тяжелых металлов по сравнению с березой и ивой. Полифаг – непарный шелкопряд усваивает большее количество необходимых элементов цинка и меди, чем олигофаги – дубовый и березовый шелкопряды, и лучше выводит из организма ядовитый элемент – свинец. Одним из факторов, способствующих выведению из организма свинца, является повышенное содержание цинка в гусеницах непарного шелкопряда, потому что цинк, по новейшим данным, способствует удалению тяжелых металлов из организма путем участия в синтезе металлотионеидов. Непарный шелкопряд обладает более выраженной устойчивостью к воздействию тяжелых металлов, содержащихся в корме, чем олигофаги – дубовый и березовый шелкопряды, потому что активность каталазы как на дубе, так и на березе у непарного шелкопряда достоверно превышает активность каталазы дубового и березового шелкопрядов на тех же растениях.

Ключевые слова: *непарный шелкопряд, китайский дубовый шелкопряд, березовый шелкопряд, коэффициент утилизации, кормовое растение, тяжелые металлы, олигофаг, полифаг.*

Content of heavy metals in forage and their utilization by oak silkworm (*Antheraea pernyi* G.-M., *Lymantria dispar* L., *Endromis versicolora* L.)

S.I. Denisova, S.M. Sedlovskaya
Educational establishment «Vitebsk State University named after P.M. Masherov»

The quantity of copper, zinc and lead in leaves of all plants multiplies by the end of vegetation. The number of heavy metals in the leaves of Quercus robur is less than that of Betula pendula and Salix viminalis. Lymantria dispar which is a polyphage assimilates a greater quantity of zinc and copper and better removes toxic lead from the organism than olygophages – Antheraea pernyi and Endromis versicolora. A higher quantity of zinc in Lymantria dispar caterpillar is one of the factors contributing to utilization of lead, as zinc, according to the latest research, facilitates the removal of heavy metals from the organism being involved into the synthesis of metallothioneins. Lymantria dispar has a stronger resistance to the influence of heavy metals which are found in forage than Antheraea pernyi and Endromis versicolora do since the catalase activity of Lymantria dispar in Quercus robur and Betula pendula is much higher than that of Antheraea pernyi Endromis versicolora in the same plants.

Key words: *Lymantria dispar, Antheraea pernyi, Endromis versicolora, utilization, factor, forage plant, heavy metals, olygophage, polyphage.*

В литературе имеются сведения о применении пищевой цепочки фитофаг–кормовое растение в качестве модели для оценки мобильности тяжелых металлов в наземных экосистемах [1–2].

Авторами установлено, что способность накапливать металлы (Cu, Zn) уменьшается в ряду почва–корни–листья–гусеницы или в ряду аннелиды–изоподы–пауки–жужелицы–личинки мух [2].

Такие элементы, как Cu, Zn, Pb, относятся к глобальным загрязнителям биосферы и изучение их содержания в кормовых растениях, а также закономерностей перемещения по трофическим цепям представляет большой научный интерес. В гумусовом горизонте практически всех видов почв Беларуси обнаружено присутствие меди, цинка, свинца, никеля, кобальта, хрома [3].

В.Б. Кадацкий и соавт. [4] установили, что такие глобальные элементы-загрязнители, как медь, цинк и свинец, занимают ведущее место по содержанию в почвах Беларуси.

Сведений о сезонной динамике этих элементов в листьях дуба черешчатого, ивы корзиночной и березы повислой, а также о динамике данных элементов в организме гусениц дубового, непарного и березового шелкопрядов и их экскрементах не имеется. Изучение этого вопроса позволит установить закономерности бионакопления и влияния тяжелых металлов на процессы жизнедеятельности насекомых-фитофагов в экспериментальных условиях, так

Репозиторий ВГУ

как распределение металлов в сообществах сложно изучить на основании анализа только собранных в природе образцов.

Исходя из вышеизложенного целью нашей работы является изучение сезонной динами тяжелых металлов (Cu, Zn, Pb) в кормовых растениях, экскрементах и гусеницах непарного, дубового, березового шелкопрядов и утилизация этих элементов в зависимости от пищевой специализации насекомых и вида кормового растения.

Материал и методы. Исследования проводились на базе биологических стационаров «Придвинье», «Щитовка» и в лабораториях биофака Витебского государственного университета им. П.М. Машерова в период с 2004 по 2010 г. В качестве объекта исследований использовались:

– китайский дубовый шелкопряд – Antheraea pernyi G.-M. (Attacidae) – восточно-палеарктический вид; распространен в Приморье, Северном Китае. В XVIII веке завезен в Европу, где акклиматизировался и натурализовался на Пиренейском полуострове и Балеарских островах. В Китае введен в культуру на протяжении последних 300 лет.

В ВГУ им. П.М. Машерова также разводят культуру этого шелкопряда на протяжении последних 40 лет [5].

Специализированный вид. Гусеницы питаются преимущественно листом дуба, бука, граба. Могут питаться листом некоторых видов берез. Имеются данные о питании гусениц китайского дубового шелкопряда листом некоторых видов ив [6–7], малины, лещины [5–6]. Следовательно, данный вид подходит по классификации Р. Кригера [8] к уровню трофической специализации: питается растениями 2–10 семейств – олигофаг;

– непарный шелкопряд – Lymantria dispar L. (Lymantriidae) – транспалеарктический вид, завезенный в конце XIX века в Северную Америку, где в настоящее время натурализовался и стремительно расширяет свой ареал [9]. Полифаг, потребляющий более 600 видов растений из разных порядков [8]. В наших экспериментах были задействованы гусеницы из ряда популяций, обитающих на юго-западе Беларуси. В год, предшествующий сбору грены, все популяции находились в латентном состоянии;

– березовый шелкопряд – Endromis versicolora L. (Endromididae) – транспалеарктический вид, населяющий бореальную зону Евразии. Специализированный вид, олигофаг [8]. В качестве кормовых растений указаны береза, ива, липа, лещина, граб [9].

Кормовыми растениями вышеуказанных видов в работе служили дуб черешчатый (Quercus robur L.), береза повислая (Betula pendula Roth.) и ива корзиночная (Salix viminalis L.).

Показатели питания определяли «гравиметрическим» балансовым методом [10]. Гусениц одного возраста содержали в садках по 25 экз. в каждом, в трех повторностях, при температуре 21–23^{0}С. Повышенную влажность поддерживали ежедневным смачиванием ветвей корма.

После линьки у каждой группы гусениц ежедневно учитывали количество потребленного корма (С) и выделенных экскрементов (F).

Взвешивание проводили на торзионных и аналитических весах. Все величины выражали в абсолютно сухой массе. Сухую массу тела гусениц определяли на контрольной группе особей, воспитывавшихся в режиме опыта. Полученные данные использовали для расчета эколого-физиологического показателя питания (коэффициент утилизации корма (КУ)):

$$КУ = A \cdot C^{-1} \cdot 100\%,$$

где А – усвоенный корм; С – количество потребленного корма (эту формулу использовали для определения утилизации тяжелых металлов, содержащихся в корме гусениц).

Экскременты гусениц взвешивали и высушивали до постоянного веса при температуре 65^{0}С.

Образцы листьев для химического анализа на протяжении 1996–2003 гг. заготавливали следующим образом: 300 г листа, собранного со всех сторон кроны дерева, запаривали на водяной бане до исчезновения зеленого цвета, затем высушивали в темноте и размалывали на мельнице ЛЗМ.

Содержание микроэлементов Cu, Zn, Pb в листьях, экскрементах, гусеницах шелкопрядов определялось по методикам, описанным Х.Н. Починком [11] (1976), а также с помощью прибора «Спектроскан-20». Активность каталазы определялась по методике, изложенной в пособии Ю.Б. Филипповича и соавт. [12] (1983).

Результаты и их обсуждение. В научной литературе нами не обнаружено данных о содержании и динамике меди, цинка и свинца в кормовых растениях, экскрементах и телах гусениц шелкопрядов. В ходе исследований нами обнаружено присутствие в листьях дуба черешчатого, березы повислой и ивы корзиночной меди, цинка и свинца в следующих количествах (табл. 1).

В листьях всех растений содержание меди, цинка и свинца возрастает к концу вегетации.

Репозиторий ВГУ

Меди больше всего накапливается в листьях березы, в листьях дуба содержание меди минимальное, по сравнению с березой и ивой. Цинка в листьях дуба также меньше, чем в листьях березы и ивы. Свинца больше всего накапливается в листьях березы, лист дуба и ивы содержит меньшее количество свинца. Итак, лист дуба характеризуется меньшим содержанием меди, цинка и свинца по сравнению с березой и ивой. Лист березы накапливает больше всего меди и свинца. Содержание цинка в листьях ивы и березы примерно одинаковое на всем протяжении вегетации. Согласно данным табл. 2, в экскрементах гусениц дубового шелкопряда наблюдаются увеличение содержания свинца на всех кормовых растениях и некоторое уменьшение количества меди и цинка к концу вегетации.

У гусениц непарного шелкопряда в экскрементах в течение лета также увеличивается содержание свинца и уменьшается количество меди и цинка. В экскрементах березового шелкопряда количество свинца возрастает к концу вегетации, а количество меди и цинка не имеет четко выраженной направленности. Анализ содержания тяжелых металлов в экскрементах гусениц шелкопрядов в зависимости от вида кормового растения показал, что существует связь между количеством тяжелых металлов в листьях и экскрементах. Так, свинца больше всего в листьях березы, и в экскрементах всех шелкопрядов на березе также содержится большее количество этих металлов.

В целом судить об усвоении тяжелых металлов организмом гусениц можно только по коэффициенту утилизации. Косвенные данные об особенностях утилизации тяжелых металлов в организме чешуекрылых содержат сведения о накоплении меди, цинка и свинца гусеницами перед окукливанием, приведенные в табл. 3.

Таблица 1

Сезонная динамика тяжелых металлов в листьях кормовых растений шелкопрядов

Месяц	Содержание, % сухой массы		
	Cu	Zn	Pb
Дуб (контроль)			
Июнь	0,0002	0,003	0,00003
Июль	0,0003	0,003	0,00005
Август	0,0004	0,004	0,00007
Береза			
Июнь	0,0004	0,004	0,00007
Июль	0,0005	0,003	0,00009
Август	0,0007	0,005	0,00011
Ива			
Июнь	0,0003	0,004	0,00005
Июль	0,0004	0,003	0,00007
Август	0,0006	0,005	0,00007

Таблица 2

Сезонная динамика тяжелых металлов в экскрементах гусениц шелкопрядов на разных кормовых растениях

Кормовое растение	Месяц	Содержание элементов, % сухой массы								
		Дубовый шелкопряд			Непарный шелкопряд			Березовый шелкопряд		
		Cu	Zn	Pb	Cu	Zn	Pb	Cu	Zn	Pb
Дуб (контроль)	июнь	0,0003	0,002	0,00001	0,0001	0,001	0,00002	0,0003	0,002	0,00002
	июль	0,0001	0,002	0,00002	0,00005	0,001	0,00004	0,0003	0,001	0,00003
	август	0,0001	0,001	0,00003	–	–	–	–	–	–
Береза	июнь	0,0003	0,002	0,00003	0,0002	0,002	0,00005	0,0004	0,002	0,00004
	июль	0,0003	0,002	0,00005	0,0001	0,002	0,00006	0,0003	0,002	0,00003
	август	0,0002	0,001	0,00007	–	–	–	–	–	–
Ива	июнь	0,0002	0,002	0,00002	0,0002	0,002	0,00004	0,0002	0,003	0,00003
	июль	0,0002	0,002	0,00002	0,0001	0,001	0,00005	0,0003	0,003	0,00003
	август	0,0003	0,001	0,00005	–	–	–	–	–	–

Репозиторий ВГУ

Таблица 3

Содержание тяжелых металлов в гусеницах шелкопрядов перед окукливанием на разных кормовых растениях

Кормовое растение	Содержание, % сухой массы		
	Cu	Zn	Pb
Непарный шелкопряд			
Дуб (контроль)	0,000009	0,00008	0,000003
Береза	0,000007	0,00005	0,000003
Ива	0,000006	0,00005	0,000003
Дубовый шелкопряд			
Дуб (контроль)	0,000004	0,00003	0,000005
Береза	0,000002	0,00003	0,000007
Ива	0,000002	0,00002	0,000004
Березовый шелкопряд			
Дуб (контроль)	0,000003	0,00003	0,000004
Береза	0,000002	0,00003	0,000007
Ива	0,000001	0,00002	0,000005

На основании данных табл. 3 можно сделать вывод о том, что непарный шелкопряд на всех растениях накапливает к концу гусеничной стадии самое большое количество меди и цинка и минимальное количество свинца. Дубовый и березовый шелкопряды содержат примерно одинаковое количество меди, цинка и свинца перед окукливанием на каждом из растений. Но если сравнивать содержание тяжелых металлов в телах гусениц всех шелкопрядов в зависимости от вида кормового растения, то больше всего меди и цинка накапливается гусеницами при питании листом дуба, меньше – при питании листом ивы.

Свинца у дубового и непарного шелкопрядов больше всего накапливается в теле гусениц при питании листом березы, который содержит максимальное количество этого элемента, а у непарного шелкопряда содержание свинца одинаково в телах гусениц на всех кормовых растениях.

Таким образом, изученные виды чешуекрылых обладают избирательностью в отношении накопления меди, цинка и свинца на разных кормовых растениях. Содержание тяжелых металлов Cu, Zn и Pb в листьях дуба меньше, чем в листьях, березы и ивы, а насекомые при питании листом дуба накапливают максимальное количество Cu и Zn и минимальное количество свинца. Если сравнить содержание тяжелых металлов в листьях кормовых растений и экскрементах, то в основном в экскрементах меньше Cu, Zn и Pb, чем в листьях, примерно в 2–3 раза, а если сравнить содержание этих элементов в листьях и телах гусениц, то различие достигает одного–двух порядков, т.е. перемещение тяжелых металлов из растения в организм происходит медленно.

Более информативны данные об утилизации тяжелых металлов гусеницами пятого возраста шелкопрядов из листа кормовых растений, суммированные в табл. 4.

Из данных табл. 4 следует, что полифаг – непарный шелкопряд усваивает медь и цинк лучше, чем олигофаги – дубовый и березовый шелкопряды, и накапливает в своем организме около 50,0% Pb, а остальное выделяет с экскрементами. Олигофаги – дубовый и березовый шелкопряды усваивают около 80,0% Pb и только 20,0% удаляют из организма с экскрементами при питании листом всех кормовых растений. Следует отметить, что при питании на дубе количество утилизированного свинца несколько снижается по сравнению с питанием на березе и иве в организме всех шелкопрядов, т.е. влияние кормового растения на процессы усвоения тяжелых металлов гусеницами шелкопрядов прослеживается четко на примере дуба.

Количество усвоенной меди также зависит от вида кормового растения. Больше всего меди утилизируют дубовый и непарный шелкопряды из листа дуба, меньше – из листа березы и ивы. Березовый шелкопряд извлекает из листа всех кормовых растений приблизительно одинаковое количество меди. Непарный шелкопряд из листа дуба и березы извлекает на 10,0% больше меди, чем из листа ивы, а цинка получает из всех кормовых растений приблизительно равное количество. Олигофаги – дубовый и непарный шелкопряды из листа дуба и березы получают равное количество цинка, а из листа ивы достоверно меньшее количество – на 10,0–14,0% меньше, чем из листа дуба и березы, хотя содержание этого элемента в листве дуба, березы и ивы примерно одинаково.

Репозиторий ВГУ

Таблица 4

Утилизация тяжелых металлов листа кормовых растений гусеницами V возраста дубового, непарного и березового шелкопрядов

Кормовое растение	Коэффициент утилизации (КУ), %		
	Cu	Zn	Pb
Дубовый шелкопряд			
Дуб (контроль)	78,0±2,35	61,8±1,49	77,7±2,30
Береза	66,3±2,14	63,6±1,66	80,5±3,21
Ива	67,1±1,76	56,4±1,94	81,5±1,71
Непарный шелкопряд			
Дуб (контроль)	88,3±1,55	75,0±3,10	45,0±1,25
Береза	86,1±2,13	76,5±1,45	53,3±1,46
Ива	79,4±2,06	73,5±2,25	43,7±1,28
Березовый шелкопряд			
Дуб (контроль)	68,8±3,18	68,9±1,38	73,3±2,73
Береза	70,0±1,15	67,6±1,64	83,7±2,19
Ива	65,0±2,14	57,1±1,75	81,8±2,36

Таблица 5

Активность каталазы гусениц V возраста шелкопрядов в зависимости от их трофической специализации

Вид насекомого	Активность каталазы (ммк/л гртк. в мин.)	
	дуб	береза
Китайский дубовый шелкопряд	0,80±0,06	0,28±0,06
Непарный шелкопряд	1,21±0,07	0,83±0,04
Березовый шелкопряд	0,51±0,04	0,32±0,03

Учитывая важную роль меди и цинка в организме животных, которая заключается в том, что Cu^{2+} входит в состав важнейшей окислительно-восстановительной ферментной системы цитохромов и служит катализатором многих химических реакций; Zn^{2+} – катализатор таких важнейших ферментов, как РНК- и ДНК-полимераза, карбоангидраза, карбоксипептидаза, дегидрогеназы [13], можно констатировать, что накопление непарным шелкопрядом таких необходимых и жизненно важных элементов, как Cu^{2+} и Zn^{2+}, взаимосвязано с его большими энергетическими потребностями.

В научной литературе имеются сведения о том, что цинк индуцирует синтез детоксикационных веществ (металлотионеиды), удаляющих тяжелые металлы из организма [14–15]. Так как свинец не входит в число микроэлементов, необходимых для жизнедеятельности организма [16], то уменьшение его утилизации или увеличение скорости выведения из организма непарного шелкопряда с экскрементами, возможно, связано с повышенным количеством цинка в организме гусениц (табл. 4), который определяется его лучшим усвоением: КУ цинка у непарного шелкопряда превышает аналогичный показатель у дубового и березового шелкопрядов на 15,0–20,0% (табл. 4).

Следовательно, полифаг – непарный шелкопряд усваивает большее количество необходимых элементов цинка и меди, чем олигофаги – дубовый и березовый шелкопряды, и лучше выводит из организма ядовитый элемент – свинец, что свидетельствует о его более высокой экологической пластичности. Одним из факторов, способствующих выведению из организма свинца, является повышенное содержание цинка в гусеницах непарного шелкопряда, потому что цинк, по новейшим данным, способствует удалению тяжелых металлов из организма путем участия в синтезе металлотионеидов.

Металлотионеиды рассматриваются как специфические белки системы детоксикации, основная функция которых направлена на связывание токсичных металлов, перевод их в неактивную форму [17]. Устойчивость организма к воздействию тяжелых металлов характеризуется высоким уровнем каталазы [18]. Для про-

Репозиторий ВГУ

верки устойчивости шелкопрядов к воздействию тяжелых металлов корма мы определили активность каталазы в гусеницах V возраста дубового, березового и непарного шелкопрядов, как представителей олиго- и полифагов (табл. 5).

Из данных табл. 5 следует, что полифаг – непарный шелкопряд обладает более выраженной устойчивостью к воздействию тяжелых металлов, содержащихся в корме, чем олигофаги – дубовый и березовый шелкопряды, потому что активность каталазы как на дубе, так и на березе у непарного шелкопряда достоверно превышает активность каталазы дубового и березового шелкопрядов на тех же растениях.

Каталаза – важнейший окислительный фермент, отражающий уровень обмена веществ в организме и реагирующий на состав кормового субстрата. Уровень активности каталазы при питании гусениц листом дуба выше, чем при питании листом березы, следовательно, питание листом дуба активирует процессы жизнедеятельности насекомых и повышает их устойчивость к воздействию стрессовых ситуаций, к которым можно отнести присутствие в корме ядовитого элемента – свинца.

Итак, полифаг – непарный шелкопряд имеет более высокий уровень активности фермента каталазы, как на дубе, так и на березе, по сравнению с олигофагами – дубовым и березовым шелкопрядами и, следовательно, более устойчив к воздействию тяжелых металлов и имеет более высокий уровень энергетического обмена.

Заключение. Лист дуба характеризуется меньшим содержанием меди, цинка и свинца по сравнению с березой и ивой. Полифаг – непарный шелкопряд усваивает большее количество необходимых элементов цинка и меди, чем олигофаги – дубовый и березовый шелкопряды, и лучше выводит из организма ядовитый элемент – свинец, что свидетельствует о его более высокой экологической пластичности. Согласно данным об уровне активности каталазы непарный шелкопряд более устойчив к воздействию тяжелых металлов и имеет более высокий уровень энергетического обмена по сравнению с олигофагами – дубовым и березовым шелкопрядами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Gongatskii, K.B. Heavy metal pollution and Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the vicinity of the Kosogorski metallurgie plant at Kosaya Gora / K.B. Gongatskii, R.O. Butovsky // Pollut. Undiced Changes Soil Invettebrate Foord-Webs, 1998. – P. 55–63.
2. Butovsky, R.O. Heavy metal in invettebrate communities of polluted tetrestrial ecosystems in Russia and Western Europe / R.O. Butovsky // Pollut. Undiced Changes Soil Invettebrate Foord-Webs, 1998. – P. 87–97.
3. Лукашев, К.И. Изучение загрязнения почв тяжелыми металлами на примере городов Беларуси / К.И. Лукашев, Л.В. Окунь // Докл. АН БССР, 1991. – Т. 35. – № 11. – С. 1009–1012.
4. Кадацкий, В.Б. Распределение форм тяжелых металлов в естественных ландшафтах Беларуси / В.Б. Кадацкий, Л.И. Васильева, Н.И. Тановицкая, С.Е. Головатый // Экология. – 2001. – № 1. – С. 33–37.
5. Денисова, С.И. Теоретические основы разведения китайского дубового шелкопряда в Беларуси / С.И. Денисова. – Минск: УП Технопринт, 2002. – 234 с.
6. Синицкий, Н.Н. Разведение дубового шелкопряда / Н.Н. Синицкий, С.М. Гершензон, П.О. Ситько, Е.В. Карлаш // Киев: Изд-во АН УССР, 1952. – 170 с.
7. Литвенков, А.А. Особенности развития гусениц дубового шелкопряда моновольтинной породы «Полесский тассар» на иве серой в условиях БССР / А.А. Литвенков // Научные труды УСХА. – Киев, 1981. – С. 66–68.
8. Krieger, R.J. Detoxication enzymes in the guts of caterpillars: an evolutionary answer to plant defenses? / R.J. Krieger, P.P. Feeny, C.F. Wilkinson // Science. – 1971. – Vol. 197. – P. 579–581.
9. Кожанчиков, И.В. Отряд Чешуекрылые или бабочки / И.В. Кожанчиков // Вредители леса. Справочник. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – Т. 1. – С. 35–285.
10. Waldbauer, G.P. The consumption and utilization of food by insects / G.P. Waldbauer // Adv. Insect Physiol, 1968. – Vol. 5. – P. 254–288.
11. Починок, Х.Н. Методы биохимического анализа растений / Х.Н. Починок. – Киев: Навукова думка, 1976. – 334 с.
12. Филиппович, Ю.Б. Практикум по общей биохимии / Ю.Б. Филиппович, Т.А. Егорова, Г.А. Севастьянов. – М.: Просвещение, 1983. – 318 с.
13. Леннинджер, А. Основы биохимии: в 3 т. / А. Леннинджер. – М.: Мир, 1985. – Т. 1. – 450 с.
14. Саванина, Я.В. Значение глутатионовой системы в накоплении и детоксикации тяжелых металлов в клетках цианобактерий и микроводорослей / Я.В. Саванина, А.Ф. Лебедева, Е.Л. Барский // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16, Биология. – 2003. – № 3. – С. 29–37.
15. Veal, E.A. Distinct roles glutathione S-transferases in the oxidative stress response / E.A. Veal, W.M. Toone, N. Jones, V.A. Morgan // J. Biol. Chem. – 2002. – Vol. 277, № 38. – P. 35523–35531.
16. Шмидт-Нильсен, К. Физиология животных. Приспособления и среда. Кн. 1 / К. Шмидт-Нильсен. – М.: Мир, 1982. – 416 с.
17. Xiang, C. The biological function of glutatrione revisited in arabidopsis transgenic plants with aftered glutatheone levels / C. Xiang, B.L. Werner, T.M. Christensen, D.J. Oliver // Plant. Physiol. – 2001. – Vol. 126, № 2. – P. 564–574.
18. Randhawa, V.K. Role of oxidative stress and thiol antioxidant enzymes in nickel toxicity and resistance in strain of the freen alga Scenedesmus acutus f. alternans / V.K. Randhawa, F. Zhou, X. Sin, C. Nalewajko, D.J. Kurshner // Can. J. Microbiol. – 2001. – Vol. 47, № 11. – P. 987–993.

Поступила в редакцию 05.03.2012. Принята в печать 16.04.2012

Адрес для корреспонденции: 210001, г. Витебск, ул. Зеньковой, д. 18, кв. 3 – Денисова С.И.

Репозиторий ВГУ