

УДК 581.19+581.133.8

## МІДЬ ЯК ВАЖЛИВИЙ ЕЛЕМЕНТ ДЛЯ РОСТУ І РОЗВИТКУ РОСЛИН

Рязанова М.Є.

*Мідь як важливий елемент для росту і розвитку рослин- М.Є. Рязанова -Мідь є редокс-активним металом, який необхідний для процесів дихання, фотосинтезу, метаболізму азоту, лігніфікації та стійкості проти грибкових захворювань. У той же час діапазон концентрацій, які забезпечують оптимальний клітинний метаболізм і розвиток рослин, досить вузький. Даний літературний огляд висвітлює особливості поглинання, накопичення, розподілення елемента та основні функції міді у рослинному організмі.*

**Ключові слова:** *Cu-транспортери, мідьвмісні білки, токсичність, дефіцит, взаємодія між елементами*

**Адреса:** *Інститут фізіології рослин і генетики НАН України, вул. Васильківська, 31/17, 03022, Київ, Україна.  
e-mail: marina.rz@mail.ru*

*Copper as an essential element for plant growth and development.- M.E. Ryzanova-Copper is a redox-active metal which is important for respiration, photosynthesis, N metabolism, lignification and resistance to fungal diseases. At the same time the range of concentrations that provide optimal cellular metabolism and development is incredibly low. This review covers some aspects of copper uptake, accumulation and distribution in plants, as well as its main functions.*

**Key words:** *Cu-transporters, Cu-containing proteins, toxicity, deficiency, relationship between elements.*

**Adress:** *Institute of plant physiology and genetics of NAS of Ukraine, 31/17, Vasylykivska Str., Kyiv, 03022, Ukraine  
e-mail: marina.rz@mail.ru*

### Вступ

Мідь є редокс-активним перехідним металом, який необхідний для рослин. Вона виступає у якості структурного елемента в певних металопротейнах, багато з яких беруть участь у транспорті електронів у хлоропластах та мітохондріях. Іони міді діють як кофактор у ферментах, таких як супероксиддисмутаза (СОД), аскорбатоксидаза, амінооксидаза, лактаза та поліфенолоксидаза. На клітинному рівні мідь відіграє важливу роль у метаболізмі клітинної стінки, окисному фосфорилуванні, мобілізації заліза та біогенезі молібденового кофактору [1, 2].

Дефіцит міді у рослині сприяє розвитку специфічних симптомів недостатності, більшість з яких стосуються молодого листя та репродуктивних органів. З іншого боку, окисно-відновні властивості, які роблять мідь важливим елементом, також сприяють прояву її токсичності.

Таким чином, як надлишок так і дефіцит міді можуть викликати порушення росту та розвитку рослин. Багато основних питань залишається без відповідей, зокрема ті, які пов'язані з накопиченням міді у рослинах, з поясненням механізмів, які забезпечують рівномірне розподілення цього елемента у рослинних

тканинах та попереджають накопичення токсичних рівнів.

### Локалізація міді у ґрунті

Мідь вважається одним із важливих мікроелементів, який здатний взаємодіяти з мінеральними та органічними компонентами ґрунту. Розрізняють наступні форми міді у ґрунті: водорозчинні, обмінні (поглинені органічними і мінеральними колоїдами), важкорозчинні мідні солі, мідьвмісні мінерали та комплексні органічні сполуки [3, 4].

Вміст міді у ґрунтах залежить від її кількості у ґрунтоутворюючих породах та акумуляції у ґрунтових горизонтах [6]. У середньому вміст міді в озолених зразках ґрунту варіює з 2 до 100 мг/кг, із середньою концентрацією 30 мг/кг [5]. Дефіцит міді найбільш імовірний на легких кислих ґрунтах, які є похідними від материнської гірської породи з високим вмістом кремнію, та лужних ґрунтах, багатих карбонатами. [7]. Рослини, які ростуть на торф'янистих ґрунтах з високим вмістом органічної речовини також проявляють ознаки дефіциту Cu.

### Доступність міді у ґрунті

Мідь слабо мігрує по ґрунтовому профілю. Її рухливість і доступність для рослин багато в чому залежить від процесів адсорбції та

комплексоутворення [8]. Найбільшу кількість міді адсорбують оксиди заліза і марганцю, аморфні гідроксиди заліза та алюмінію, а також глинисті мінерали. Адсорбція залежить від заряду поверхні адсорбенту, який визначається величиною рН середовища [3]. Рівень доступності міді у ґрунті підвищується із зниженням рН.

Окрім рН, існує багато факторів, від яких залежить доступність міді у ґрунті, це можуть бути види сільськогосподарських культур або генотипів у межах виду; температура та вологість ґрунту; вміст органічної речовини; активність ґрунтової мікрофлори; баланс макро- та мікроелементів тощо.

#### Локалізація міді у рослині

Для міді характерним є обмежений акропетальний та базипетальний транспорт. Значну роль відіграє адсорбція  $\text{Cu}^{2+}$  на поверхні клітин кореня, а також здатність іонів витіснити більшість інших іонів із його обмінних ділянок [10]. Не дивлячись на свою відносну малорухомість, іони міді можуть транспортуватися по флоемі з вегетативних частин рослин у насіння з азотними сполуками, які виступають у ролі переносників [11].

У зелених тканинах мідь зв'язана у фракціях пластоціаніну і білків. Хлоропласти у нормальних умовах можуть акумулювати до 35-90% від загальної кількості міді у листку, з яких біля 50% зв'язано з пластоціаніном [12]. Вміст міді у багатьох рослин, не корелює з концентрацією цього елемента у ґрунті, і зазвичай знаходиться у межах від 5 до 20 мг/кг сухого рослинного матеріалу [10, 13, 14].

Надходження та транспорт міді по рослині

У клітині мідь, як і інші іони металів потрібна для активації та стабілізації ферментів й факторів транскрипції. Проте, високі концентрації елемента порушують внутрішньоклітинні процеси та можуть призвести до загибелі клітини. Гомеостаз міді у рослинних клітинах і субклітинних компартментах потребує координації між білками, які зв'язують мідь, шаперонами міді та її транспортерами [16].

Клітинна стінка, як негативно заряджений іонообмінник, адсорбує на собі частину іонів, і тим самим перешкоджає накопиченню надлишкових концентрацій металу. Високий вміст пектинових сполук відіграє ключову роль у цьому процесі [1]. На даний час відомо декілька родин переносників важких металів, що беруть участь у внутрішньоклітинному гомеостазі, наприклад, СОРТ (Copper Transporter Protein). Ця родина була знайдена у рослинах завдяки встановленню гомології у послідовності з Ctr транспортерами дріжджів [17]. Геном арабідопсису містить 6 генів, що кодують СОРТ переносники, СОРТ1-6, серед яких СОРТ1 є найкраще охарактеризованим членом цієї родини [2, 17, 18, 19]. Він виконує роль посередника при

надходженні міді до рослини, а також бере участь у її розподіленні в рослинному організмі, каталізуючи імпорт цього іону до клітин різних тканин [18]. Білки родини ZIP належать до родини переносників двовалентних металів і в цілому сприяють гомеостазу іонів металу за допомогою транспорту катіонів у цитоплазмі [2]. Вони можуть бути посередниками у внутрішньоклітинному транспорті, а також брати участь у перенесенні двовалентної міді через плазматичну мембрану [19]. YSL (Yellow Stripe Like) транспортери ймовірно можуть впливати на транспорт комплексу  $\text{Cu}^{2+}$ -нікотинамін на плазматичній мембрані [19] та беруть участь у перерозподілі мінералів між тканинами [15]. АТФази Р-типу важких металів беруть участь у транспорті ряду важливих і потенційно токсичних металів через клітинні мембрани [2], і можуть бути посередниками для відтоку міді з ксилеми [20]. Cu-шаперони беруть участь у внутрішньоклітинному трафіку іонів металів та впровадженні міді до активних центрів Cu-залежних ферментів [2, 17]. Вони є консервативними у більшості еукаріот.

#### Фізіологічна дія міді

Мідь є одним із важливих мікроелементів (Zn, Cu, Mn, Fe, B, Mo, Cl), необхідних для живлення рослин [13]. Біологічна активність міді вперше була продемонстрована в 1930 році в роботах Соммера, Ліпмана і Маккінні [21, 22]. Фізіологічна роль цього елемента тісним чином пов'язана з окисно-відновними процесами, що відбуваються в рослинному організмі. Здатність міді змінювати свій валентний стан робить її важливим компонентом процесів фотосинтезу, дихання, лігніфікації клітинних стінок та детоксикації супероксидних радикалів [20, 23]. Вона є кофактором білку пластоціаніну та багатьох окисно-відновних ферментів, серед яких СОД, поліфенолоксидаза, лаккази, діаміноксидаза та інші [14, 18, 24]. Зазначені ферменти здійснюють реакції окиснення шляхом перенесення електронів з субстрату на молекулярний кисень, який виступає в якості акцептора електронів [25]. Мідь виконує регуляторну роль у транспорті електронів навколо фотосистеми I (ФС I) як складова пластоціаніну, бере участь у реакції переносу електронів між цитохромним b/f комплексом та  $\text{P}_{700}$ , та у ферментативній дисмутації радикалів супероксиду, що утворюються в реакціях електронного транспорту фотосистеми [26]. На даний час актуальною залишається проблема точної локалізації міді у фотосистемі, а також залишається не вивченим механізм дії міді, яка бере участь на цій ділянці електрон-транспортного ланцюга.

#### Мідьвмісні білки

Пластоціанін. Серед білків, до складу яких входить мідь, найбільш відомим є пластоціанін, який є компонентом електрон транспортного

ланцюга ФС I. Цей білок з молекулярною масою близько 10 кДа містить 1 атом міді на молекулу [3, 19, 26]. Пластоціанін бере участь у перенесенні електрону від ФС II до ФС I. У зв'язку з цим в умовах Cu-дефіциту активність ФС I знижується значно більше, ніж ФС II. Як правило, на 1000 молекул хлорофілу припадає 3-4 молекули пластоціаніну [3].

СОД (КФ 1.15.1.1). Існує кілька форм супероксиддисмутази в залежності від типу перехідного металу-кофактору активного центру ферменту. Найбільш розповсюдженою серед них є Cu/Zn – СОД, яка містить мідь та цинк. Вона має молекулярну масу біля 32 кДа та містить 2 атоми міді та 2 атоми цинку на моль апопротеїну [10, 26]. Мідь входить до складу активного центру ферменту, а цинк стабілізує конформацію [26, 27]. Супероксиддисмутаза локалізується поблизу комплексу ФС I, значно прискорюючи розпад  $O_2^-$ , в результаті чого формується перекис водню і кисень [27, 28, 29].

Цитохром с-оксидаза (КФ 1.9.3.1.). Фермент представляє собою термінальну оксидазу мітохондріального електрон транспортного ланцюга, яка експресується на внутрішній мітохондріальній мембрані [10, 19]. Каталітичний центр ферменту містить 2 атоми заліза у складі гему та 2 атоми міді [3]. Цитохром с-оксидаза каталізує кінцевий етап переносу електронів на кисень у процесі окисного фосфорилування, який має першочергове значення для організмів, які виробляють АТФ під час дихання [10].

Аскорбатоксидаза (КФ 1.10.3.3). Каталізує окиснення аскорбінової кислоти до L-дегідраскорбінової, широко розповсюджена у вищих рослин. Фермент містить принаймні 4 атоми міді на молекулу і каталізує 4-х електронне відновлення кисню до води. Фермент зустрічається переважно в апопласті клітинної стінки та діє як термінальна дихальна оксидаза. Активність аскорбатоксидази знижується у рослин, які отримують неповноцінне мідне живлення і може бути індикатором мідного статусу рослин [19].

Поліаміноксидаза (КФ 1.4.3.6.). Поліаміноксидази є флавопротеїнами, які каталізують окисне дезамінування [10, 29]. Вони руйнують переважно три- та тетрааміни, які є головними формами, присутніми у злакових видів.

Діаміноксидаза (КФ 1.4.3.6). Локалізується в апопласті, включаючи епідерму і ксилему зрілих тканин [3]. Активність діаміноксидази знижується у рослин, що відчувають нестачу міді та у молодих листків може відновитись при належному мідному живленні [19].

Поліфенолоксидази (КФ 1.10.3.1). Також відомі як катехолоксидази, дифенолоксидази, тирозинази. Містять 2 атоми міді [19]. Каталізують реакції оксигенації рослинних фенолів. Ферменти розповсюджені у клітинних

стінках, але також локалізуються у мембранах тилакоїдів. Поліфенолоксидази беруть участь у біосинтезі лігніну та алкалоїдів [19, 23]. У тканинах, які відчувають нестачу міді, активність поліфенолоксидаз сильно інгібується і спостерігається акумуляція фенолів [3, 10, 19].

#### **Обмін вуглеводів, ліпідів та азоту**

Мідь впливає на вуглеводний, білковий та ліпідний обмін рослин. У досліджах з картоплею було встановлено, що обробка рослин сульфатом міді призводила до збільшення вмісту розчинних цукрів у період вегетаційного розвитку, підвищення активностей інвертази та амілази, а також збільшення врожайності та накопичення крохмалю у бульбах [30]. У рослин пшениці нестача міді після цвітіння призводить до акумуляції розчинних цукрів у листках та коренях, яка пов'язана з відсутністю відтоку вуглеводів внаслідок руйнування квіток [10].

При гострому мідному дефіциті змінюється також склад мембранних ліпідів у бік зменшення подвійних зв'язків у ненасичених жирних кислот [19]. Так, у роботі Барона [31] зазначається, що вплив дефіциту міді на транспорт електронів у ФС II проявляється у зміні його ліпідного мікрооточення. Недостатнє мідне живлення призводить до збільшення кількості насичених жирних кислот у фосфоліпідів тилакоїдів, які відіграють регуляторну роль у функціонуванні ФС II.

У роботах Пейве зі співробітниками [32] було досліджено вплив міді на підвищення активності нітратредуктази в бульбочках бобових, яка причетна до процесів відновлення нітратів і, ймовірно, засвоєння молекулярного азоту, а також на вміст ферредоксину, що відіграє важливу роль в перенесенні електронів у процесі азотфіксації.

#### **Біосинтез лігніну**

Лігнін забезпечує механічну підтримку рослин, відіграючи ключову роль у передачі води по ксилемі та поживних речовин із коренів до пагонів [27]. За нестачі міді у вищих рослин погана лігніфікація клітинних стінок є типовою анатомічною зміною, яка ззовні проявляється у характерному викривленні молодого листя, згинання і скручування пагонів і гілок, а також підвищення чутливості до вилягання у злакових, особливо у комбінації з високими дозами азотних добрив [19]. Такий вплив на лігніфікацію пов'язаний зі зниженням активності поліфенолоксидази, що каталізує окиснення фенолів, як попередників лігніну [19, 27].

#### **Дефіцит міді у рослинах**

Симптоми дефіциту міді, вочевидь, видоспецифічні та часто залежать від стадії прояву дефіциту. У більшості рослин дефіцит міді проявляється у появі розеткового листя, некротичних плямах, відсутності тургору і відмиранні тканин. Типовими симптомами є розвиток «пониклої» форми у дерев, пов'язане з

роллю міді у регулюванні активності поліфенолоксидази та біосинтезу лігніну [33]. Характерною особливістю дефіциту  $\text{Cu}^{2+}$  у зернових є сильне куціння рослин з білими закрученими краями листка і редуковане утворення колосу [14, 24]. Плодові дерева при нестачі міді хворіють на суховершинність або екзантему. Детальний огляд симптомів дефіциту злакових та цитрусових зроблений Адріано, Каталімовим, Швартау, Михальською та Стратієвським [13, 24, 34].

Дефіцит міді обмежує активність багатьох ферментів рослин, у тому числі аскорбатоксидази, фенолази, цитохромоксидази, діаміноксидази, супероксиддисмутази, а також пластоціаніну. Встановлено, що дефіцит міді інгібує транспорт електронів ФС II та ФС I із одночасною модифікацією поліпептидних структур мембран тилакоїдів [34, 36], а також підвищує активність НАДФН-залежної оксидази, яка відповідає за продукування супероксидних радикалів [27]. Загалом, викликані нестачею міді порушення у фотосинтезі та диханні відбиваються на енергетичному обміні рослин, що може викликати каскад вторинних фізіологічних ефектів.

Греам [37] при вивченні впливу нестачі міді на розвиток борошнистої роси припустив, що більша чутливість рослин до цієї хвороби обумовлена недостатньою лігніфікацією стінок клітин рослин, а також зниженням активності поліфенолоксидази та амінооксидаз.

Рослини класифікуються в залежності від чутливості до нестачі міді. Так, пшениця, овес та шпинат більш чутливі ніж, наприклад, горох, жито та рапс [19].

#### **Токсична дія міді на рослини**

Найбільш загальні симптоми токсичності включають у себе знижений ріст, погано розвинену кореневу систему, знижене утворення пагонів та хлороз листя [13]. На старих листках розвивається червоно-помаранчеве забарвлення та закручуються кінчики внаслідок втрати тургору. Хлороз, індукований міддю, який часто нагадує дефіцит заліза, виникає через блокування іонами  $\text{Cu}^+$  і  $\text{Cu}^{2+}$  фотосинтетичного транспорту електронів [38]. На фізіологічному рівні надлишок мідного живлення може призвести до розпаду хлорофілу та каротиноїдів, збільшення проникності мембран, підвищення активності кислоти РНКаз та показників перекисного окиснення ліпідів [13]. Надмірна концентрація іонів  $\text{Cu}^{2+}$  чинить негативний вплив на донорні та акцепторні ділянки ФС II [39], інгібує виділення кисню та пригнічує змінну флуоресценцію [40]. Надлишок міді заважає здатності рослин абсорбувати та/або транспортувати інші поживні елементи, інгібуючи подовження коренів. Однією з ранніх фізіологічних відповідей рослин на надлишок міді є відтік калію з коренів [41]. Вільні

іони міді легко окиснюють тіолові групи білків, викликаючи порушення їхньої вторинної структури. Рослини, які отримують великі дози міді, продукують фітохелатини, білки, багаті тіольними групами, які синтезуються з глутатіону [42].

#### **Взаємодія міді з іншими елементами**

Розуміння взаємодії міді з іншими елементами є важливим аспектом для покращення ефективності живлення культурних рослин [14]. Залежно від елемента, взаємозв'язки між ними можуть індукувати як прояви дефіциту або токсичності, так і модифікувати відгук щодо росту рослини [43]. Часто спостерігається антагонізм міді та цинку [9, 12]. Механізм поглинання цих металів, ймовірно, один і той же, і кожен із них може, внаслідок взаємної конкуренції, інгібувати поглинання іншого кореневою системою. Характерним є також антагонізм міді з іонами заліза, хрому, молібдену, алюмінію та селену [9]. Щодо взаємодії міді з марганцем та кальцієм у процесах поглинання їх рослинами є відомості як про синергічні [9, 12], так і антагоністичні відносини, залежно від концентрацій і рН. У живленні рослин відомі взаємодії азоту і міді [9]. У рослин з високими рівнями вмісту азоту внаслідок швидкого росту легко виявляються симптоми дефіциту міді [44]. Сінг та Сваруп [45] досліджували вплив азотних і фосфорних добрив на засвоєння міді пшеницею. Вони відзначали, що поліпшення засвоєння міді сільськогосподарськими культурами під впливом азотних добрив можна пояснити підвищенням доступності елемента для рослин шляхом зміщення рН середовища в кислий бік, збільшення розчинності і зниження фіксації елемента. Фосфор значно знижує вміст міді в рослинні та чинить негативний вплив на її засвоєння [45], оскільки фосфати володіють великою здатністю до адсорбції. Надлишок міді, навпаки, інгібує активність фосфатази, внаслідок чого зменшується доступність фосфору для рослин [9, 44].

#### **Висновки**

Таким чином, особливості взаємодій міді з іншими елементами живлення, а також її вплив на фізіологічні процеси у рослинному організмі є актуальним напрямом досліджень. На сьогоднішній день особлива увага приділяється визначенню молекулярних механізмів поглинання, засвоєння та детоксикації міді у рослинному організмі. Виявлення оптимальних доз мідних добрив дозволить скоротити втрати врожаю через прихований дефіцит міді, підвищити стійкість рослин до грибкових захворювань та запобігти суттєвому збільшенню її загальної концентрації у ґрунтах і розвитку можливих токсичних ефектів.

1. Kholodova V. P. Initial steps of copper detoxification: outside and inside of the plant cell / V. P. Kholodova, E. M. Ivanova, V. V. Kuznetsov // *Detoxification of heavy metals*. / ed. by I. Sharameti, A. Varma. – Springer, 2011. – Chapter 8. – pp. 143-167.
2. Yruela I. Copper in plants: acquisition, transport and interactions / I. Yruela // *Func. Plant Biol.* – 2009. – Vol. 36, iss. 5. – pp. 409-430.
3. Битюцкий Н. П. Микроэлементы и растение. / Н. П. Битюцкий. – Уч. Пособие. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 1999. – 232 с.
4. Пейве Я. В. Микроэлементы и их значение в сельском хозяйстве / Я. В. Пейве. – М.: Сельхозгиз., 1961. – 63 с.
5. Mortvedt J. J. Bioavailability of micronutrients / J. J. Mortvedt // *Handbook of soil science* / ed. by M. E. Sumner. – CRC Press LLC, 2000. – Chapter 2. – pp. D 71-D88.
6. Власюк П. А. Биологические элементы в жизнедеятельности растений / П. А. Власюк. – К.: Наукова думка, 1969. – 504 с.
7. Sinclair A. H. Micronutrient deficiency problems in agricultural crops in Europe / A. H. Sinclair, A. C. Edwards // *Micronutrient deficiencies in global crop production* / ed. by B. J. Alloway. – Springer, 2008. – Chapter 9. – pp. 225-245.
8. Nielsen N. E. The effect of plants on the copper concentration in the soil solution / N. E. Nielsen // *Plant and Soil.* – 1976. – № 45. – pp. 679-687.
9. Кабата-Пендиас А. Микроэлементы в почвах и растениях / А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас; пер. с англ. Д. В. Гринчук, Е. П. Янин. – М.: Мир, 1989. – 439 с.
10. Mengel K. Soil copper / K. Mengel // *Principles of plant nutrition* / ed. by K. Mengel, E. A. Kirkby, H. Kosegarten, T. Appel. – Springer Netherlands, 2001. – Chapter 16. – pp. 599-611.
11. Garnett T. P. Distribution and remobilization of iron and copper in wheat / T. P. Garnett, R. D. Graham // *Annals of Botany.* – 2005. – Vol. 95. – pp. 817-826.
12. Fernandes J. C., Henriques C. Biochemical, Physiological, and Structural Effects of Excess Copper in Plants / J. C. Fernandes, C. Henriques. // *Botanic. Rev.* – 1991. – Vol. 57, iss. 3. – pp. 246-273.
13. Adriano D. C. Trace elements in terrestrial environments: biogeochemistry, bioavailability, and risks of metals / D. C. Adriano. – Sec. ed. – Springer, 2001. – 867 p.
14. Fageria N. K. Copper // *The use of nutrients in crop plants.* – CRC Press Taylor & Francis Group, 2009. – pp. 279-297.
15. Copper homeostasis / J. L. Burkhead, K. A. G. Reynolds, S. E. Abdel-Ghany et al. // *New Phytologist.* – 2009. – Vol. 182. – pp. 799-816.
16. Shingles R. Copper transport across pea thylakoid membranes / R. Shingles., L. E. Wimmers, R. E. McCarty // *Plant physiol.* – 2004. – Vol. 135. – pp. 141-151.
17. Yruela I. Copper in plants / I. Yruela // *Brazil. Journ. Plant Physiol.* – 2005. – Vol. 17, iss. 1. – pp. 145-156
18. Maathuis F. J. M. Roles and Functions of Plant Mineral Nutrients / F. J. M. Maathuis, E. Diatloff // *Methods Mol. Biol.* – 2013. – Vol. 953. – pp. 1-21.
19. Marschner P. Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants / P. Marschner. – 3d ed. – Academic Press, 2012. – 672 p.
20. Krämer U. Functions and homeostasis of zinc, copper, and nickel in plants / U. Krämer, S. Clemens // *Molecular biology of metal homeostasis and detoxification. From microbes to man* / ed. by M. J. Tamás, E. Martinoia. – Springer, 2006. – pp. 215-271.
21. Lipman C. B. Proof of the essential nature of copper / C. B. Lipman, G. Mackinney // *Plant Physiol.* – 1931. – Vol. 6, iss. 3. – pp. 593-599.
22. Sommer A. L. Copper as an essential for plant growth. / A. L. Sommer // *Plant Physiol.* – 1931. – Vol. 6. – pp. 339-345.
23. Reddy K. J. Nutrient stress / K. J. Reddy // *Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants* / ed. by M. Rao, A. S. Raghavendra, K. J. Reddy. – Springer, 2006. – Chapter 16. – pp. 187-217.
24. Каталимов М. В. Микроэлементы и удобрения / М. В. Каталимов. – М.: Изд-во «Химия», 1965. – 319 с.
25. Ильин В. Б. Элементный химический состав растений / В. Б. Ильин. – Новосибирск: Наука, 1985. – 129 с.
26. Droppa M. The role of copper in photosynthesis / M. Droppa, G. Horváth // *Critical Reviews in Plant Sciences.* – 1990. – Vol. 9, iss. 2. – pp. 111-123.
27. Hajiboland R. Effect of Micronutrient Deficiencies on Plants Stress Responses / R. Hajiboland // *Abiotic stress responses in plants: metabolism, productivity and sustainability* / ed. by P. Ahmad, M. N. V. Prasad. – Springer, 2012. – Chapter 16. – pp. 283-329.
28. Maksymiec W. Effect of copper on cellular processes in higher plants / W. Maksymiec // *Photosynthetica.* – 1997. – Vol. 34, iss. 3. – pp. 321-342.
29. McPherson I. S. Type-2 copper-containing enzymes / I. S. McPherson, M. E. P. Murphy // *Cell. Mol. Life Science.* – 2007. – Vol. 64. – pp. 2887-2899.
30. Гедзь С. М. Влияние марганца, меди бора и условий среды на накопление углеводов в клубнях картофеля. / С. М. Гедзь // *микроэлементы в окружающей среде*. Сб. науч. тр. – Киев: Наук. думка, 1980. – с. 102-104.
31. Baron M. Copper and photosystem II: A controversial relationship / M. Baron., J. B. Arellano, J. Lopez-Gorge // *Physiologia Plantarum.* – 1995. Vol. 94 – pp. 174-180.
32. Школьник М. Я. Микроэлементы в жизни растений / М. Я. Школьник. – Л.: «Наука», Ленингр. отд., Л., 1974. – 324 с.
33. Marschner H. General introduction to the mineral nutrition of plants / H. Marschner // *Inorganic plant nutrition* / ed. by A. Läuchli et al. – Springer, 1983. Chapter 1. – pp. 5-60.
34. Швартау В. В. Хвороби, шкідники та прояви дефіциту елементів живлення зернових культур: довідник / В. В. Швартау, Л. М. Михальська, Д. А. Стратієвський, 2013. – 112 с.
35. Droppa M. Effects of Cu deficiency on photosynthetic electron transport (phase transition of membrane lipid / photosystem II) / M. Droppa, N. Terry, G. Horvath // *Proceedings of the National academy of sciences, section Botany*, 1984. – Vol. 81. – pp. 2369-2373.
36. Barr R. A study of chloroplast membrane polypeptides from mineral-deficient maize in relation to photosynthetic activity / R. Barr, F. L. Crane // *Proceedings of the Indiana Academy of Science.* – 1974. – Vol. 83: pp. 95-104.
37. Graham R. D. Susceptibility to powdery mildew of wheat plants deficient in copper / R. D. Graham // *Plant and Soil.* – 1980. – Vol. 56. – pp. 181-185.
38. Sandmann G. Copper-mediated lipid-peroxidation processes in photosynthetic membranes / G. Sandman, P. Boger // *Plant Physiol.* – 1980. – Vol. 66. – pp. 797-800.
39. Stimulation of oxygen evolution in photosystem II by copper (II) ions / K. Burda, J. Kruk, K. Strzalka, G. H. Schmid // *Zeitschriftung für Naturforschung.* – 2002. – Vol. 57. – pp. 853-857.
40. The donor side of photosystem II as the copperinhibitory binding site / J. B. Arellano, J. J. Lazaro, J. Lopez-Gorge., M. Baron. // *Photosynthesis Research.* – 1995. – Vol. 45. – pp. 127-134.
41. Comparison of cadmium and copper effect on phenolic metabolism, mineral nutrients and stress-related parameters in *Matricaria chamomilla* plants / J. Kováčik, B. Klejduš, J. Hedbavny et al. // *Plant and Soil.* – 2009. – Vol. 320. – pp. 231-242.
42. Dučić T. Transport and detoxification of manganese and copper in plants / T. Dučić, A. Polle // *Brazil Journ. of Plant Physiol.* – 2005. – Vol. 17, iss. 1. – pp. 103-112.
43. Robson A. D. Interactions between nutrients in higher plants / A. D. Robson, M. G. Pitman // *Inorganic plant nutrition* / ed. by A. Läuchli et al. – Springer, 1983. – pp. 147-181.
44. Fageria N. K. Growth and mineral nutrition of field crops / N. K. Fageria, V. C. Baligar, C. A. Jones. – 3d ed. – CRC Press. Taylor & Francis Group, 2011. – 550 p.
45. Singh D. V. Copper nutrition of wheat in relation to nitrogen and phosphorus fertilization / D. V. Singh, C. Swarup // *Plant and Soil.* – 1982. – Vol. 65. – pp. 433-436.

Отримано: 11 березня 2013 р.

Прийнято до друку: 12 липня 2013 р.