

УДК 581.1:632.122.1

DOI: 10.17072/1994-9952-2020-1-63-69.

Л. А. Чудинова, Д. Р. Конова

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

ДИНАМИКА УГЛЕВОД-ФЕРМЕНТНОГО КОМПЛЕКСА ПРОРОСТКОВ РЖИ ПРИ АДАПТАЦИИ К ИОНАМ СВИНЦА ПОСЛЕ ТЕПЛОВОГО ЗАКАЛИВАНИЯ И БЕЗ НЕГО

Изучали динамику содержания глюкозы, активности амилазы и инвертазы, а также интенсивность фотосинтеза в процессе адаптации проростков ржи к свинцовому стрессу (1 мМ раствор ацетата свинца) в условиях наличия или отсутствия теплового закаливания (+40°C, 3 ч.). Установили значительное снижение уровня обоих фондов глюкозы (компартиментированного и свободного), вызываемое как негативным воздействием свинца на интенсивность фотосинтеза, так и усилением оттока сахаров из листьев в корни в результате снижения активности инвертазы. Другой возможной причиной можно считать высокую степень метаболизации глюкозы, на что косвенно указывает рост активности амилазы. Предполагается, что в реализации механизма теплового закаливания участвуют оба фонда глюкозы (свободный и компартиментированный), что обеспечивает сочетание повышенного уровня жизнедеятельности и развитие металлоустойчивости растений.

Ключевые слова: проростки ржи; ацетат свинца; тепловое закаливание; глюкоза; интенсивность фотосинтеза; активность амилазы и инвертазы.

L. A. Chudinova, D. R. Konova

Perm State University, Perm, Russian Federation

DYNAMICS OF THE CARBOHYDRATE-ENZYME COMPLEX OF RYE SEEDLINGS WHEN ADAPTING TO LEAD IONS AFTER HEAT HARDENING AND WITHOUT IT

We studied the dynamics of glucose content, the activity of amylase and invertase, as well as the intensity of photosynthesis in the process of adaptation of rye seedlings to lead stress (1 mM solution of lead acetate) in the presence or absence of heat hardening (+ 40 ° C, 3 h). We found a significant decrease in the level of both glucose funds (compartmentalized and free), caused both by the negative effect of lead on the intensity of photosynthesis and by an increase in the outflow of sugars from leaves to the roots as a result of a decrease in invertase activity. Another possible reason is a high degree of glucose metabolism, as indirectly indicated by an increase in amylase activity. It is assumed that both glucose funds are involved in the implementation of the thermal hardening mechanism, which provides a combination of an increased level of vital activity and the development of metal resistance of plants

Key words: rye seedlings; lead acetate; thermal hardening; glucose; photosynthesis rate; amylase and invertase activity.

Введение

Тяжелые металлы (в первую очередь ртуть, кадмий и свинец) относятся к числу наиболее опасных химических загрязняющих веществ, которые даже в небольших количествах способны оказывать токсическое влияние на различные организмы, в том числе на растения. В силу этого ведутся активные исследования металлоустойчивости растений, однако полученные сведения зачастую носят противоречивый характер. Кроме того, такие работы в основном касаются дикорастущих видов растений, тогда как культурные виды изучены в гораздо меньшей степени [Yang et al., 2005; Титов, Казнина, Таланова, 2014].

Недостаточно сведений и о закаливающем дей-

ствии повышенной температуры на развитие металлоустойчивости растений, хотя во многих исследованиях отмечается протекторный эффект кратковременного теплового шока к последующему тепловому, холодному, солевому воздействию и водному дефициту [Титов, Таланова, 2009].

Важная роль углеводного обмена для процессов адаптации растений к различным стрессорам в настоящее время не вызывает сомнения. Однако направленность превращений углеводно-ферментного комплекса в условиях стресса до настоящего времени остается предметом дискуссии. Одни авторы считают, что это результат деструктивных процессов, связанных с повреждением клеток, другие – одна из составляющих ком-

плекса защитных реакций на стресс [Сабельникова, 2007; Трунова, 2007]. Следует отметить, что наибольшее количество экспериментальных данных по углеводному обмену получено при изучении гипотермии. В то же время исследованию роли данного обмена в формировании металлоустойчивости уделялось значительно меньше внимания.

Сформировалось мнение, что усиление гидролиза полимерных форм углеводов, в том числе и низкомолекулярных олигосахаридов, является неспецифической ответной реакцией растений на неблагоприятные воздействия различной природы [Карпец, Колупаев, 2009]. Но четкие экспериментальные доказательства связи активности гидролитических ферментов с формированием металлоустойчивости растений на сегодняшний день отсутствуют.

Следует также отметить, что в большинстве работ изучалась динамика концентрации углеводов в растительных клетках в состоянии стресса, но не учитывалась их компартментация (или разделение на отдельные фонды). Необходимость компартментирования низкомолекулярных сахаров определяется их полифункциональностью на уровне клетки. Проявляется компартментация в том, что в определенных физиологических или биохимических процессах участвует не вся масса внутриклеточного вещества, а только некоторая его часть. Иными словами – в разной доступности разных фондов для определенных функций, что обеспечивается наличием внутриклеточных мембран. Не исключена, хотя и имеет меньшее значение, компартментация, основанная на различии свойств отдельных зон цитозоля в пределах клетки [Холодова, 1978]. Проведенные нами ранее исследования позволили сделать предположение, что изменение компартментации глюкозы и сахарозы, является условием реализации защитных функций этих моносахаридов в условиях стресса [Чудинова, Чернышева, 2017].

Все вышесказанное даёт основание для изучения динамики свинцовой устойчивости проростков ржи, содержания в них свободного (СФ) и компартментированного (КФ) фондов глюкозы и активности ключевых гидролитических ферментов углеводного обмена (амилазы и инвертазы) в условиях наличия или отсутствия предобработки повышенной температурой, что и является целью данной работы.

Объект и методы исследований

Исследования проводили на 10-дневных проростках ржи посевной (озимая форма, сорт Вятка 2), которые выращивали на вермикулите в климатической камере ШН-М при температуре 20°C, влажности 75% и освещенности люминесцентными лампами 16 ч. в сутки (1-й вариант – контроль).

Затем проростки подвергали стрессовым воздействиям по следующей схеме: 2 вариант – экспозиция на 1 мМ растворе ацетата свинца; 3 вариант – предобработка 3 ч. при +40°C, затем экспозиция на 1 мМ растворе ацетата свинца.

Анализировали интенсивность роста по длине побега и его сырой массе на 3-и и 8-е сут. свинцового стресса (повторность 20-кратная); содержание СФ глюкозы (экстракция из гомогената 10 мин. при 80°C) и КФ глюкозы (экстракция из гомогената 50 мин. при 80°C) определяли по методу Вознесенского [Большой практикум ..., 2012] (повторность 3-кратная); интенсивность фотосинтеза определяли фотоколориметрическим методом по содержанию углерода в листьях [Аликов, 1983] (повторность 3-кратная).

Результаты обрабатывали статистически, с использованием однофакторного дисперсионного анализа в программе Stadia. Определяли достоверность различий между вариантами по наименьшей существенной разнице ($d > НСР_{0.05}$).

Результаты и их обсуждение

Рост является интегральным показателем, отражающим степень адаптации растения к окружающей среде, а торможение ростовых процессов – это один из ранних признаков повреждающего действия неблагоприятных факторов на растения. Нами были проанализированы два параметра, характеризующих интенсивность роста: линейные размеры и сырая масса побегов ржи (рис. 1).

Полученные результаты показали заметное ингибирование накопления сырой биомассы побегов ржи после 3-суточного роста на 1мМ растворе ацетата свинца и последующую остановку роста проростков на 8-е сут. в этих же условиях по сравнению с контролем. Предварительное тепловое воздействие (+40°C, 3 ч.) заметно уменьшило рост ингибирующий эффект свинца (рис.1, А). Сходные тенденции (но с меньшей амплитудой) наблюдали и в отношении динамики длины побегов (рис. 1, Б).

Токсическое действие тяжелых металлов на растения основано на следующих процессах: вмешательство в функционирование ферментных систем; нарушение баланса элементов питания; изменение мембран, приводящее к нарушению ближнего и дальнего транспорта [Титов, Казнина, Таланова, 2014].

Полученные нами данные вполне согласуются с имеющимися в литературе сведениями о повышении металлоустойчивости растений после непродолжительной тепловой предобработки [Титов, Таланова, 2009; Чудинова, Чернышева, 2017]. Можно предположить, что это является результатом теплового закаливания, которое, как правило, сопровождается изменениями термостабильности белков и определенных функций клеток, в резуль-

тате чего активируются защитно-приспособительные процессы. Многие авторы положительное влияние теплового закаливания на последующую устойчивость растений к разным стрессорам связывают с индукцией синтеза белков теплового шо-

ка и с их активным участием в защите клетки от токсичного действия тяжелых металлов [Suzuki, Koizumi, Sano, 2001; Карпец, Колупаев, 2009; Титов, Казнина, Таланова, 2014].

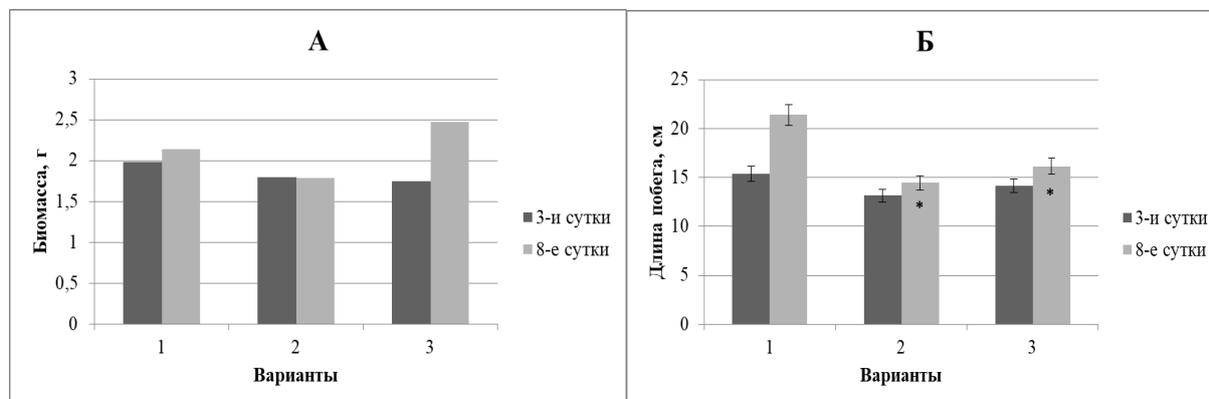


Рис. 1. Динамика биомассы (А) и длины побегов (Б) проростков ржи при свинцовом стрессе в условиях предобработки повышенной температурой и без нее

Здесь и далее: 1 – контроль; 2 – экспозиция на 1 мМ растворе ацетата свинца; 3 – экспозиция 3 ч. при 40°C, затем на 1 мМ растворе ацетата свинца. * - различие с 1-м вариантом достоверно; # - различие со 2-м вариантом достоверно ($d > НСР_{0.05}$)

Не вызывает сомнения, что адаптация растений к действию тяжелых металлов представляет собой сложный многокомпонентный процесс, включающий различные физиолого-биохимические механизмы, которые, дополняя друг друга, обеспечивают определенный уровень металлоустойчивости, зависящий от генотипа [Титов, Таланова, 2009].

Полученные нами ранее результаты показали участие обоих фондов (СФ и КФ) глюкозы и саха-

розы в формировании устойчивости овса к кадмиевому стрессу [Чудинова, Чернышева, 2017]. Было сделано предположение, что СФ растворимых сахаров участвует в активном метаболизме, а КФ – в формировании кадмиевой устойчивости.

Как видно из рис. 2, у контрольных проростков ржи количество обоих фондов глюкозы было примерно одинаковым и достаточно стабильным в течение всего эксперимента.

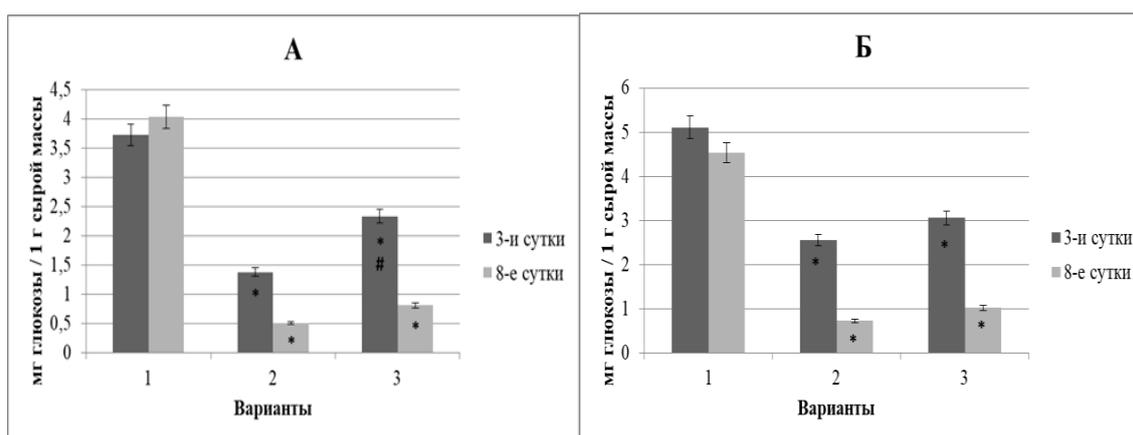


Рис. 2. Динамика содержания СФ (А) и КФ (Б) глюкозы в проростках ржи при свинцовом стрессе в условиях предобработки повышенной температурой и без нее

В условиях монодействия свинца (рис. 2, 2-й вар.) наблюдалось существенное уменьшение уровня глюкозы на 3-и сут. воздействия до 37% (СФ) и 27% (КФ) от контроля. По мере увеличения времени экспозиции до 8 сут. содержание обоих фондов глюкозы падало до 13–16% от контроля.

При комбинировании теплового закаливания и последующей экспозиции в растворе свинца (рис. 2, 3-й вар.) содержание обоих фондов глюкозы также падало, однако амплитуда снижения была значительно меньше (до 63% от контроля при 3-суточной экспозиции и до 23% от контроля при 8-

суточной экспозиции), чем в варианте с монодействием свинца.

На основании полученных результатов можно предположить, что рост, ингибирующий эффект свинца, связан с существенным снижением уровня СФ и КФ глюкозы, особенно в период специализированной адаптации (8-суточный стресс). Возможно, это определяется интенсивным расходом глюкозы на поддержание структурного и энергетического метаболизма в условиях свинцового стресса. Так, уменьшение содержания растворимых сахаров некоторые авторы объясняют расходом глюкозы на перехват активных форм кислорода и на включение альтернативных путей дыхания [Дерябин и др., 2007].

Поскольку тепловая предобработка примерно в одинаковой степени влияла на СФ и КФ глюкозы, а именно обеспечивала более высокий их уровень в условиях последующего свинцового стресса, то можно предположить, что оба фонда глюкозы яв-

ляются составной частью механизма теплового закаливания, направленного на развитие адаптационных процессов, обеспечивающих повышение металлоустойчивости растений. В большей степени положительный эффект закаливания проявился при 3-суточном свинцовом стрессе, тогда как при более длительном воздействии свинца (8 сут.) – был существенно слабее.

Внутриклеточная концентрация растворимых сахаров у растений определяется главным образом интенсивностью фотосинтеза, гидролизом запасных полисахаридов, а также скоростью их оттока из листьев в нефотосинтезирующие органы.

В связи с этим одной из наших задач было изучение интенсивности фотосинтеза проростков. Полученные результаты (рис. 3) показали существенное снижение этого показателя в условиях свинцового стресса (особенно на 8-е сут. воздействия), которое, однако, было достоверно меньше в варианте с предварительным тепловым закаливанием.

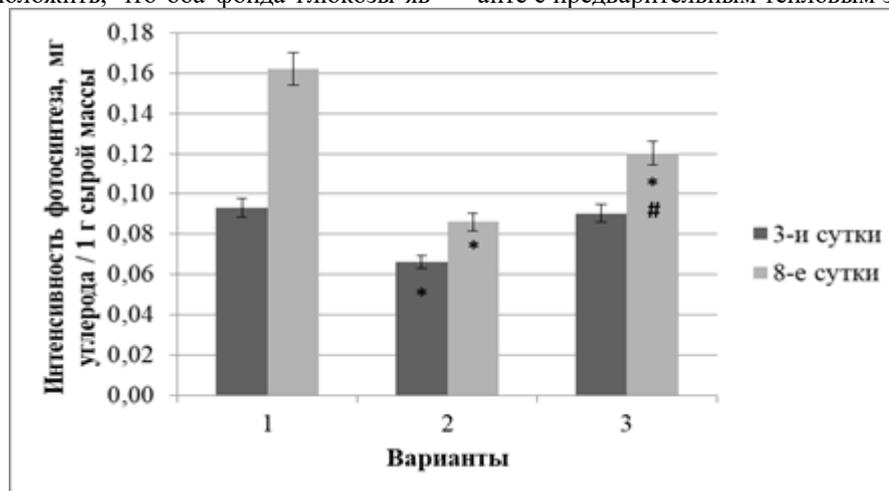


Рис. 3. Динамика интенсивности фотосинтеза в проростках ржи при свинцовом стрессе в условиях предобработки повышенной температурой и без обработки

Негативное действие тяжелых металлов на фотосинтез проявляется в нарушении ультраструктуры хлоропластов, уменьшении содержания фотосинтетических пигментов, ингибировании активности ферментов цикла Кальвина, а также в замедлении скорости электронного транспорта и поступления в клетки CO_2 . Причем степень торможения фотосинтеза во многом зависит от концентрации металла в окружающей среде [Титов, Казнина, Таланова, 2014].

Содержание растворимых сахаров в условиях воздействия стрессоров различной природы, по мнению некоторых авторов [Трунова, 2007], в значительной степени определяется активностью гидролитических ферментов – амилазы и инвертазы. Амилолитическая активность определяет уровень пластидного крахмала, а также крахмала амилопластов, выполняющих роль своеобразного депо глюкозы. Инвертаза катализирует необратимое

расщепление сахарозы на глюкозу и фруктозу, которые затем используются в процессе метаболизма.

В растениях было зафиксировано как увеличение, так и падение активности гидролитических ферментов в ответ на стрессы различной природы, интенсивности и продолжительности (гипертермию, засоление, обезвоживание, раневые воздействия, заражение патогеном). При этом, как отмечают авторы [Сабельникова, 2007; Синкевич и др., 2008], изменение активности амилазы и инвертазы может происходить быстро за счет регуляции каталитической активности уже существующих молекул фермента в результате взаимодействия с гетерогенными белками-ингибиторами, изменения изоферментного состава, а также вследствие взаимного перехода растворимой и связанной форм. Нами была исследована динамика активности амилазы и инвертазы в проростках ржи

при монодействии ацетата свинца в условиях отсутствия или наличия тепловой предобработки (рис. 4).

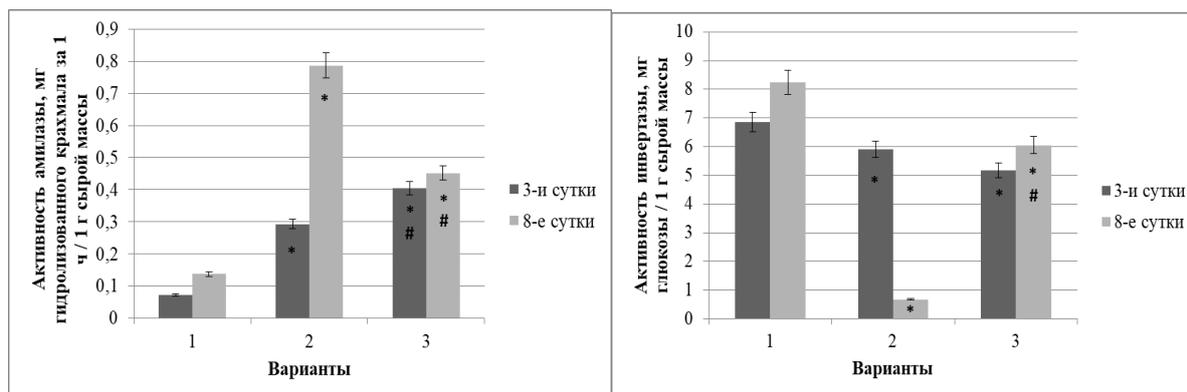


Рис. 4. Динамика активности амилазы (А) и инвертазы (Б) в побегах ржи при свинцовом стрессе в условиях предобработки повышенной температурой и без нее

Полученные результаты показали рост активности амилазы в условиях свинцового стресса, усиливающийся по мере длительности воздействия (рис. 4, А). При комбинировании теплового закаливания и ацетата свинца повышенный уровень активности амилазы сохранился, но был достоверно ниже, чем в варианте с монодействием свинца.

Поскольку наблюдаемое нами увеличение активности амилазы при свинцовом стрессе не приводило к росту содержания глюкозы, то можно предположить изменение в этих условиях соотношения между изоформами амилазы в сторону увеличения доли β -амилаз, которые относят к стресс-индуцируемым белкам. Результатом гидролиза крахмала под действием β -амилаз является накопление мальтозы, а не глюкозы [Даффус, Даффус, 1987].

Было установлено снижение активности инвертазы в побегах опытных вариантов, причем более сильное в условиях монодействия свинца по сравнению с контролем, и менее сильное в варианте с тепловым закаливанием (рис. 4, Б). Можно предположить, что пониженная активность инвертазы, которая сопровождалась снижением уровня глюкозы, указывает на возможную загрузку флоэмы и транспорт сахарозы в корни в условиях свинцового стресса, что, вероятно, имеет адаптивное значение. В литературе уже указывалось, что процессы оттока сахаров из листьев в корни играют значительную роль в адаптации теплолюбивых растений к низким положительным температурам [Попов, 2002].

Резюмируя полученные нами данные, следует отметить, что у проростков ржи примерно в одинаковом соотношении формируются два фонда глюкозы – свободный, предположительно участвующий в активном метаболизме, и компартиментированный, предположительно участвующий в формировании устойчивости. Адаптация проростков к

свинцовому стрессу сопровождается значительным снижением уровня обоих фондов глюкозы. Основной причиной этого следует рассматривать показанное нами отрицательное воздействие свинца на интенсивность фотосинтеза. Другой возможной причиной можно считать высокую степень метаболизации глюкозы, ее непосредственное участие в формировании устойчивости. Об этом косвенно свидетельствует повышенная активность амилазы у проростков, подвергнутых воздействию свинца. Снижение активности инвертазы в этой ситуации, вероятно, должно усиливать отток сахаров из листьев в корни, что также является адаптивной реакцией.

Предварительное тепловое закаливание ослабляет негативный эффект свинца на все изучаемые нами показатели обмена глюкозы. Можно предположить, что в реализации механизма теплового закаливания участвуют оба фонда глюкозы (СФ и КФ), что обеспечивает сочетание повышенного уровня жизнедеятельности и развитие высокой металлоустойчивости растений.

Библиографический список

- Аликов Х.К. Фотоколориметрический метод определения содержания углерода в листьях мокрым сжиганием в хромовой смеси // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л., 1983. Вып. 2. С. 6–14.
- Большой практикум «Биохимия»: лабораторные работы / сост. М.Г. Кусакина, В.И. Суворов, Л.А. Чудинова. Пермь, 2012. С. 26–35.
- Даффус К., Даффус Дж. Углеводный обмен растений. М.: Агропромиздат, 1987. 150 с.
- Дерябин А.Н. и др. Влияние сахаров на развитие окислительного стресса, вызванного гипотермией (на примере растений картофеля, экспрессирующих ген инвертазы дрожжей) // Физиология растений. 2007. Т. 54, №1. С. 39–46.

- Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е. Ответ растений на гипертермию: молекулярно-клеточные аспекты // Вестник Харьковского национального аграрного университета. Сер. Биология. 2009. Вып. 1 (16). С. 19–38.
- Попов В.Н. Сравнительное исследование низкотемпературной адаптации томата и огурца в связи с их углеводным метаболизмом: дис. ... канд. биол. наук. М., 2002. 115 с.
- Сабельникова Е.П. Роль углеводного метаболизма в устойчивости растений к гипотермии на примере картофеля, трансформированного геном дрожжевой инвертазы: дис. ... канд. биол. наук. М., 2007. 137 с.
- Синькевич М.С. и др. Динамика активности инвертаз и содержания сахаров при адаптации растений картофеля к гипотермии // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 4. С. 501506.
- Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В. Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск, 2014. 194 с.
- Титов А.Ф., Таланова В.В. Устойчивость растений и фитогормоны. Петрозаводск, 2009. 206 с.
- Трунова Т. И. Растение и низкотемпературный стресс. М.: Наука, 2007. 54 с.
- Холодова В.П. Компартиментация сахаров в тканях растений // Рост растений. Первичные механизмы: сб. статей. М.: Наука, 1978. 289 с.
- Чудинова Л.А., Чернышева Ю.Д. Динамика содержания растворимых сахаров в проростках овса в условиях раздельного и комбинированного действия повышенных температур и ацетата кадмия // История и методология физиолого-биохимических и почвенных исследований: сб. науч. тр. Пермь, 2017. С. 48–51.
- Suzuki N., Koizumi N., Sano H. Screening in cadmium-responsive genes in *Arabidopsis thaliana* // Plant Cell Environ. 2001. Vol. 24, № 11. P. 1177–1188.
- Yang X. et al. Molecular mechanisms of heavy metal hyperaccumulation and phytoremediation // J. Trace Elem. Med. Biol. 2005. Vol. 18. P. 339–353.
- References**
- Alikov Kh.K. [Photocolorimetric method for determining the carbon content in leaves by wet burning in a chrome mixture]. *Metody kompleksnogo izučeniya fotosinteza* [Methods of complex study of photosynthesis. Iss. 2]. Leningrad, 1983, pp. 6-14. (In Russ.).
- Kusakina M.G., Suvorov V.I., Chudinova L.A., comps. *Bol'shoj praktikum "Biochimija"* [Large workshop "Biochemistry": laboratory work]. Perm, 2012, pp. 26-35. (In Russ.).
- Duffus K., Duffus J. *Uglevodnyj obmen rastenij* [Carbohydrate Plant Exchange]. Moscow, Agropromizdat Publ., 1987. 150 p. (In Russ.).
- Deryabin A.N., Sinkevich M.S., Dubinina, I.M., Burkhanova E.A., Trunova T.I. [Effect of sugars on the development of oxidative stress induced by hypothermia (for example, potato plants expressing the invertase gene of yeast)]. *Plant Physiology*. V. 54, N 1 (2007): pp. 39-46. (In Russ.).
- Karpets Y.V., Kolupaev Yu.E. [Plant Response to hyperthermia: molecular and cellular aspects]. *Vestnik Char'kovskogo nacional'nogo agrarnogo universiteta. Serija biologija*. Iss. 1 (16) (2009): pp. 19-38. (In Russ.).
- Popov V.N. *Sravnitel'noe issledovanie nizkotemperaturnoj adaptacii tomata i ogurca v svjazi s ich uglevodnym metabolizmom*. Diss. cand. boil. nauk [Comparative study of low-temperature adaptation of tomato and cucumber in connection with their carbohydrate metabolism. Cand. Diss.]. Moscow, 2002. 115 p. (In Russ.).
- Sabelnikova E.P. *Rol' uglevodnogo metabolizma v ustojčivosti rastenij k gipotermii na primere kartofelja, transformirovannogo genom drožževoj invertazy*. Diss. cand. boil. nauk [The role of carbohydrate metabolism in plant resistance to hypothermia on the example of potatoes transformed with the yeast invertase gene. Cand. Diss.]. Moscow, 2007. 137 p. (In Russ.).
- Sinkevich M.S., Sabelnikova E.P., Deryabin A.N., Astakhova N.V., Dubinina I.M., Burkhanova E.A., Trunova T.I. [Activity of invertase and sugars in adaptation of potato plants to hypothermia]. *Fiziologija rastenij*. V. 55, N 4 (2008): pp. 501-506. (In Russ.).
- Titov A.F., Kaznina N.M., Talanova V.V. *Tjaželye metally i rastenija* [Heavy metals and plants]. Petrozavodsk, 2014. 194 p. (In Russ.).
- Titov A.F., Talanova V.V. *Ustojčivost' rastenij i fitogormony* [Stability of plants and phytohormones]. Petrozavodsk, 2009. 206 p. (In Russ.).
- Trunova T.I. *Rastenie i nizkotemperaturnyj stress* [Plant and low temperature stress]. Moscow, Nauka Publ., 2007. 54 p. (In Russ.).
- Kholodova V.P. [Compartmentalization of sugars in plant tissues]. *Rost rastenij. Pervičnye mehanizmy* [Plant Growth. Primary mechanism]. Moscow, Nauka Publ., 1978, 289 p. (In Russ.).
- Chudinova L.A., Chernysheva Yu.D. [Dynamics of the content of soluble sugars in seedlings of oats in the conditions of separate and combined action of high temperature and acetate of cadmium]. *Istorija i metodologija fiziologo-biochimičeskich i počvennych issledovanij* [History and methodology of physiological, biochemical and soil studies: collection of scientific works]. Perm, 2017, pp. 48-51. (In Russ.).
- Suzuki N., Koizumi N., Sano H. Screening in cadmium-responsive genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ*. V. 24, N 11. (2001): pp. 1177-1188.
- Yang X., Feng Y., He Z.L., Stoffella P.J. Molecular mechanisms of heavy metal hyperaccumulation and

phytoremediation. *J. Trace Elem. Med. Biol.* V. 18 (2005): pp. 339–353.

Поступила в редакцию 11.01.2020

Об авторах

Чудинова Лариса Алексеевна, кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии растений и экологии почв ФГБОУ ВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»
ORCID: 0000-0002-7143-3845
614990, Пермь, ул. Букирева, 15;
Chudinova.Lar@psu.ru; +79128810860

Конова Дина Радиковна, студент биологического факультета ФГБОУ ВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»
ORCID: 0000-0002-6507-2828
614990, Пермь, ул. Букирева, 15

About the authors

Chudinova Larisa Alekseevna, candidate of biology, associate professor of the Department of plant physiology and microorganisms Perm State University.
ORCID: 0000-0002-7143-3845
15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990;
Chudinova.Lar@psu.ru; +79128810860

Konova Dina Radikovna, student of Biological faculty Perm State University.
ORCID: 0000-0002-6507-2828
15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990

Информация для цитирования:

Чудинова Л. А., Конова Д. Р. Динамика углеводов-ферментного комплекса проростков ржи при адаптации к ионам свинца после теплового закаливания и без него // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2020. Вып. 1. С. 63–69. DOI: 10.17072/1994-9952-2020-1-63-69.

Chudinova L.A., Konova D.R. [Dynamics of the carbohydrate-enzyme complex of rye seedlings when adapting to lead ions after heat hardening and without it]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 1 (2020): pp. 63-69. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2020-1-63-69.

