

УДК 577.352.46

МЕХАНИЗМ ТРАНСМЕМБРАННОГО И ДАЛЬНОГО ТРАНСПОРТА НИКЕЛЯ В ВЫСШИХ РАСТЕНИЯХ

В. С. МАЦКЕВИЧ¹⁾, В. В. ДЕМИДЧИК¹⁾

¹⁾Белорусский государственный университет, пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Беларусь

Никель (Ni^{2+}) – незаменимый элемент минерального питания растений, который необходим для нормального протекания физиологических процессов в очень небольших количествах. В высоких концентрациях данный тяжелый металл негативно влияет на метаболизм и оказывает выраженное токсическое действие. В последние годы появился ряд работ, посвященных изучению накопления, распределения и транслокации Ni^{2+} в тканях высших растений. Установлено, что поглощение Ni^{2+} может осуществляться путем пассивного либо активного переноса через плазматическую мембрану клеток корня. Пассивный транспорт обеспечивается посредством неселективных катионных каналов, при этом наибольший вклад, вероятно, вносят члены семейства каналов, активируемых циклическими нуклеотидами (CNGC). Активный транспорт идет с участием специальных белков-переносчиков, в первую очередь ZIP (Zn-регулируемые, Fe-регулируемые белки-транспортеры), что экспериментально продемонстрировано пока для IRT1 (Fe-регулируемые белки-транспортеры). Загрузка Ni^{2+} в ксилему и его перераспределение по различным органам и тканям растения осуществляется активными транспортерами ZIP, HMA (АТФазы тяжелых металлов P_{1B}-типа) и NRAMP (белки макрофагов, ассоциированные с естественной резистентностью). На данный процесс оказывают влияние синтез и концентрация комплексобразователей, таких как гистидин, никотинамин, глутатион, фитохелатины, фенолы и органические кислоты. Дальнейшие исследования в области транспорта Ni^{2+} , вероятно, будут фокусироваться на установлении субъединиц неселективных катионных каналов, ответственных за вход никеля в клетки корневой системы растений, выявлении взаимосвязи между транспортными процессами и их регуляции на посттранскрипционном и посттрансляционном уровнях.

Образец цитирования:

Мацкевич ВС, Демидчик ВВ. Механизм трансмембранного и дальнего транспорта никеля в высших растениях. *Экспериментальная биология и биотехнология*. 2023;2:4–29. EDN: YUVQVD

For citation:

Mackievic VS, Demidchik VV. Mechanism of transmembrane and long-distance transport of nickel in higher plants. *Experimental Biology and Biotechnology*. 2023;2:4–29. Russian. EDN: YUVQVD

Авторы:

Вера Сергеевна Мацкевич – научный сотрудник научно-исследовательской лаборатории физиологии и биотехнологии растений, старший преподаватель кафедры клеточной биологии и биоинженерии растений биологического факультета.

Вадим Викторович Демидчик – доктор биологических наук, член-корреспондент НАН Беларуси, доцент; декан биологического факультета.

Authors:

Viera S. Mackievic, researcher at the laboratory of plant physiology and biotechnology and senior lecturer at the department of plant cell biology and bioengineering, faculty of biology. v.mackievic@gmail.com

Vadim V. Demidchik, doctor of science (biology), corresponding member of the National Academy of Sciences of Belarus, docent; dean of the faculty of biology. dzemidchik@bsu.by

Ключевые слова: никель; катионные каналы; активный транспорт; высшие растения.

Благодарность. Работа выполнена в рамках задания «Исследование функционального взаимодействия сигнально-регуляторных и антиоксидантных систем при стрессе с целью повышения общей стрессоустойчивости высших растений и создания новых биотехнологий» (№ гос. регистрации 20211222) подпрограммы «Молекулярные и клеточные биотехнологии – 2» государственной программы научных исследований «Биотехнологии-2» на 2021–2025 гг.

MECHANISM OF TRANSMEMBRANE AND LONG-DISTANCE TRANSPORT OF NICKEL IN HIGHER PLANTS

V. S. MACKIEVIC^a, V. V. DEMIDCHIK^a

^aBelarusian State University, 4 Niezaliezhnasci Avenue, Minsk 220030, Belarus

Corresponding author: V. V. Demidchik (dzemidchik@bsu.by)

Nickel (Ni^{2+}) is an indispensable element of mineral nutrition in plants, which is needed for the normal course of physiological processes in very small quantities. In high concentrations, this heavy metal is harmful to metabolism and causes a pronounced toxic effect. In recent years, a number of works have appeared devoted to the study of Ni^{2+} accumulation, distribution and translocation in the tissues of higher plants. It has been established that Ni^{2+} uptake can be carried out by passive or active transfer through the plasma membrane of root cells. Passive transport is mediated through non-selective cation channels, with members of the cyclic nucleotide-gated channel (CNGC) family probably contributing the most. Active transport occurs with the participation of special transporter proteins, primarily ZIP (zinc-regulated, iron-regulated transporter-like proteins), which has so far been experimentally demonstrated for IRT1 (iron-regulated transporter-like proteins). Ni^{2+} is loaded into the xylem and redistributed to various plant organs and tissues by active transporters ZIP, HMA ($\text{P}_{1\text{B}}$ -type heavy metal ATPases) and NRAMP (natural resistance-associated macrophage proteins). This process is influenced by the synthesis and concentration of complexing agents such as histidine, nicotinamine, glutathione, phytochelatins, phenols and organic acids. Further studies in the field of Ni^{2+} transport will probably focus on the identification of subunits of non-selective cation channels responsible for the entry of nickel into the plant root cells, and the identification of the relations between transport processes and their regulation at the posttranscriptional and posttranslational levels.

Keywords: nickel; cation channels; active transport; higher plants.

Acknowledgements. The work was carried out within the framework of the assignment «Study of the functional interaction of signal-regulatory and antioxidant systems under stress in order to increase the overall stress resistance of higher plants and create new biotechnologies» (state registration No. 20211222) of the subprogramme «Molecular and cellular biotechnologies – 2» of the state programme of scientific research «Biotechnologies-2» for 2021–2025.

Введение

Никель является химическим элементом 10-й группы (ранее – группа VIIIВ) периодической системы с атомным номером 28 и атомной массой 58,69 [1]. В природе данный металл представлен смесью 5 стабильных изотопов – ^{58}Ni (68,08 %), ^{60}Ni (26,22 %), ^{61}Ni (1,14 %), ^{62}Ni (3,63 %) и ^{64}Ni (0,93 %). Также имеются искусственно созданные изотопы никеля, самые стабильные из которых – ^{59}Ni (период полураспада 10^5 лет), ^{63}Ni (период полураспада 100 лет) и ^{56}Ni (период полураспада 6 сут). Атомы никеля имеют внешнюю электронную конфигурацию $[\text{Ar}]3d^84s^2$. Наиболее устойчивым для никеля является состояние окисления 0 или +2, тем не менее также встречаются степени окисления +1, +3 и +4 [2]. По своим химическим свойствам никель схож с другими металлами, такими как железо, кобальт и медь. Однако, в отличие от кобальта и железа, в водном растворе никель стабилен только в степени окисления +2 [3], при этом стабильность Ni^{2+} сохраняется в широком диапазоне pH и редокс-условий почвенных растворов [4]. Основные физические характеристики иона никеля(II) в сравнении с характеристиками ионов других металлов приведены в таблице. По величине кристаллического радиуса (0,70 Å) Ni^{2+} наиболее близок к Co^{2+} (0,72 Å), Zn^{2+} (0,74 Å), Fe^{2+} (0,75 Å) и Mg^{2+} (0,65 Å) [5–9], а по величине гидратированного радиуса (4,04 Å) – к Ba^{2+} (4,04 Å), Pb^{2+} (4,01 Å), Ca^{2+} (4,12 Å) и Sr^{2+} (4,12 Å) [5].

Сравнительная характеристика некоторых физических параметров ионов металлов при температуре 25 °С
 Characteristics of some physical parameters of metal ions at temperature of 25 °С

Ион	Координационное число	Энергия гидратации ионов, кДж/моль	Кристаллический радиус, Å					Радиус Стокса – Эйнштейна, Å	Гидратированный радиус, Å
			По Полингу	По Мелвин-Хьюзу	По Гольдшмидту	По Ингольду	По Бокио		
Al ³⁺	4, 5, 6*	–4665	0,50	0,550	0,57	0,72	0,57	4,39	4,75
Ba ²⁺	6, 7, 8*, 9, 10, 11, 12	–1305	1,35	1,395	1,34	1,53	1,38	2,90	4,04
Ca ²⁺	6*, 7, 8, 9, 10, 12	–1577	0,99	1,051	0,99	1,18	1,04	3,10	4,12
Cd ²⁺	4, 5, 6*, 7, 8, 12	–1807	0,97	0,990	0,97	1,14	0,99	3,41	4,26
Co ²⁺	4, 5, 6*, 8	–1996	0,72	0,780	0,72	–	0,78	3,35	4,23
Cs ⁺	6, 8*, 9, 10, 11, 12	–264	1,69	1,678	1,67	1,69	1,65	1,19	3,29
Cu ²⁺	4, 5*, 6*	–2100	–	0,470	0,72	0,96	0,80	3,25	4,19
Fe ²⁺	4, 5, 6*, 8	–1946	0,75	0,800	0,71	–	0,80	3,44	4,28
Fe ³⁺	4, 5, 6*, 8	–4430	0,60	0,670	0,74	–	0,67	4,05	4,57
K ⁺	4, 6*, 7, 8, 9, 10, 12	–322	1,33	1,341	1,33	1,33	1,33	1,25	3,31
Mg ²⁺	4, 5, 6*, 8	–1921	0,65	0,780	0,66	0,82	0,74	3,47	4,28
Mn ²⁺	4, 5, 6*, 7, 8	–1841	0,80	0,830	0,80	–	0,91	3,68	4,38
Na ⁺	4, 5*, 6, 7, 8, 9, 12	–406	0,95	1,012	0,97	0,95	–	1,84	3,58
Ni ²⁺	4, 5, 6*	–2105	0,70	0,740	0,69	–	0,74	2,92	4,04
Pb ²⁺	4, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12	–1481	–	1,280	1,20	–	1,25	2,83	4,01
Sr ²⁺	6*, 7, 8, 9, 10, 12	–1443	1,13	1,175	1,12	1,32	1,20	3,10	4,12
Zn ²⁺	4, 5, 6*, 8	–2046	0,74	0,566	0,74	0,88	0,83	3,49	4,19

Примечания: 1. Составлено на основе данных источников [5–9]. 2. Звездочкой отмечено наиболее типичное координационное число для каждого иона.

Никель является пятым по распространенности элементом на Земле после железа, кислорода, кремния и магния [10]. Доля никеля в верхней части литосферы, где он сосредоточен в магматических породах в виде свободного металла или комплексов с железом, составляет 3% [11]. Никель и его соединения естественным образом присутствуют в земной коре и в относительно больших количествах выбрасываются в атмосферу при извержении вулканов, лесных пожарах, образовании метеорной пыли и т. д. [1; 10–12]. В последние 100 лет значительная часть выбросов никеля в атмосферу имеет антропогенную природу, т. е. обуславливается добычей полезных ископаемых, выплавкой и переработкой нержавеющей стали и других никельсодержащих сплавов, использованием никеля в качестве катализатора и различного рода покрытий, сжиганием ископаемого топлива и переработкой отходов [1].

Для растений никель является важным микроэлементом, в первую очередь как компонент ряда ферментов (уреаза, глиоксалаза, пептидная деформилаза, метил-КоМ-редуктаза, некоторые супероксид-дисмутазы и гидрогеназы) [12; 13]. Следовательно, он играет значимую роль в различных метаболических процессах, включая уреолитиз, водородный обмен, биогенез метана и ацетогенез [13]. Тем не менее потребность растений в данном металле невысока. Для большинства видов концентрация Ni²⁺ свыше 10–50 мкмоль/л в почвенном растворе вызывает токсические эффекты: ингибирует прорастание семян, тормозит ростовые процессы, подавляет фотосинтез и клеточное дыхание, нарушает транспорт сахаров и микроэлементов, индуцирует хлороз, некроз и увядание [12–14]. Кроме того, Ni²⁺ способен накапливаться в тканях растения, что обеспечивает возможность попадания больших доз никеля по пищевым цепям в организм животных и человека.

В последние годы появился ряд работ, посвященных изучению накопления, распределения и транслокации никеля в тканях высших растений [15–22]. В первую очередь с использованием гистохимических методов определяется содержание никеля в различных частях растений и анализируется влияние на этот параметр эндогенных лигандов. Также большой пласт исследований проводится на растениях-гипераккумуляторах в связи с высоким потенциалом изучения физиологических процессов в данной группе растений для повышения эффективности усвоения микроэлементов и продуктивности сельскохозяйственных культур, а также для разработки различных приложений в области фиторемедиации, фитомайнинга, биофортификации и питательной безопасности сельскохозяйственных культур. Тем не менее на основе упомянутых работ пока не сформировано общепринятое мнение о механизмах трансмембранного и дальнего транспорта никеля в растениях. В настоящей статье была предпринята попытка определить потенциальные белковые комплексы, вовлеченные в транспорт никеля в высших растениях, основываясь на экспериментальных данных о поступлении и распределении Ni^{2+} и других металлов, имеющих схожие физико-химические характеристики.

Биодоступность никеля и его поступление в растительный организм

Под биологической доступностью (или биодоступностью) химических элементов понимают ту часть от общего количества данного элемента в среде, которая потенциально может быть поглощена организмами [23]. Биодоступность тяжелых металлов в наземных экосистемах зависит от их физико-химической формы [24], характеристик почвы [25] и биологических особенностей организмов [26]. Также важным фактором является наличие в среде металлов-микроэлементов [27]. Недавно было отмечено, что внесение оксида кальция из расчета 5 % от массы почвы на 15-е сутки увеличивает pH среды и снижает биодоступность никеля в 2,5 раза (с 93,8 % (для необработанной почвы) до 36,7 %) [28]. Другим неконкурентным ингибитором поступления Ni^{2+} является Mg^{2+} , что продемонстрировано в исследованиях на корнях *Berkheya coddii* [29] и *Hordeum vulgare* [30]. В отсеченных корнях ячменя ингибирование входа Ni^{2+} показано для ионов Zn^{2+} , Cu^{2+} , Co^{2+} , Cd^{2+} и Pb^{2+} , при этом Zn^{2+} и Cu^{2+} были сильноконкурентными, Co^{2+} – слабоконкурентным, а Cd^{2+} и Pb^{2+} – неконкурентными ингибиторами Ni^{2+} . В то же время Mn^{2+} не влиял на поглощение Ni^{2+} [30]. Кроме того, важный вклад в доступность металлов и их подвижность в ризосфере вносят корневые экссудаты и микроорганизмы [31]. В частности, на поступление и транслокацию никеля влияют S-содержащие лиганды (например, глутатион и фитохелатины), N-содержащие лиганды (например, никотинамин, производные S-аденозил-L-метионина, гистидина и других аминокислот) и O-содержащие лиганды (например, фенолы и органические кислоты) [17].

Поступление металлов в растительный организм происходит преимущественно за счет поглощения корнями, но может осуществляться и за счет поглощения листьями [32]. Поглощение тяжелых металлов корневой системой представляет собой сложный процесс переноса металла из почвенного раствора внутрь клеток ризодермы [31]. Предполагается, что поглощение никеля соответствует кинетике Михаэлиса – Ментен со значениями константы Михаэлиса – Ментен (K_m) в диапазоне 0,51–379,0 мкмоль/л [33]. Наблюдаемая вариабельность K_m в зависимости от диапазона концентраций Ni^{2+} в почвенном растворе свидетельствует о многофазности данного процесса. Относительно высокие значения кажущейся K_m при увеличении содержания никеля во внешнем растворе более 50 мкмоль/л указывают на переход от высокоаффинных к низкоаффинным транспортным системам. Поступление никеля и других тяжелых металлов в корни может осуществляться по двум механизмам: путем пассивного транспорта ионов в клетку по градиенту электрохимического потенциала (через ионные каналы) без затрат энергии либо путем активного транспорта ионов специализированными белками-переносчиками с затратами энергии [34–36].

Ионные каналы мембран растений, проницаемые для двухвалентных катионов, как потенциальный механизм транспорта никеля у высших растений

Пассивный транспорт металлов в клетку потенциально может осуществляться посредством неспецифических катионных каналов: деполяризационно-активируемых Ca^{2+} -проницаемых каналов, гиперполяризационно-активируемых Ca^{2+} -проницаемых каналов и потенциалнезависимых Ca^{2+} -проницаемых каналов [37–39]. Деполяризационно-активируемые и потенциалнезависимые Ca^{2+} -проницаемые каналы «физиологически» обнаруживаются в клетках корня, ксилемы, замыкающих клетках устьиц. Гиперполяризационно-активируемые Ca^{2+} -проницаемые каналы преимущественно локализованы в корневых волосках и клетках корня в зоне роста растяжением [2; 40]. Вероятно, эти каналы кодируются следующими семействами генов: *CNGC* (гены, которые кодируют каналы, активируемые циклическими нуклеотидами) [41–45];

GLR (гены, которые кодируют каналы, подобные глутаматным рецепторам) [46–51]; *ANN* (гены, которые кодируют аннексины) [52–55]; *MSL* (гены, которые кодируют каналы, похожие на механочувствительные каналы малой проводимости) [56–58]; *MCA* (гены, которые кодируют каналы Mid1-комплементарной активности) [56; 59; 60]; *Piezo* (гены, которые кодируют пьезоканалы) [61; 62]; *OSCA* (гены, которые кодируют каналы, индуцируемые гиперосмоляльностью) [63–68].

Каналы, активируемые циклическими нуклеотидами (*cyclic nucleotide-gated channels, CNGC*). Каналы CNGC представляют собой большое семейство неселективных катионных каналов растений, которое разделено на 6 филогенетических ветвей, схожих по структуре с каналами CNGC животных [41]. Они имеют тетрамерное строение [42]. Каждая субъединица канала включает 6 трансмембранных доменов, а на С-конце содержит домен связывания циклических нуклеотидов, имеющий стандартную структуру β-сэндвича (нуклеотид связывается внутри кармана между β-слоями) [39]. Первый представитель семейства генов *CNGC* – ген *HvCBT1* – был охарактеризован в ячмене [69]. В настоящее время с помощью биоинформационных методов идентифицированы 16 генов *OsCNGC* в рисе, 18 генов *SICNGC* в томате, 26 генов *BoCNGC* в капусте [44].

Геном *Arabidopsis thaliana* содержит 20 представителей семейства генов *CNGC*, которые можно разделить на 5 групп (I, II, III, IV-A и IV-B) на основе сходства их нуклеотидных последовательностей [42]. Группа I включает 6 генов (*AtCNGC1, AtCNGC3, AtCNGC10–AtCNGC13*). Кодированные ими каналы участвуют в защитных реакциях на биотический стресс, формировании гиперчувствительного ответа, индукции запрограммированной клеточной гибели (ЗКГ) и гормональной регуляции [45; 70; 71]. Группа II насчитывает 5 генов (*AtCNGC5–AtCNGC9*). Кодированные ими каналы ответственны за рост корневых волосков, мужскую фертильность, ответ на тепловой шок и т. д. [72]. Группа III включает 5 генов (*AtCNGC14–AtCNGC18*). Они кодируют белки, которые требуются для нормального роста пыльцевых трубок и кончиков корневых волосков [45; 73]. Группа IV-A содержит 2 гена (*AtCNGC19* и *AtCNGC20*). Кодированные ими каналы локализованы в тонопласте и обеспечивают транспорт катионов между цитоплазмой и центральной вакуолью в ответ на биотические либо абиотические стресс-факторы, а также потенциально участвуют в формировании солеустойчивости [42]. Группа IV-B насчитывает 2 гена (*AtCNGC2* и *AtCNGC4*). Они кодируют каналы, участвующие в транспорте моновалентных катионов и стресс-ответе на патогены [42]. Гены группы IV-B являются эволюционными предками генов *CNGC* и в основном экспрессируются в зародыше и семенах после опыления, что позволяет предположить, что они играют значительную роль в развитии зародыша [44]. Кроме того, было показано, что происхождение всех генов группы IV-B связано с дупликацией генов и они имеют схожий паттерн экспрессии в разных тканях. Это указывает на то, что их функция заключается в повышении адаптивности в процессе эволюции генов.

В работе [74] проанализировано изменение роста основного корня у мутантов арабидопсиса по генам *CNGC* в ответ на тяжелометаллический стресс. В результате показано, что каналы CNGC1, CNGC10, CNGC13 и CNGC19 играют важную роль в проявлении токсичности Pb²⁺, а каналы CNGC11, CNGC13, CNGC16 и CNGC20 – в проявлении токсичности Cd²⁺. Мутации в генах *CNGC1* и *CNGC13* снижали поступление Pb²⁺ в растения, в то время как мутации в генах *CNGC11, CNGC15* и *CNGC19* уменьшали аккумуляцию как Pb²⁺, так и Cd²⁺. Также следует отметить, что сверхэкспрессия гена *NtCBP4* (гомолога гена *AtCNGC1*) в трансгенных линиях табака повышала устойчивость растений к Ni²⁺ и гиперчувствительность к Pb²⁺ [75]. При кадмиевом стрессе активировались 18 генов *CNGC* табака (*NtCNGC2, NtCNGC3, NtCNGC5–NtCNGC7, NtCNGC14, NtCNGC16–NtCNGC21* и *NtCNGC29–NtCNGC34*) [76], при этом самый высокий уровень экспрессии в листьях был отмечен для *NtCNGC6*, а в корнях – для *NtCNGC7* (оба гена являются представителями группы I). В работе [77] показано, что каналы CNGC1, CNGC3, CNGC9, CNGC11, CNGC12 и CNGC17 вовлечены в процессы накопления Sr²⁺, а канал CNGC1 ответствен за аккумуляцию Cs⁺ в листьях *A. thaliana*. Таким образом, отдельные члены семейства генов *CNGC*, в частности представители групп I и III, потенциально могут быть вовлечены в поступление Ni²⁺ в клетки растений.

Каналы, подобные глутаматным рецепторам (*glutamate receptor-like channels, GLR*). Каналы GLR растений являются гомологами iGluR – лигандуправляемых ионных каналов, опосредующих передачу сигналов между нейронами у млекопитающих [39; 48]. У растений они принимают участие в таких процессах, как половое размножение, прорастание семян, пролиферация меристемы корня, рост пыльцевых трубок, удлинение клеток междоузлий, регуляция открытия устьиц, индукция Ca²⁺-сигналикации в ответ на засуху, засоление и биотический стресс [48; 49; 78].

За последние несколько десятилетий гены, кодирующие каналы GLR, были идентифицированы в геноме многих видов растений. Так, у модельного объекта *A. thaliana* были обнаружены 20 генов *AtGLR* [46; 49; 79], у *Oryza sativa* – 24 гена *OsGLR* [80], у *Zea mays* – 16 генов *ZmGLR* [81], у *Solanum lycopersicum* – 13 генов *SlGLR* [82], у *Saccharum spontaneum* – 34 гена *SsGLR* [83], у *Gossypium hirsutum* – 36 генов *GhGLR* [84], у *Malus domestica* – 32 гена *MdGLR* [85], у *Pyrus communis* – 34 гена *PbrGLR* [86],

у *Glycine max* – 35 генов *GmGLR* [87], у *Physcomitrella patens* – только 2 гена *PpGLR* [88]. Белки AtGLR состоят из 800–960 аминокислот и имеют молекулярную массу ~100 кДа. По структуре GLR схожи с iGluR животных и представляют собой тетрамеры, каждая из субъединиц которых состоит из 4 трансмембранных доменов (M1, M2, M3 и M4) и 2 лигандсвязывающих областей (S1 и S2) [46]. Области S1 и S2 претерпевают конформационные изменения при связывании с ними агонистов [89], что способствует прохождению ионов через пору канала [78]. С использованием техники гетерологической экспрессии установлено, что GLR растений опосредуют рост цитоплазматической активности Ca^{2+} и активируются широким спектром аминокислот (13 из 20 протеиногенных аминокислот (глутамат, глицин, аспарагин, аланин, серин, цистеин, глутамин, метионин, триптофан, тирозин, треонин, лейцин, фенилаланин) и ряд непротеиногенных аминокислот (N-метил-D-аспарагиновая кислота и β -метиламино-L-аланин)), глутатионом, кинуреновой кислотой [50; 51]. Также с помощью гетерологической экспрессии и техники пэтч-кламп показано, что наряду с Ca^{2+} каналы GLR способны пропускать Na^+ , K^+ , Mg^{2+} и Ba^{2+} в присутствии глутамата. Селективность к ионам определяется последовательностью аминокислот в доменах M2 и M3, выстилающих пору [51]. Однако данных о способности каналов GLR транспортировать тяжелые металлы в настоящее время нет.

Аннексины (ANN). Аннексины – широко распространенные у растений и животных цитоплазматические белки, которые способны связываться с фосфолипидами мембран Ca^{2+} -зависимым либо Ca^{2+} -независимым способом [39; 90]. Данное семейство остается малоописанным, тем не менее с помощью биоинформационного анализа геномов гены ANN были идентифицированы у важнейших представителей двудольных растений из семейства капустных (*A. thaliana* (8 генов) и *Brassica rapa* (13 генов)), семейства бобовых (*Arachis hypogaea* (8 генов), *Medicago truncatula* (10 генов) и *Glycine max* (22 гена)), семейства пасленовых (*Solanum lycopersicum* (9 генов) и *S. tuberosum* (9 генов)), семейства ивовых (*Populus trichocarpa* (12 генов)), семейства виноградовых (*Vitis vinifera* (14 генов)), семейства мальвовых (*Gossypium raimondii* (14 генов)), семейства кариковых (*Carica papaya* (12 генов)). Среди злаковых однодольных растений гены ANN были найдены у *Oryza sativa* (10 генов), *Zea mays* (12 генов), *Sorghum bicolor* (10 генов), *Hordeum vulgare* (11 генов), *Brachypodium distachyon* (11 генов) и *Triticum aestivum* (25 генов). Также гены ANN были выявлены у плауна *Selaginella moellendorffii* (5 генов) и мха *Physcomitrella patens* (7 генов) [54]. Аннексины растений состоят из 4 повторяющихся аннексиновых доменов размером около 70 аминокислот, при этом только первый и последний повторы содержат консервативный мотив из 38 аминокислот, обеспечивающий связывание Ca^{2+} [55].

В экспериментах *in vitro* аннексины демонстрировали ряд функций, в том числе экзоцитоз, связывание актина, АТФазную и ГТФазную активность, пероксидазную активность, регуляцию каллозосинтаз и ионный транспорт [53]. Считается, что они вовлечены в регуляцию процессов роста и развития, а также в ответные реакции на биотический и абиотический стресс [91]. Недавно было показано, что белок ANN1 принимает участие в поглощении кадмия [92]. Сверхэкспрессия гена аннексина-1 тополя (*PeANN1*) в арабидопсисе приводила к торможению роста и снижению жизнеспособности растений после 10-дневного выращивания на среде с 50 мкмоль/л $CdCl_2$ вследствие повышенного накопления металла в корнях. Анализ потока Cd^{2+} в кончиках корня данных растений с помощью неинвазивной микроэлектродной техники показал, что при импульсном (30 мин) и кратковременном (12 ч) стрессировании 50 мкмоль/л $CdCl_2$ трансгенные растения (*PeANN1-OE1* и *PeANN1-OE2*) проявляли повышенную (на 20–40 % по сравнению с природным экотипом и на 55–85 % по сравнению с нокаутной линией *Atann1*) Cd^{2+} -проводимость. Данная проводимость ингибировалась добавлением 0,5 ммоль/л $GdCl_3$ и усиливалась введением 1 ммоль/л H_2O_2 . Это указывает на то, что белок PeANN1, вероятно, способствует обогащению корней кадмием, осуществляя регуляцию его транспорта через Ca^{2+} -проницаемые каналы, внедряясь в мембраны для дестабилизации мембранного бислоя или действуя как АФК-активируемые Ca^{2+} -проницаемые каналы [92]. В работах по изучению влияния двухвалентных ионов на функционирование аннексинов животного происхождения было показано, что не все ионы тяжелых металлов могут вызывать конформационные изменения в молекуле аннексина, достаточные для обеспечения липид-белковых или белок-белковых взаимодействий. Способность ионов металлов вызывать аннексинопосредованную агрегацию липосом уменьшается в ряду $Cd^{2+} \rightarrow Ba^{2+}$, $Sr^{2+} \rightarrow Ca^{2+} \rightarrow Mn^{2+} \rightarrow Ni^{2+} \rightarrow Co^{2+}$ [93]. Таким образом, вклад аннексинов в поглощение никеля, вероятно, незначителен.

Функционирование нескольких семейств ионных каналов лежит в основе реакции растений на различные механические воздействия (гравитация, вибрация, прикосновение, гиперосмотический стресс). Их часто объединяют в группу *механочувствительных каналов (mechanosensitive ion channels, MS)* [39; 56; 94]. Предыдущие исследования показали, что каналы MS участвуют в широком спектре физиологических процессов растений, таких как рост пыльцевых трубок, появление боковых корней, повреждение клеточной

стенки, регуляция формы и размера пластид, взаимодействие растений и патогенов и т. д. [56]. На сегодняшний день известны 5 семейств генов, кодирующих каналы MS в растениях, – *MSL*, *MCA*, *TRPK*, *Piezo* и *OSCA*. Канал TRPK (двупоровый калиевый канал) обладает селективностью к K^+ , остальные семейства обеспечивают транспорт Ca^{2+} .

Каналы, похожие на механочувствительные каналы малой проводимости (*small conductance mechanosensitive ion channel-like channels*, MSL). Каналы MSL являются аналогами механочувствительных каналов *Escherichia coli* (EcMscS), ответственных за снижение внутриклеточного осмотического давления для защиты бактерий от лизиса при гипосмотическом шоке [95]. В результате обширных биоинформационных исследований представители семейства генов *MSL* были идентифицированы в геноме многих сельскохозяйственных культур. Так, 6 генов выявлены у *Oryza sativa*, *Cicer arietinum* и *Sorghum bicolor*, 8 генов – у *Zea mays*, 10 генов – у *Hordeum vulgare*, 11 генов – у *Aegilops tauschii*, 9 и 30 генов – у *Triticum urartu* и *T. aestivum* соответственно [57]. Геном *A. thaliana* кодирует 10 белков AtMSL, которые делятся на 3 группы: митохондриальные каналы (группа I), хлоропластные каналы (группа II) и каналы плазматической мембраны (группа III) [56]. Многочисленные исследования функций ионных каналов MSL относят их либо к осморегуляции, либо к передаче сигналов, включая Ca^{2+} -сигнализацию [58; 95–97]. С помощью РНК-секвенирования была показана избирательная экспрессия генов *TaMSL* у пшеницы в условиях абиотического стресса. Так, большинство генов *TaMSL* усиленно экспрессировались после 6 ч выдерживания растений в условиях засухи, повышенных температур и солевого стресса [57].

Наиболее хорошо изученным представителем семейства является белок AtMSL10. Он позволяет растениям воспринимать колебательные механические раздражения, регулирует процесс ЗКГ, а также участвует в передаче электрических сигналов (Ca^{2+} -волны) на большие расстояния (между органами) при раневом стрессе [96; 98]. С помощью техники гетерологической экспрессии было показано, что канал MSL10 в ооцитах имеет большую селективность к анионам ($P_{Cl^-} : P_{Na^+} = 5,9$), обратимо ингибируется ионами гадолиния (вероятно, косвенно за счет изменения упаковки липидов или увеличения жесткости мембраны) и закрывается при более низком натяжении мембран, чем открывается [99; 100]. Таким образом, при возрастании натяжения мембран, вызванном осмотическим стрессом, повреждением клеточной стенки, изгибом органа или патогенной инвазией, канал MSL10 преимущественно высвобождает анионы из клетки, продолжая деполяризовывать клеточную мембрану до тех пор, пока напряжение не вернется к исходному уровню [99]. Функции других представителей каналов MSL включают поддержание водного и ионного баланса в пыльцевых трубках (MSL8), формирование разности электрических потенциалов на внутренней мембране митохондрий (MSL1), восприятие механических сигналов клетками корня (MSL4 – MSL6, MSL9), контроль объема хлоропластов в нормальных и стрессовых условиях (MSL2 и MSL3) [56]. Регистрируемые одиночные проводимости индивидуально экспрессированных генов *MSL9* и *MSL10* составляли 45 и 140 пСм соответственно [100]. Кодируемые ими каналы, вероятно, пропускают анионы лучше, чем катионы, в том числе Ca^{2+} [39; 101]. Другие гомологи EcMscS либо демонстрируют меньшую селективность к анионам ($P_{Cl^-} : P_{K^+} = 1,2–3,0$), либо являются селективными к катионам ($P_{Cl^-} : P_{K^+} = 0,17–0,40$) [100].

Каналы Mid1-комплементарной активности (*Mid1-complementing activity channels*, MCA). Каналы MCA были идентифицированы по комплементации дрожжевого белка Mid1 (механочувствительного канала, участвующего во входе Ca^{2+} в клетку) [56]. У *A. thaliana* имеются 2 гена *MCA* (*AtMCA1* и *AtMCA2*). Оба гена экспрессируются в апикальной меристеме побега, однако имеют дифференцированные паттерны экспрессии в листьях, корневом чехлике и трихобластах. Например, только *AtMCA1* экспрессируется в промеристеме и прилегающей зоне удлинения первичного корня, а *AtMCA2* экспрессируется в клетках мезофилла семядолей и листьев [59]. Белок AtMCA1 опосредует повышение концентрации свободного Ca^{2+} в цитоплазме в ответ на холодовой стресс, гипосмотический шок, обеспечивает восприятие гравитации и тактильную чувствительность в кончиках корней. Белок AtMCA2 действует как Ca^{2+} -проницаемый механочувствительный канал, который непосредственно воспринимает натяжение мембраны для открытия канала [56; 59; 102]. При гипосмотическом шоке белки MCA гипотетически также могут индуцировать Ca^{2+} -зависимую активацию НАДФН-оксидаз, тем самым стимулируя синтез АФК [39]. Следует отметить, что каналы MCA, по-видимому, имеют общие функции у различных видов растений. Это было продемонстрировано в исследованиях функционирования каналов OsMCA1 в рисе, CNR13 в кукурузе, NtMCA1 и NtMCA2 в табаке [102].

Пьезоканалы (Piezo). Пьезоканалы растений в настоящее время остаются малоизученными. Имеется лишь несколько экспериментальных работ по изучению их функции в модельных растениях *A. thaliana* и *Physcomitrella patens*. У *A. thaliana* был идентифицирован 1 ген *Piezo* (*AtPiezo1*), в основном экспрессирующийся в корневом чехлике [61; 103]. Показано, что белок AtPiezo1 является ключевым элементом иммунного ответа на вирус мозаики огурца и вирус мозаики репы [104]. Кроме того, AtPiezo1

способствует росту корней арабидопсиса в толще агаризованной среды, т. е. играет прямую роль в механосенсорных реакциях в корнях [103; 105]. У *P. patens* были найдены 2 представителя пьезоканалов (PpPiezo1 и PpPiezo2). Оба белка локализируются в тонопласте и, предположительно, участвуют в регуляции формы вакуолей в апикальных каулонемных клетках [106]. Гипотетически данные каналы могут функционировать как система транспортировки Ca^{2+} , хотя экспериментальные данные, подтверждающие функцию или ионселективность растительных пьезобелков, пока не получены.

Каналы, индуцируемые гиперосмоляльностью (*channels responsible for reduced hyperosmolality-induced* [Ca^{2+}]_{цит} increase, OSCA). Каналы OSCA изначально были идентифицированы как осмосенсоры, опосредующие индуцированное гиперосмоляльностью увеличение цитоплазматической активности Ca^{2+} ($[\text{Ca}^{2+}]_{\text{цит}}$) у *A. thaliana*. В последующем показано, что данное семейство состоит из нескольких членов и играет ключевую роль в восприятии экзогенных и эндогенных осмотических изменений, а также участвует в регуляции роста и развития растений [63]. Имеется гипотеза, что OSCA эволюционировали у предков эуфиллофитов как сенсоры водного дефицита, необходимые для поддержания водного баланса и переноса питательных элементов между различными органами растений [107]. В последние годы появился ряд биоинформационных исследований семейства генов OSCA: по 11 генов было обнаружено у *Oryza sativa* [65], *Solanum habrochaites* [108] и *Liriodendron chinense* [109], 12 генов выявлены у *Zea mays* [66], 13 генов – у *Vigna radiata* [67], 14 генов – у *Hordeum vulgare* [110], 15 генов – у *A. thaliana* [103; 111], 16 генов – у *Pyrus bretschneideri* [112], 17 генов – у *Populus trichocarpa* [103], 35 генов – у *Gossypium hirsutum* [113] и 42 гена – у *Triticum aestivum* [68]. С помощью криоэлектронной микроскопии проанализирована молекулярная структура белков AtOSCA1.1 и AtOSCA1.2 арабидопсиса. Каждая субъединица состоит из 11 трансмембранных доменов, а также цитозольного домена с мотивом узнавания РНК и параллельных мембране вытянутых спиральных ветвей, способствующих детекции изменения латерального натяжения внутреннего липидного бислоя в результате изменения тургорного давления [103; 110]. При активации канал OSCA меняет конформацию трансмембранных доменов M0 и M6, что приводит к увеличению кросс-секционного участка трансмембранной области и открытию ионного канала [64]. Данные каналы пропускают Ca^{2+} , однако детальный анализ показал, что OSCA1.2 также обладает хорошей проницаемостью для таких катионов, как K^+ и Na^+ [114].

Таким образом, среди проанализированных ионных каналов растительной клетки наиболее вероятными участниками транспорта никеля являются каналы семейства CNGC, так как данные системы демонстрируют способность транспорта Pb^{2+} (ион, по величине атомного и гидратированного радиуса близкий к Ni^{2+}), а также Ca^{2+} и других катионов. С учетом особенностей структуры и экспрессии в клетках и тканях также имеется вероятность вовлечения в транспорт ионов никеля каналов OSCA и GLR, однако для этих систем пока не исследованы особенности переноса большинства физиологически значимых двухвалентных катионов металлов, кроме Ca^{2+} .

Активный транспорт никеля

Активный транспорт переходных металлов в клетку происходит с участием специальных белков-переносчиков [115]. Большинство известных белков, которые опосредуют транспорт переходных металлов в растениях, принадлежат к следующим семействам: АТФазам тяжелых металлов P_{1B} -типа (*P_{1B}-type heavy metal ATPases*, НМА) [116; 117]; АТФ-связывающим кассетным транспортерам (*ATP-binding cassette transporters*, ABC) [118–122]; Zn-регулируемым, Fe-регулируемым белкам-транспортерам (*zinc-regulated, iron-regulated transporter-like proteins*, ZIP) [123; 124]; белкам макрофагов, ассоциированным с естественной резистентностью (*natural resistance-associated macrophage proteins*, NRAM) [125; 126]; ускорителям катионной диффузии (*cation diffusion facilitators*, CDF) [127]; обменникам катионов (*cation/proton exchangers*, САХ) [128]; Cu-транспортерам (*high-affinity copper transport proteins*, СОРТ) [129]. Стоит отметить, что НМА и ABC используют энергию АТФ, следовательно, осуществляют первичный активный транспорт, в то время как ZIP, NRAM, CDF и САХ обеспечивают вторичный активный транспорт металлов-микроэлементов.

Семейство НМА. Данное семейство также именуется семейством АТФаз СРх-типа от консервативного мотива аминокислот (цистеин-пролин-Х, в котором Х может быть цистеином или любой другой аминокислотой) [130]. Геном *A. thaliana* содержит 8 генов, кодирующих НМА [131]. Функциональные исследования НМА показали, что эти переносчики делятся на 2 группы в зависимости от их специфичности к металлу-субстрату: НМА, специфичные к Zn, Co, Cd и Pb (НМА1–НМА4), и НМА, специфичные к Cu и Ag (НМА5–НМА8) [116]. Представители данного семейства АТФаз помогают перемещать переходные металлы в органеллы, отвечают за дальний транспорт ионов, а также опосредуют устойчивость к металлам и гипераккумуляцию металлов. На примере Cd^{2+} было показано, что НМА3 используется для детоксикации металлов путем депонирования их в вакуоли, НМА4 действует как главный физиологический

переключатель в процессе гипераккумуляции металлов, а НМА2 и НМА4 участвуют в транспорте металлов от корня к побегу [132]. Кроме того, продемонстрирована роль НМА2 и НМА4 в загрузке Zn^{2+} в ксилему и его выгрузке из ксилемы [131]. Отмечено, что НМА5 является транспортером Cu^{2+} , локализованным в плазматической мембране [133; 134], НМА7 (RAN1) в большом количестве сосредоточен в мембране аппарата Гольджи [135], НМА1 и НМА6 обнаружены во внутренней мембране оболочки хлоропласта, а НМА8 – в тилакоидной мембране [117; 136]. Вероятно, НМА также могут влиять на загрузку Ni^{2+} в ксилему для транслокации данного металла из корней в листья и (или) детоксикации Ni^{2+} в корнях [117; 136].

Семейство ABC. Представители семейства ABC широко распространены среди всех царств живых организмов [118–121]. Как и НМА, они принадлежат к первичным активным переносчикам и состоят из 2 доменов – высокогидрофобного трансмембранного домена (TMD) и периферически расположенного АТФ-связывающего домена, или нуклеотидсвязывающей складки (NBF) [118]. Домены TMD образуют путь, по которому субстрат пересекает мембрану, и в некоторых случаях вносят вклад в субстратную специфичность. Домены NBF ориентированы к цитоплазматической стороне плазматической мембраны, они связывают гидролиз АТФ с транспортом [118]. Семейство ABC делится на 9 подсемейств (от ABCA до ABCI) в соответствии с их структурной организацией и филогенетическими отношениями [119]. В растениях представлены все подсемейства, кроме ABCN [120]. Как правило, транспортеры ABCB и ABCG локализованы в плазматической мембране, ABCC – в тонопласте, ABCD – в пероксисомальной мембране, а ABCI – в митохондриях или хлоропластах [121]. Представители семейства ABC способны транспортировать различные субстраты (гормоны, вторичные метаболиты, тяжелые металлы). В отличие от НМА они переносят металлы и металлоиды не в свободной форме, а в виде комплексов с лигандами, такими как глутатион или фитохелатины [130].

У *A. thaliana* идентифицирован 131 ген ABC [122], для некоторых из них показана связь с метаболизмом тяжелых металлов. Установлена четкая положительная корреляция между обилием транскриптов *AtABC36* и устойчивостью к Pb^{2+} и Cd^{2+} [120]. Гены *AtABCC1*, *AtABCC2*, а также, вероятно, *AtABCC3* и *AtABCC6* способствуют толерантности к Cd^{2+} и Hg^{+} [119]. Проведенное в 2009 г. исследование показало, что последовательность размером 2001 пара нуклеотидов выше кодирующей области *AtMRP3* содержит *цис*-элементы, необходимые для индукции репортерного гена после обработки токсичными металлами. При этом промотор реагирует на As, Cd, Ni, Co, Pb, но не на Zn или Fe [137]. В 2019 г. высказано предположение, что ABCI10 и ABCI12 являются частью ААТ энергосвязывающего модуля хлоропластного ABC/ECF-транспортера, который, скорее всего, имеет прокариотическое происхождение и участвует в поглощении переходных металлов. Потеря продуктов данных генов приводит к нарушению регуляции гомеостаза металлов-микроэлементов и, как следствие, ингибированию биосинтеза хлорофилла, нарушению биогенеза хлоропластов и карликовости [138]. Анализ изменения содержания и транспорта металлов, физиологических и транскриптомных модификаций у риса линии *arg1* (нокаут по гену *ARG1*) показал, что ARG1 модулирует транспорт и гомеостаз Co^{2+} и Ni^{2+} в хлоропластах, предотвращая конкуренцию данных металлов с металлическими кофакторами в металлсвязывающих центрах белков, участвующих в фотосинтезе [139].

Семейство ZIP. Белки ZIP играют ключевую роль в транспорте и гомеостазе металлов в растениях [124; 140]. Они располагаются в плазматической мембране и мембранах различных клеточных органелл, регулируют поглощение и реутилизацию Zn^{2+} , а также активно участвуют в адаптации растений к почвам с низким и высоким содержанием данного металла [123]. Сообщается, что, помимо транспорта Zn^{2+} , белки ZIP участвуют в транспорте других катионов, таких как Mn^{2+} , Fe^{2+}/Fe^{3+} , Cd^{2+} , Co^{2+} , Cu^{2+} и Ni^{2+} [140]. Выделяют 2 подсемейства белков ZIP: транспортеры, регулируемые цинком (ZRT), и транспортеры, регулируемые железом (IRT) [140; 141]. У *A. thaliana* идентифицированы 15 генов, кодирующих белки ZIP: гены *ZIP1–ZIP12* принадлежат к подсемейству ZRT, гены *IRT1–IRT3* – к подсемейству IRT [124]. Основными переносчиками, расположенными в клеточной мембране и участвующими в транспорте Zn^{2+} , являются ZIP1, ZIP9, ZIP10, ZIP12 и IRT3 [142]. Установлено, что ZIP1, ZIP2, ZIP5–ZIP7 и ZIP9 потенциально могут транспортировать Mn^{2+} [141]. Подсемейство IRT, в первую очередь IRT1, обеспечивает поглощение Fe^{2+} клетками ризодермы и коры [123]. Двудольные и злаковые однодольные растения поглощают железо с вовлечением переносчика IRT1 после восстановления Fe^{3+} до Fe^{2+} с помощью хелатредуктазы трехвалентного железа (FRO2) в плазматической мембране, злаковые растения секретируют мугеневую кислоту, образующую комплекс мугеневая кислота – железо, который, вероятно, может поглощаться клеткой с помощью YS/YSL-транспортеров, принадлежащих к семейству переносчиков олигопептидов (*oligopeptide transporters*, OPT) [143; 144]. Потенциально железо также может выходить из комплекса с фитосидерофором непосредственно вблизи мембраны

и преодолевать ее с использованием еще неидентифицированного механизма. Переносчик IRT1 обладает широкой специфичностью в отношении двухвалентных тяжелых металлов, опосредуя накопление Zn^{2+} , Mn^{2+} , Co^{2+} и Cd^{2+} в условиях дефицита железа [123; 145].

Считается, что IRT1 является основным путем поглощения Ni^{2+} корнями *A. thaliana*, по крайней мере при дефиците Fe^{2+} [146]. Доказано, что в условиях гидропоники $NiCl_2$ в концентрации 25 мкмоль/л повышает экспрессию гена *AtIRT1* в корнях арабидопсиса [147]. Накопление Ni^{2+} в условиях дефицита Fe^{2+} у мутантов *irt1-1* было заметно ниже, чем у природного экотипа Col-0. В системе гетерологичной экспрессии гена *AtIRT1* в дрожжах было продемонстрировано активное поглощение Ni^{2+} транспортером IRT1 [147]. Также следует отметить, что белки ZIP играют значительную роль в гипераккумуляции большого перечня тяжелых металлов у растений-гипераккумуляторов [148; 149].

Семейство NRAMP. Белки семейства NRAMP, изначально обнаруженные у макрофагов, участвуют в метаболизме тяжелых металлов и их депонировании в органеллах [130; 150]. Члены семейства действуют как переносчики Mn^{2+} , Zn^{2+} , Cu^{2+} , Fe^{2+} , Cd^{2+} , Ni^{2+} и Co^{2+} [125]. Данные транспортеры осуществляют симпорт ионов тяжелых металлов с H^+ , при этом протонный градиент восстанавливается H^+ -АТФазами [130]. В геноме *A. thaliana* выявлены 6 генов, кодирующих белки NRAMP [124]. Считается, что основная функция NRAMP1 заключается в поглощении Fe^{2+} , Mn^{2+} и Zn^{2+} [126; 151; 152]. Известно, что NRAMP2 играет важную роль в ремобилизации Mn^{2+} из аппарата Гольджи в условиях дефицита Mn^{2+} [153], а также имеет решающее значение для фотосинтеза растений и клеточного редокс-баланса [154], NRAMP3 и NRAMP4 присутствуют в тонопласте и участвуют в ремобилизации Fe^{2+} и Mn^{2+} из вакуоли во время прорастания семян [155], NRAMP6 описан как белок, способный транспортировать Cd^{2+} [156]. Путем экспрессии генов *AtNRAMP1*, *AtNRAMP3* и *AtNRAMP4* в дрожжах было подтверждено, что кодируемые ими транспортеры могут опосредовать поглощение Fe^{2+} , Mn^{2+} и Cd^{2+} [157]. Экспрессия генов *AtNRAMP4* и *NcNRAMP4*, выделенных из арабидопсиса и псевдометаллофита *Noccaea caerulescens* соответственно, приводила к значительному снижению скорости роста дрожжей при обработке Ni^{2+} (400 мкмоль/л $NiSO_4$, 24 ч) по сравнению со скоростью роста дрожжей, трансформированных пустым вектором *pADSL* [158]. Концентрации Ni^{2+} , Fe^{2+} и Mn^{2+} также были значительно выше у линий, экспрессирующих ген *NRAMP4* [158]. Внедрение в геном дрожжей гена *NjNRAMP4*, идентифицированного в гипераккумуляторе никеля *N. japonica*, стимулировало накопление Ni^{2+} и вызывало повышенную чувствительность к данному металлу, что указывает на важную роль NRAMP4 в поддержании гомеостаза никеля [159]. В трансгенных растениях арабидопсиса, трансформированных вектором *p35S::NcNRAMP4*, было зарегистрировано значительное увеличение концентрации Ni^{2+} в корнях при введении 20 мкмоль/л $NiSO_4$ в среду выращивания, однако накопления Ni^{2+} в листьях не наблюдалось [158]. Таким образом, NRAMP4, вероятно, играет значимую роль в аккумуляции Ni^{2+} и обеспечении толерантности к нему в результате изменения общего гомеостаза металлов, а не специфической транспортной активности по отношению к этому металлу. Недавно было показано, что как при недостатке, так и избытке металлов-микроэлементов подавлялась экспрессия гена *NtNRAMP3* в листьях и в меньшей степени в корнях растений табака [160]. Авторы указанной работы предположили, что основная функция *NtNRAMP3* заключается в поддержании перекрестного гомеостаза Fe^{2+} , Mn^{2+} , Co^{2+} , Cu^{2+} , Cd^{2+} и Ni^{2+} в листьях в нормальных условиях путем контроля разгрузки данных металлов из корня в ксилему.

Семейство CDF. Белки семейства CDF, которые в литературе также встречаются под названием МТР (*metal tolerance proteins* (белки толерантности к металлам)) [161], переносят двухвалентные тяжелые металлы, такие как Zn^{2+} , Ni^{2+} , Co^{2+} , Mn^{2+} и Cd^{2+} , путем антипорта H^+ или K^+ в вакуоль либо за пределы клеток, тем самым снижая концентрацию тяжелых металлов в цитоплазме [162–164]. У *A. thaliana* идентифицированы 12 генов *CDF* [127]. Белок *AtCDF1* (МТР1) представляет собой вакуолярный переносчик цинка, детоксицирующий Zn^{2+} и обеспечивающий накопление Zn^{2+} в листьях [165; 166]. На растениях риса продемонстрировано, что экспрессия гена *OsMTP1* повышается при воздействии Zn^{2+} , Cd^{2+} , Cu^{2+} и Fe^{2+} [167]. Гетерологичная сверхэкспрессия гена *OsMTP1* в дрожжах и табаке приводит к повышенной толерантности данных объектов к Cd^{2+} [167; 168]. Таким образом, МТР1 транспортирует Zn^{2+} , а также Co^{2+} , Fe^{2+} , Cd^{2+} и Ni^{2+} , но, вероятно, с меньшей степенью аффинности. Другие представители семейства CDF идентифицированы как транспортеры Zn^{2+} и Co^{2+} (МТР3), Mn^{2+} и Cu^{2+} (МТР8 и МТР11) [127]. Ген *AtMTP11* был описан как критически важный для толерантности к Mn^{2+} у *A. thaliana* [127; 169]. Гистохимический анализ с использованием зеленого флуоресцентного белка (GFP) или желтого флуоресцентного белка (YFP), прикрепленного к МТР11, выявил, что данный белок локализуется в вакуоли или гольджи-подобных структурах, обеспечивающих секреторный путь [169], а значит, МТР11 может снижать концентрацию Mn^{2+} в цитоплазме, обеспечивая механизм толерантности к Mn^{2+} и, возможно, другим металлам, включая Ni^{2+} . Следовательно, белки CDF главным образом участвуют в «секвестрации» (связывании, устраниении или изоляции) избытка тяжелых металлов.

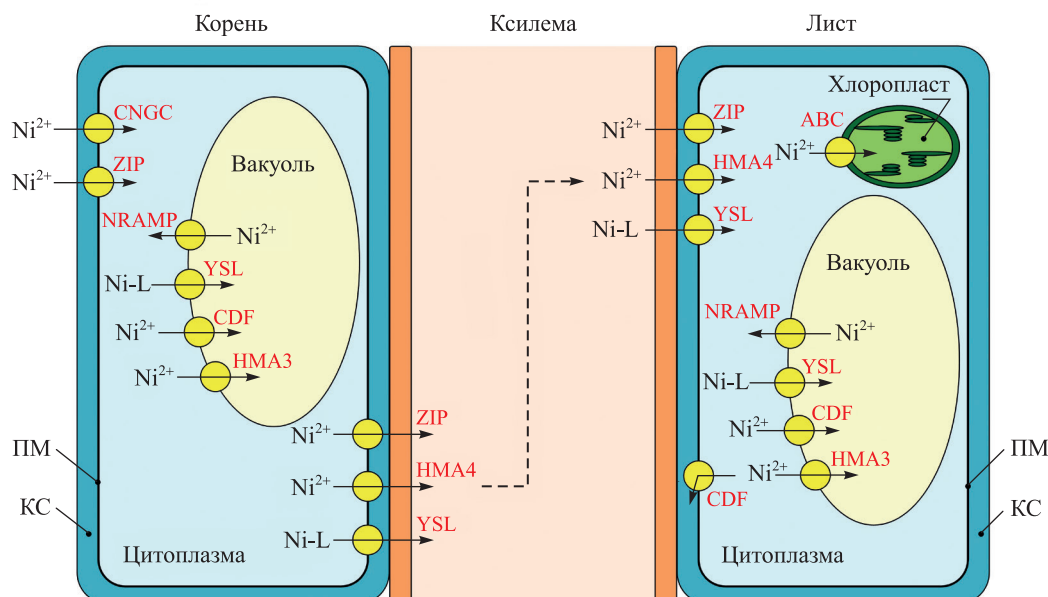
Семейство САХ. Представители семейства САХ в основном осуществляют антипорт катионов и протонов через эндомембраны растительных клеток [130]. У растений САХ относятся к так называемым САХ типа I, которые, в свою очередь, можно разделить на 2 подгруппы: САХ типа I-A и САХ типа I-B [128]. Представители типа I-A преимущественно участвуют в транспорте Ca^{2+} , тогда как представители типа I-B в дополнение к Ca^{2+} могут осуществлять транспорт еще нескольких ионов, таких как Cd^{2+} , Zn^{2+} и Mn^{2+} . В среднем у однодольных и двудольных растений присутствуют 5–6 генов САХ, а некоторые виды, например *Glycine max*, имеют 14 генов САХ [170].

По-видимому, САХ являются ключевым компонентом при модуляции ионного гомеостаза, рН и окислительно-восстановительного потенциала в растительных клетках [171]. В первую очередь САХ транспортируют Ca^{2+} , однако некоторые изоформы обладают широкой субстратной специфичностью и могут транспортировать ионы следовых металлов, такие как Mn^{2+} (САХ2 и САХ5), Cd^{2+} (САХ2–САХ4) и Zn^{2+} (САХ2) [170]. Экспрессия генов САХ, показанная на примере гена *AhCAH1* у гипераккумулятора металлов *Arabidopsis halleri*, вероятно, ослабляет тяжелометаллический стресс [172]. Предположительно, отдельные представители САХ способны уменьшать негативное воздействие АФК, образовавшихся в ответ на повышенные уровни металлов и другие абиотические стресс-факторы. Прогнозирование сети взаимодействия белков выявило несколько белков (SOS2, CXIP1, MNX, NRAM3 и MTP8), которые могут взаимодействовать с САХ и играть важную роль в реакциях растений на стресс [128]. Таким образом, САХ опосредуют гомеостаз металлов, обеспечивая их транспорт внутри клетки, а также участвуют в передаче Ca^{2+} -сигналов.

Семейство СОРТ. Белки семейства СОРТ (в литературе также встречается название СТР) у эукариот ответственны за поступление меди в цитоплазму через плазматическую мембрану и мобилизацию $\text{Cu}^+/\text{Cu}^{2+}$ из внутриклеточных органелл в случаях, когда биодоступность металла снижается [173]. Интересно отметить, что белки СОРТ высокоспецифичны ($K_m = 1\text{--}5$ мкмоль/л) для Cu^+ , но не для Cu^{2+} . У *A. thaliana* известны 6 генов данного семейства (*COPT1–COPT6*). Уровень экспрессии генов *COPT* зависит от органов растения, а также от степени дефицита меди. Так, например, было показано, что возрастание уровня транскриптов *AtCOPT1*, *AtCOPT2* и *AtCOPT6* приводило к увеличению содержания меди в корнях арабидопсиса, более того, мутантная линия *copt1/copt2/copt6*, лишенная соответствующих транспортеров, оказалась менее устойчивой к Cd^{2+} по сравнению с природным экотипом [174].

Семейство ОПТ. Как было отмечено выше, семейство ОПТ включает подсемейство YSL-транспортеров (*yellow stripe-like transporters*, т. е. желто-полосато-подобные транспортеры). Белки YSL встречаются у однодольных и двудольных, а также голосеменных растений, папоротников и мхов [175]. Известно, что YSL участвуют в транспорте комплексов металлов с азотсодержащими лигандами и играют важную роль в детоксикации и ремобилизации металлов [176–178]. У *A. thaliana* обнаружены 8 белков-транспортеров, относящихся к подсемейству YSL [179]. В первую очередь отмечено высокое сродство YSL к комплексам металлов с никотином. С использованием соответствующих нокаутных линий было показано, что YSL4 и YSL6, локализованные на мембранах вакуолей, эндоплазматического ретикулума и пластид, принимают участие во внутриклеточном транспорте комплексов металлов с никотином [175; 177]. Переносчик YSL1 арабидопсиса транспортирует железо, связанное в комплексы специфическим хелатором Fe^{3+} растительной природы – фитосидерофором, YSL2 транспортирует железо и медь, когда эти металлы хелатируются никотином [180]. Вероятно, YSL1 и YSL3 опосредуют повторную мобилизацию Fe, Zn и Cu в форме комплексов металлов с никотином из стареющих листьев и загрузку этих металлов в соцветия и семена [180]. Имеются данные о роли YSL-транспортеров в гипераккумуляции Zn^{2+} и Ni^{2+} *Noccaea* (= *Thlaspi*) *caerulescens*, в частности, в нее вовлечены гены *TcYSL3*, *TcYSL5* и *TcYSL7*, которые экспрессируются в ксилемной паренхиме и флоэме [181; 182].

Соотношение поглощения тяжелых металлов через пассивные и активные транспортные механизмы сильно различается в зависимости от вида растений, формы присутствия металла и его концентрации в почвенном растворе [183]. Например, Ni^{2+} , вероятно, предпочтительно поглощается через систему неселективных катионных каналов, хелатные соединения ионов никеля попадают в клетки с использованием механизма вторичного активного транспорта, поскольку некоторые транспортные белки (например, пермеазы) специфически связывают никель, в то время как нерастворимые соединения никеля проникают в растительные клетки главным образом путем эндоцитоза [183]. И. В. Серегин и А. Д. Кожевникова в 2006 г. отметили, что механизм поглощения никеля в большой степени зависит от концентрации ионов в окружающей среде. При низком уровне Ni^{2+} (менее 30–40 мкмоль/л) преобладает метаболический (активный) транспорт, а при высоком содержании Ni^{2+} в среде поглощение происходит неметаболическим путем вследствие повреждения под действием Ni^{2+} мембран клеток корня [184]. Схематически транспорт никеля представлен на рисунке.



Поступление и транслокация никеля в высших растениях:

CNGC – каналы, активируемые циклическими нуклеотидами; ZIP – Zn-регулируемые, Fe-регулируемые белки-транспортеры; NRAMP – белки макрофагов, ассоциированные с естественной резистентностью; CDF – ускорители катионной диффузии; YSL – желто-полосато-подобные транспортеры, относящиеся к семейству переносчиков олигопептидов (OPT); HMA – АТФазы тяжелых металлов P_{1B}-типа; ABC – АТФ-связывающие кассетные транспортеры; Ni²⁺ – никель в свободной ионной форме;

Ni-L – никель, хелатированный органическими лигандами;

ПМ – плазматическая мембрана; КС – клеточная стенка

Intake and translocation of nickel in higher plants:

CNGC – cyclic nucleotide-gated channels; ZIP – zinc-regulated, iron-regulated transporter-like proteins;

NRAMP – natural resistance-associated macrophage proteins; CDF – cation diffusion facilitators;

YSL – yellow stripe-like transporters, a subfamily of the oligopeptide transporters (OPT);

HMA – P_{1B}-type heavy metal ATPases; ABC – ATP-binding cassette transporters;

Ni²⁺ – nickel in free ionic form; Ni-L – chelated nickel complexes with organic ligands;

ПМ – plasma membrane; КС – cell wall

Поглощение никеля надземными частями растений и его перераспределение по различным органам растительного организма

Поглощение тяжелых металлов поверхностью листьев происходит через устьица, кутикулярные трещины, чечевички, эктодесмы и водные поры [185]. При этом считается, что адсорбция тяжелых металлов в листьях идет главным образом через эктодесмы, которые представляют собой неплазматические каналы, расположенные в основном между вспомогательными клетками и замыкающими клетками в кутикулярной мембране или эпидермальной клеточной стенке. М. В. Козлов и соавторы показали, что твердые частицы меди и никеля также могут проникать внутрь листьев березы через устьица [186]. Доля внекорневого поступления тяжелых металлов зависит от содержания металла в атмосфере, размера частиц, их физико-химических свойств, а также морфологических и физиологических особенностей видов растений [187]. Способность листьев адсорбировать и поглощать осажденные из атмосферы тяжелые металлы в значительной степени определяется такими параметрами, как площадь листовой пластинки, плотность устьиц, шероховатость поверхности листа, наличие трихом и эпикутикулярных восков [188]. Показано, что ограничивающим фактором также выступает возраст растений: молодые листья лучше поглощают металлы из атмосферы [185].

Принимая во внимание работы, указывающие на определенную роль некорневого поглощения никеля в аккумуляции данного металла растениями, следует отметить, что большая его часть накапливается за счет поступления через корневую систему [185; 189]. Поглощение корнями, загрузка в ксилему, акропетальный транспорт к побегу с транспирационным потоком и дальнейшее перераспределение во флоэме имеют решающее значение для распределения данного металла в надземных частях растений [189]. Ряд исследований подтверждают хорошую подвижность никеля во флоэме и ксилеме растений [146; 189–191]. Загрузка в ксилему, вероятно, осуществляется транспортерами семейств ZIP, HMA и NRAMP [192]. Установлено, что у *Alyssum lesbiacum* и *Brassica juncea* поступление Ni²⁺ в ксилему

происходит без участия апопластического пути и зависит от одновременного высвобождения гистидина из увеличенного пула свободного гистидина корней [193]. Транслокация Ni^{2+} у другого гипераккумулятора – *Lepidium ruderale* – может лимитироваться концентрацией свободного гистидина в корнях, в то время как у *A. thaliana* предварительная обработка L-гистидином не вызывала увеличения загрузки ксилемы Ni^{2+} , концентрации Ni^{2+} в экссудате, корневого давления или общего количества экссудата [17]. Важность взаимодействия с гистидином и значимость симпластического пути для загрузки Ni^{2+} в ксилему были продемонстрированы для пшеницы [194]. После высвобождения в ксилему корня свободные или хелатированные ионы никеля поступают с соком ксилемы вверх. При кислом pH ксилемного сока (pH 5–6) у растений-гипераккумуляторов большая часть Ni^{2+} присутствует в виде гидратированного катиона Ni^{2+} , т. е. гистидин, малат или цитрат (классические хелаторы Ni^{2+}) не играют значительной роли в переносе Ni^{2+} ксилемным соком у таких видов [195; 196].

Кроме того, показано, что некоторые тяжелые металлы, в том числе никель, цинк, кобальт и кадмий, могут перемещаться из ксилемы во флоэму [189]. Это способствует транспорту данных металлов в молодые растущие органы. Также флоэмный ток представляет собой дополнительный механизм контроля содержания тяжелых металлов в формирующихся органах, созревающих плодах и семенах [189]. Транслокация тяжелых металлов во флоэме имеет два направления и включает в себя как нисходящие, так и восходящие потоки [33]. Флоэмный сок обладает слабощелочной реакцией (pH 7–8) и обогащен органическими соединениями (сахара, аминокислоты и органические кислоты) [191]. Щелочная среда способствует связыванию ионов металлов, например Ni^{2+} и Zn^{2+} , в органические комплексы [197]. Во флоэмном соке никель в основном связан с органическими соединениями с молекулярной массой в пределах 1000–5000 г/моль, а также обильно присутствующими карбоновыми кислотами и аминокислотами [33]. В первую очередь лигандами выступают гистидин и никотинамин [191; 198]. Таким образом, наличие комплексообразователей в растительной клетке может иметь значение для удержания в ней никеля (например, транспорт через тонопласт и хранение в вакуоли), его переноса в соседние клетки через плазмодесмы и высвобождения в апопласт для дальнейшей загрузки в ксилему или флоэму.

Заключение

Механизм поступления и транспорта никеля в растениях остается не до конца понятным. Известно, что поглощение Ni^{2+} осуществляется преимущественно корнями и может проходить путем пассивного либо активного транспорта. Пассивный транспорт обеспечивается посредством неселективных катионных каналов, при этом наибольший вклад, вероятно, вносят каналы семейства CNGC, в частности представители групп I и III данного семейства. Активный транспорт происходит с участием специальных белков-переносчиков, в первую очередь белков ZIP. Экспериментально это было показано для белков IRT1. Загрузка в ксилему, вероятно, осуществляется представителями семейств активных транспортеров ZIP, HMA и NRAMP. Кроме того, большое влияние на данный процесс оказывают синтез и концентрация комплексообразователей. В частности, на поступление и транслокацию никеля влияют S-содержащие лиганды (глутатион и фитохелатины), N-содержащие лиганды (производные S-аденозил-L-метионина, гистидина и других аминокислот) и O-содержащие лиганды (фенолы и органические кислоты).

Библиографические ссылки

1. IARC Working Group on the Evaluation of Carcinogenic Risks to Humans. *A review of human carcinogens. Part C, Arsenic, metals, fibres, and dusts*. Lyon: International Agency for Research on Cancer; 2012. 501 p. (IARC monographs on the evaluation of carcinogenic risks to humans; volume 100, part C).
2. Tundermann JH, Tien JK, Howson TE. Nickel and nickel alloys. In: *Kirk-Othmer encyclopedia of chemical technology. Volume 17* [Internet]. 5th edition. [S. l.]: John Wiley & Sons; 2005 [cited 2023 February 20]. p. 1–21. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/0471238961.1409031120211404.a01.pub2>.
3. Kerfoot DGE. Nickel. In: *Ullmann's encyclopedia of industrial chemistry. Volume 27*. 7th edition. Weinheim: Wiley-VCH; 2012. p. 37–101. DOI: 10.1002/14356007.a17_157.
4. Ma Y, Hooda PS. Chromium, nickel and cobalt. In: Hooda PS, editor. *Trace elements in soils*. [S. l.]: Blackwell Publishing; 2010. p. 461–479. DOI: 10.1002/9781444319477.ch19.
5. Nightingale ER. Phenomenological theory of ion solvation. Effective radii of hydrated ions. *The Journal of Physical Chemistry*. 1959;63(9):1381–1387. DOI: 10.1021/j150579a011.
6. Барон НМ, Пономарева АМ, Равдель АА, Тимофеева ЗН, составители. *Краткий справочник физико-химических величин*. 10-е издание. Равдель АА, Пономарева АМ, редакторы. Санкт-Петербург: Иван Федоров; 2003. 240 с.
7. Shannon RD. Revised effective ionic radii and systematic studies of interatomic distances in halides and chalcogenides. *Acta Crystallographica Section A: Foundations and Advances*. 1976;32(5):751–767. DOI: 10.1107/S0567739476001551.
8. Martelli F, Abadie S, Simonin J-P, Vuilleumier R, Spezia R. Lanthanoids(III) and actinoids(III) in water: diffusion coefficients and hydration enthalpies from polarizable molecular dynamics simulations. *Pure and Applied Chemistry*. 2013;85(1):237–246. DOI: 10.1351/pac-con-12-02-08.

9. Cotton FA, Wilkinson G, Murillo CA, Bochmann M. *Advanced inorganic chemistry*. 6th edition. New York: John Wiley & Sons; 1999. XV, 1355 p.
10. Harasim P, Filipek T. Nickel in the environment. *Journal of Elementology*. 2015;20(2):525–534. DOI: 10.5601/jelem.2014.19.3.651.
11. Cempel M, Nikiel G. Nickel: a review of its sources and environmental toxicology. *Polish Journal of Environmental Studies*. 2006;15(3):375–382.
12. Yadav N, Sharma S. An account of nickel requirement, toxicity and oxidative stress in plants. *Biological Forum – An International Journal*. 2016;8(1):414–419.
13. Chen Cuiyun, Huang Dejun, Liu Jianquan. Functions and toxicity of nickel in plants: recent advances and future prospects. *Clean – Soil, Air, Water*. 2009;37(4–5):304–313. DOI: 10.1002/clen.200800199.
14. Sreekanth TVM, Nagajyothi PC, Lee KD, Prasad TNVKV. Occurrence, physiological responses and toxicity of nickel in plants. *International Journal of Environmental Science and Technology*. 2013;10(5):1129–1140. DOI: 10.1007/s13762-013-0245-9.
15. Seregin IV, Kozhevnikova AD. Histochemical methods for detection of heavy metals and strontium in the tissues of higher plants. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2011;58(4):721–727. DOI: 10.1134/s1021443711040133.
16. Seregin IV, Kozhevnikova AD. Low-molecular-weight ligands in plants: role in metal homeostasis and hyperaccumulation. *Photosynthesis Research*. 2021;150(1–3):51–96. DOI: 10.1007/s11120-020-00768-1.
17. Seregin IV, Kozhevnikova AD, Schat H. Histidine-mediated nickel and zinc translocation in *Arabidopsis thaliana* and *Lepidium ruderales*. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2022;69(1):13. DOI: 10.1134/S1021443722010186.
18. Seregin IV, Kozhevnikova AD, Schat H. Nickel tolerance and accumulation capacities in different populations of the hyperaccumulator *Noccaea caerulea*. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2022;69(4):70. DOI: 10.1134/S1021443722040148.
19. Yusuf M, Fariduddin Q, Hayat S, Ahmad A. Nickel: an overview of uptake, essentiality and toxicity in plants. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. 2011;86(1):1–17. DOI: 10.1007/s00128-010-0171-1.
20. Nie Jing, Pan Yuqiang, Shi Jing, Guo Yan, Yan Zengguang, Duan Xiaoli, et al. A comparative study on the uptake and toxicity of nickel added in the form of different salts to maize seedlings. *International Journal of Environmental Research and Public Health*. 2015;12(12):15075–15087. DOI: 10.3390/ijerph121214972.
21. He S, He Z, Yang X, Baligar VC. Mechanisms of nickel uptake and hyperaccumulation by plants and implications for soil remediation. Sparks DL, editor. *Advances in agronomy. Volume 117*. Amsterdam: Academic Press; 2012. p. 117–189. DOI: 10.1016/b978-0-12-394278-4.00003-9.
22. Antonkiewicz J, Jasiewicz C, Konciewicz-Baran M, Sendor R. Nickel bioaccumulation by the chosen plant species. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2016;38(2):40. DOI: 10.1007/s11738-016-2062-5.
23. Krishnamurti GSR, Subashchandrabose SR, Megharaj M, Naidu R. Assessment of bioavailability of heavy metal pollutants using soil isolates of *Chlorella* sp. *Environmental Science and Pollution Research*. 2013;22(12):8826–8832. DOI: 10.1007/s11356-013-1799-2.
24. Blanco P, Tomé FV, Lozano JC. Sequential extraction for radionuclide fractionation in soil samples: a comparative study. *Applied Radiation and Isotopes*. 2004;61(2–3):345–350. DOI: 10.1016/j.apradiso.2004.03.006.
25. Mortvedt JJ. Plant and soil relationships of uranium and thorium decay series radionuclides – a review. *Journal of Environmental Quality*. 1994;23(4):643–650. DOI: 10.2134/jeq1994.00472425002300040004x.
26. Viehweger K, Geipel G. Uranium accumulation and tolerance in *Arabidopsis halleri* under native versus hydroponic conditions. *Environmental and Experimental Botany*. 2010;69(1):39–46. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2010.03.001.
27. Viehweger K. How plants cope with heavy metals. *Botanical Studies*. 2014;55:35. DOI: 10.1186/1999-3110-55-35.
28. Xiang Zhen-Li, Gao Huan-Fang, Yan Huan, Li Ya-Ling, Diao Zhi-Long, Zhang En-Zhi, et al. Study on the treatment of nickel-contaminated soil using calcium oxide. *Water, Air, and Soil Pollution*. 2020;231(5):188. DOI: 10.1007/s11270-020-04569-z.
29. Robinson BH, Brooks RR, Clothier BE. Soil amendments affecting nickel and cobalt uptake by *Berkheya coddii*: potential use for phytomining and phytoremediation. *Annals of Botany*. 1999;84(6):689–694. DOI: 10.1006/anbo.1999.0970.
30. Körner LE, Møller LM, Jensen P. Effects of Ca²⁺ and other divalent cations on uptake of Ni²⁺ by excised barley roots. *Physiologia Plantarum*. 1987;71(1):49–54. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1987.tb04615.x.
31. Jan S, Parray JA. *Approaches to heavy metal tolerance in plants*. Singapore: Springer Science + Business Media; 2016. Chapter 1, Heavy metal uptake in plants; p. 1–18. DOI: 10.1007/978-981-10-1693-6_1.
32. Nagajyothi PC, Lee KD, Sreekanth TVM. Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: a review. *Environmental Chemistry Letters*. 2010;8(3):199–216. DOI: 10.1007/s10311-010-0297-8.
33. Deng T-H-B, van der Ent A, Tang Y-T, Sterckeman T, Echevarria G, Morel J-L, et al. Nickel hyperaccumulation mechanisms: a review on the current state of knowledge. *Plant and Soil*. 2018;423(1–2):1–11. DOI: 10.1007/s11104-017-3539-8.
34. Costa G, Morel JL. Cadmium uptake by *Lupinus albus* (L.): cadmium excretion, a possible mechanism of cadmium tolerance. *Journal of Plant Nutrition*. 1993;16(10):1921–1929. DOI: 10.1080/01904169309364661.
35. Lux A, Martinka M, Vaculik M, White PJ. Root responses to cadmium in the rhizosphere: a review. *Journal of Experimental Botany*. 2011;62(1):21–37. DOI: 10.1093/jxb/erq281.
36. Казнина НМ, Батова ЮВ, Титов АФ, Лайдинен ГФ. Роль отдельных компонентов антиоксидантной системы в адаптации растений *Elytrigia repens* (L.) Nevski к кадмию. *Труды Карельского научного центра Российской академии наук. Серия: Экспериментальная биология*. 2016;11:17–26. DOI: 10.17076/eb365.
37. Swarbreck SM, Colaço R, Davies JM. Plant calcium-permeable channels. *Plant Physiology*. 2013;163(2):514–522. DOI: 10.1104/pp.113.220855.
38. Demidchik V, Shabala S. Mechanisms of cytosolic calcium elevation in plants: the role of ion channels, calcium extrusion systems and NADPH oxidase-mediated «ROS-Ca²⁺ Hub». *Functional Plant Biology*. 2018;45(1–2):9–27. DOI: 10.1071/fp16420.
39. Мацкевич ВС, Самохина ВВ, Гриусевич ПВ, Войтехович МА, Соколик АИ, Демидчик ВВ. Са²⁺-проницаемые катионные каналы плазматической мембраны клеток высших растений. *Журнал Белорусского государственного университета. Биология*. 2018;2:11–26.
40. Demidchik V, Maathuis FJM. Physiological roles of nonselective cation channels in plants: from salt stress to signalling and development. *New Phytologist*. 2007;175(3):387–404. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2007.02128.x.
41. Zelman AK, Dawe A, Gehring C, Berkowitz GA. Evolutionary and structural perspectives of plant cyclic nucleotide-gated cation channels. *Frontiers in Plant Science*. 2012;3:95. DOI: 10.3389/fpls.2012.00095.

42. Dietrich P, Moeder W, Yoshioka K. Plant cyclic nucleotide-gated channels: new insights on their functions and regulation. *Plant Physiology*. 2020;184(1):27–38. DOI: 10.1104/pp.20.00425.
43. Chin K, Moeder W, Yoshioka K. Biological roles of cyclic-nucleotide-gated ion channels in plants: what we know and don't know about this 20 member ion channel family. *Botany*. 2009;87(7):668–677. DOI: 10.1139/b08-147.
44. Hao Lidong, Qiao Xiuli. Genome-wide identification and analysis of the CNGC gene family in maize. *PeerJ*. 2018;6:e5816. DOI: 10.7717/peerj.5816.
45. Duszyn M, Świeżawska B, Szmidi-Jaworska A, Jaworski K. Cyclic nucleotide gated channels (CNGCs) in plant signalling – current knowledge and perspectives. *Journal of Plant Physiology*. 2019;241:153035. DOI: 10.1016/j.jplph.2019.153035.
46. Lam H-M, Chiu J, Hsieh M-H, Meisel L, Oliveira IC, Shin M, et al. Glutamate-receptor genes in plants. *Nature*. 1998;396(6707):125–126. DOI: 10.1038/24066.
47. Tapken D, Hollmann M. *Arabidopsis thaliana* glutamate receptor ion channel function demonstrated by ion pore transplantation. *Journal of Molecular Biology*. 2008;383(1):36–48. DOI: 10.1016/j.jmb.2008.06.076.
48. Yu Bo, Liu Nian, Tang Siqi, Qin Tian, Huang Junli. Roles of glutamate receptor-like channels (GLRs) in plant growth and response to environmental stimuli. *Plants*. 2022;11(24):3450. DOI: 10.3390/plants11243450.
49. Davenport R. Glutamate receptors in plants. *Annals of Botany*. 2002;90(5):549–557. DOI: 10.1093/aob/mcf228.
50. Weiland M, Mancuso S, Baluska F. Signalling via glutamate and GLRs in *Arabidopsis thaliana*. *Functional Plant Biology*. 2016;43(1):1–25. DOI: 10.1071/FP15109.
51. Alfieri A, Doccula FG, Pederzoli R, Grenzi M, Bonza MC, Luoni L, et al. The structural bases for agonist diversity in an *Arabidopsis thaliana* glutamate receptor-like channel. *PNAS*. 2019;117(1):752–760. DOI: 10.1073/pnas.1905142117.
52. Delmer DP, Potikha TS. Structures and functions of annexins in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*. 1997;53(6):546–553. DOI: 10.1007/s000180050070.
53. Baucher M, Pérez-Morga D, El Jaziri M. Insight into plant annexin function: from shoot to root signaling. *Plant Signaling & Behavior*. 2012;7(4):524–528. DOI: 10.4161/psb.19647.
54. He Xin, Liao Li, Xie Sai, Yao Min, Xie Pan, Liu Wei, et al. Comprehensive analyses of the annexin (*ANN*) gene family in *Brassica rapa*, *Brassica oleracea* and *Brassica napus* reveals their roles in stress response. *Scientific Reports*. 2020;10:4295. DOI: 10.1038/s41598-020-59953-w.
55. Zhang Zhongbao, Li Xianglong, Han Meng, Wu Zhongyi. Genome-wide analysis and functional identification of the annexin gene family in maize (*Zea mays* L.). *Plant Omics Journal*. 2015;8(5):420–428.
56. Hamilton ES, Schlegel AM, Haswell ES. United in diversity: mechanosensitive ion channels in plants. *Annual Review of Plant Biology*. 2015;66:113–137. DOI: 10.1146/annurev-arplant-043014-114700.
57. Kaur A, Taneja M, Tyagi S, Sharma A, Singh K, Upadhyay SK. Genome-wide characterization and expression analysis suggested diverse functions of the mechanosensitive channel of small conductance-like (*MSL*) genes in cereal crops. *Scientific Reports*. 2020;10:16583. DOI: 10.1038/s41598-020-73627-7.
58. Haswell ES, Meyerowitz EM. MscS-like proteins control plastid size and shape in *Arabidopsis thaliana*. *Current Biology*. 2006;16(1):1–11. DOI: 10.1016/j.cub.2005.11.044.
59. Yoshimura K, Iida K, Iida H. MCAs in *Arabidopsis* are Ca²⁺-permeable mechanosensitive channels inherently sensitive to membrane tension. *Nature Communications*. 2021;12:6074. DOI: 10.1038/s41467-021-26363-z.
60. Kurusu T, Yamanaka T, Nakano M, Takiguchi A, Ogasawara Y, Hayashi T, et al. Involvement of the putative Ca²⁺-permeable mechanosensitive channels, NtMCA1 and NtMCA2, in Ca²⁺ uptake, Ca²⁺-dependent cell proliferation and mechanical stress-induced gene expression in tobacco (*Nicotiana tabacum*) BY-2 cells. *Journal of Plant Research*. 2012;125(4):555–568. DOI: 10.1007/s10265-011-0462-6.
61. Mousavi SAR, Dubin AE, Zeng W-Z, Coombs AM, Do K, Ghadiri DA, et al. Piezo ion channel is required for root mechanotransduction in *Arabidopsis thaliana*. *PNAS*. 2021;118(20):e2102188118. DOI: 10.1073/pnas.2102188118.
62. Fang Xianming, Zhang Yang, Cheng Bo, Luan Sheng, He Kai. Evidence for the involvement of *AtPiezo* in mechanical responses. *Plant Signaling & Behavior*. 2021;16(5):1889252. DOI: 10.1080/15592324.2021.1889252.
63. Yuan Fang, Yang Huimin, Xue Yan, Kong Dongdong, Ye Rui, Li Chijun, et al. OSCA1 mediates osmotic-stress-evoked Ca²⁺ increases vital for osmosensing in *Arabidopsis*. *Nature*. 2014;514(7522):367–371. DOI: 10.1038/nature13593.
64. Zhang Mingfeng, Wang Dali, Kang Yunlu, Wu Jing-Xiang, Yao Fuqiang, Pan Chengfang, et al. Structure of the mechanosensitive OSCA channels. *Nature Structural & Molecular Biology*. 2018;25(9):850–858. DOI: 10.1038/s41594-018-0117-6.
65. Li Yunshuang, Yuan Fang, Wen Zhaozhong, Li Yihao, Wang Fang, Zhu Tao, et al. Genome-wide survey and expression analysis of the *OSCA* gene family in rice. *BMC Plant Biology*. 2015;15:261. DOI: 10.1186/s12870-015-0653-8.
66. Li Yuanyang, Zhang Yubin, Li Bin, Hou Liyuan, Yu Jianing, Jia Chengguo, et al. Preliminary expression analysis of the *OSCA* gene family in maize and their involvement in temperature stress. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(21):13658. DOI: 10.3390/ijms232113658.
67. Yin Lili, Zhang Meiling, Wu Ruigang, Chen Xiaoliang, Liu Fei, Xing Baolong. Genome-wide analysis of *OSCA* gene family members in *Vigna radiata* and their involvement in the osmotic response. *BMC Plant Biology*. 2021;21:408. DOI: 10.1186/s12870-021-03184-2.
68. Tong Kai, Wu Xinyang, He Long, Qiu Shiyou, Liu Shuang, Cai Linna, et al. Genome-wide identification and expression profile of *OSCA* gene family members in *Triticum aestivum* L. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(1):469. DOI: 10.3390/ijms23010469.
69. Schuurink RC, Shartzter SF, Fath A, Jones RL. Characterization of a calmodulin-binding transporter from the plasma membrane of barley aleurone. *PNAS*. 1998;95(4):1944–1949. DOI: 10.1073/pnas.95.4.1944.
70. Gobert A, Park G, Amtmann A, Sanders D, Maathuis FJM. *Arabidopsis thaliana* cyclic nucleotide gated channel 3 forms a non-selective ion transporter involved in germination and cation transport. *Journal of Experimental Botany*. 2006;57(4):791–800. DOI: 10.1093/jxb/erj064.
71. DeFalco TA, Marshall CB, Munro K, Kang H-G, Moeder W, Ikura M, et al. Multiple calmodulin-binding sites positively and negatively regulate *Arabidopsis* cyclic nucleotide-gated channel 12. *The Plant Cell*. 2016;28(7):1738–1751. DOI: 10.1105/tpc.15.00870.
72. Tan Yan-Qiu, Yang Yang, Zhang An, Fei Cui-Fang, Gu Li-Li, Sun Shu-Jing, et al. Three CNGC family members, CNGC5, CNGC6, and CNGC9, are required for constitutive growth of *Arabidopsis* root hairs as Ca²⁺-permeable channels. *Plant Communications*. 2020;1(1):100001. DOI: 10.1016/j.xplc.2019.100001.

73. Li Qingqing, Yang Siqiang, Ren Jie, Ye Xueling, Jiang Xin, Liu Zhiyong. Genome-wide identification and functional analysis of the cyclic nucleotide-gated channel gene family in Chinese cabbage. *3 Biotech*. 2019;9(3):114. DOI: 10.1007/s13205-019-1647-2.
74. Moon JY, Belloeil C, Ianna ML, Shin R. *Arabidopsis* CNGC family members contribute to heavy metal ion uptake in plants. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019;20(2):413. DOI: 10.3390/ijms20020413.
75. Sunkar R, Kaplan B, Bouché N, Arazi T, Dolev D, Talke IN, et al. Expression of a truncated tobacco NtCBP4 channel in transgenic plants and disruption of the homologous *Arabidopsis CNGC1* gene confer Pb²⁺ tolerance. *The Plant Journal*. 2000;24(4):533–542. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2000.00901.x.
76. Nawaz Z, Kakar KU, Ullah R, Yu S, Zhang J, Shu Q-Y, et al. Genome-wide identification, evolution and expression analysis of cyclic nucleotide-gated channels in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). *Genomics*. 2019;111(2):142–158. DOI: 10.1016/j.ygeno.2018.01.010.
77. Kanter U, Hauser A, Michalke B, Dräxl S, Schäffner AR. Caesium and strontium accumulation in shoots of *Arabidopsis thaliana*: genetic and physiological aspects. *Journal of Experimental Botany*. 2010;61(14):3995–4009. DOI: 10.1093/jxb/erq213.
78. Naz R, Khan A, Alghamdi BS, Ashraf GM, Alghanmi M, Ahmad A, et al. An insight into animal glutamate receptors homolog of *Arabidopsis thaliana* and their potential applications – a review. *Plants*. 2022;11(19):2580. DOI: 10.3390/plants11192580.
79. Chiu JC, Brenner ED, DeSalle R, Nitabach MN, Holmes TC, Coruzzi GM. Phylogenetic and expression analysis of the glutamate-receptor-like gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Biology and Evolution*. 2002;19(7):1066–1082. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a004165.
80. Singh A, Kanwar P, Yadav AK, Mishra M, Jha SK, Baranwal V, et al. Genome-wide expressional and functional analysis of calcium transport elements during abiotic stress and development in rice. *The FEBS Journal*. 2014;281(3):894–915. DOI: 10.1111/febs.12656.
81. Zhou Sheng-Hui, Zhang Lei, Lü Xin-Ze, Huang Jin-Guang. [Identification and analysis of *GLR* family genes in maize]. *Journal of Maize Sciences*. 2021;29(2):35–42. Chinese. DOI: 10.13597/j.cnki.maize.science.20210206.
82. Aouini A, Matsukura C, Ezura H, Asamizu E. Characterisation of 13 glutamate receptor-like genes encoded in the tomato genome by structure, phylogeny and expression profiles. *Gene*. 2012;493(1):36–43. DOI: 10.1016/j.gene.2011.11.037.
83. Zhang Jing, Cui Tianzhen, Su Yachun, Zang Shoujian, Zhao Zhennan, Zhang Chang, et al. Genome-wide identification, characterization, and expression analysis of glutamate receptor-like gene (*GLR*) family in sugarcane. *Plants*. 2022;11(18):2440. DOI: 10.3390/plants11182440.
84. Liu Shiming, Zhang Xiaojun, Xiao Shenghua, Ma Jun, Shi Weijun, Qin Tao, et al. A single-nucleotide mutation in a glutamate receptor-like gene confers resistance to *Fusarium* wilt in *Gossypium hirsutum*. *Advanced Science*. 2021;8(7):2002723. DOI: 10.1002/advs.202002723.
85. Luo Hua, Hu Da-Gang, Zhang Lian-Zhong, Hao Yu-Jin. [Bioinformatics and expression analysis of apple MdGLRs genes family]. *Acta Horticulturae Sinica*. 2012;39(3):425–435. Chinese.
86. Chen Jianqing, Jing Yinghui, Zhang Xinyue, Li Leiting, Wang Peng, Zhang Shaoling, et al. Evolutionary and expression analysis provides evidence for the plant glutamate-like receptors family is involved in woody growth-related function. *Scientific Reports*. 2016;6:32013. DOI: 10.1038/srep32013.
87. Zeng Houqing, Zhao Bingqian, Wu Haicheng, Zhu Yiyong, Chen Huatao. Comprehensive *in silico* characterization and expression profiling of nine gene families associated with calcium transport in soybean. *Agronomy*. 2020;10(10):1539. DOI: 10.3390/agronomy10101539.
88. Ortiz-Ramírez C, Michard E, Simon AA, Damineli DSC, Hernández-Coronado M, Becker JD, et al. Glutamate receptor-like channels are essential for chemotaxis and reproduction in mosses. *Nature*. 2017;549(7670):91–95. DOI: 10.1038/nature23478.
89. Sobolevsky AI, Rosconi MP, Gouaux E. X-ray structure, symmetry and mechanism of an AMPA-subtype glutamate receptor. *Nature*. 2009;462(7274):745–756. DOI: 10.1038/nature08624.
90. Dabitz N, Hu N-J, Yusof AM, Tranter N, Winter A, Daley M, et al. Structural determinants for plant annexin – membrane interactions. *Biochemistry*. 2005;44(49):16292–16300. DOI: 10.1021/bi0516226.
91. Wu Xiaoxia, Wang Yan, Bian Yuhao, Ren Yan, Xu Xiaoying, Zhou Fucui, et al. A critical review on plant annexin: structure, function, and mechanism. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2022;190:81–89. DOI: 10.1016/j.plaphy.2022.08.019.
92. Zhang Yinan, Sa Gang, Zhang Ying, Hou Siyuan, Wu Xia, Zhao Nan, et al. *Populus euphratica* annexin1 facilitates cadmium enrichment in transgenic *Arabidopsis*. *Journal of Hazardous Materials*. 2021;405:124063. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2020.124063.
93. Mel'gunov VI, Akimova EI, Krasavchenko KS. Effect of divalent metal ions on annexin-mediated aggregation of asolectin liposomes. *Acta Biochimica Polonica*. 2000;47(3):675–683. DOI: 10.18388/abp.2000_3988.
94. Kaur A, Madhu, Upadhyay SK. Mechanosensitive ion channels in plants. In: Upadhyay SK, editor. *Calcium transport elements in plants*. [S. l.]: Academic Press; 2021. p. 267–279. DOI: 10.1016/B978-0-12-821792-4.00005-9.
95. Lee JS, Wilson ME, Richardson RA, Haswell ES. Genetic and physical interactions between the organellar mechanosensitive ion channel homologs MSL1, MSL2, and MSL3 reveal a role for inter-organellar communication in plant development. *Plant Direct*. 2019;3(3):e00124. DOI: 10.1002/pld3.124.
96. Guichard M, Thomine S, Frachisse J-M. Mechanotransduction in the spotlight of mechano-sensitive channels. *Current Opinion in Plant Biology*. 2022;68:102252. DOI: 10.1016/j.pbi.2022.102252.
97. Tran D, Girault T, Guichard M, Thomine S, Leblanc-Fournier N, Moulia B, et al. Cellular transduction of mechanical oscillations in plants by the plasma-membrane mechanosensitive channel MSL10. *PNAS*. 2021;118(1):e1919402118. DOI: 10.1073/pnas.1919402118.
98. Velez KM, Maksaev G, Frick EM, January E, Kloepper SC, Haswell ES. *Arabidopsis* MSL10 has a regulated cell death signaling activity that is separable from its mechanosensitive ion channel activity. *The Plant Cell*. 2014;26(7):3115–3131. DOI: 10.1105/tpc.114.128082.
99. Maksaev G, Haswell ES. Recent characterizations of MscS and its homologs provide insight into the basis of ion selectivity in mechanosensitive channels. *Channels*. 2013;7(3):215–220. DOI: 10.4161/chan.24505.
100. Maksaev G, Haswell ES. MscS-like10 is a stretch-activated ion channel from *Arabidopsis thaliana* with a preference for anions. *PNAS*. 2012;109(46):19015–19020. DOI: 10.1073/pnas.1213931109.
101. Demidchik V, Shabala S, Isayenkov S, Cuin TA, Pottosin I. Calcium transport across plant membranes: mechanisms and functions. *New Phytologist*. 2018;220(1):49–69. DOI: 10.1111/nph.15266.

102. Nishii K, Möller M, Iida H. Mix and match: patchwork domain evolution of the land plant-specific Ca²⁺-permeable mechanosensitive channel MCA. *PLoS ONE*. 2021;16(4):e0249735. DOI: 10.1371/journal.pone.0249735.
103. Hartmann FP, Tinturier E, Julien J-L, Leblanc-Fourmier N. Between stress and response: function and localization of mechanosensitive Ca²⁺ channels in herbaceous and perennial plants. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(20):11043. DOI: 10.3390/ijms222011043.
104. Zhang Zhen, Tong Xin, Liu Song-Yu, Chai Long-Xiang, Zhu Fei-Fan, Zhang Xiao-Peng, et al. Genetic analysis of a Piezo-like protein suppressing systemic movement of plant viruses in *Arabidopsis thaliana*. *Scientific Reports*. 2019;9:3187. DOI: 10.1038/s41598-019-39436-3.
105. Fang Xianming, Liu Beibei, Shao Qianshuo, Huang Xuemei, Li Jia, Luan Sheng, et al. AtPiezo plays an important role in root cap mechanotransduction. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(1):467. DOI: 10.3390/ijms22010467.
106. Radin I, Richardson RA, Haswell ES. Moss Piezo homologs have a conserved structure, are ubiquitously expressed, and do not affect general vacuole function. *Plant Signaling & Behavior*. 2022;17(1):2015893. DOI: 10.1080/15592324.2021.2015893.
107. Wu Xiaomei, Yuan Fang, Wang Xuewen, Zhu Shan, Pei Zhen-Ming. Evolution of osmosensing *OSCA1* Ca²⁺ channel family coincident with plant transition from water to land. *Plant Genome*. 2022;15(2):e20198. DOI: 10.1002/tpg2.20198.
108. Miao Shuang, Li Fengshuo, Han Yang, Yao Zhongtong, Xu Zeqian, Chen Xiuling, et al. Identification of *OSCA* gene family in *Solanum habrochaites* and its function analysis under stress. *BMC Genomics*. 2022;23(1):547. DOI: 10.1186/s12864-022-08675-6.
109. Ke Y, Xu M, Hwarari D, Ahmad B, Li R, Guan Y, et al. *OSCA* genes in *Liriodendron chinense*: characterization, evolution and response to abiotic stress. *Forests*. 2022;13(11):1835. DOI: 10.3390/f13111835.
110. She Kuijun, Pan Wenqiu, Yan Ying, Shi Tingrui, Chu Yingqi, Cheng Yue, et al. Genome-wide identification, evolution and expression analysis of *OSCA* gene family in barley (*Hordeum vulgare* L.). *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(21):13027. DOI: 10.3390/ijms232113027.
111. Murthy SE, Dubin AE, Whitwam T, Jojoa-Cruz S, Cahalan SM, Mousavi SAR, et al. *OSCA/TMEM63* are an evolutionarily conserved family of mechanically activated ion channels. *eLife*. 2018;7:e41844. DOI: 10.7554/eLife.41844.
112. Gu Xiaoyu, Wang Peng, Liu Zhe, Wang Li, Huang Zhi, Zhang Shaoling, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the *OSCA* gene family in *Pyrus bretschneideri*. *Canadian Journal of Plant Science*. 2018;98(4):918–929. DOI: 10.1139/cjps-2017-0115.
113. Yang X, Xu Y, Yang F, Magwanga RO, Cai X, Wang X, et al. Genome-wide identification of *OSCA* gene family and their potential function in the regulation of dehydration and salt stress in *Gossypium hirsutum*. *Journal of Cotton Research*. 2019;2:11. DOI: 10.1186/s42397-019-0028-z.
114. Hou C, Tian W, Kleist T, He K, Garcia V, Bai F, et al. DUF221 proteins are a family of osmosensitive calcium-permeable cation channels conserved across eukaryotes. *Cell Research*. 2014;24(5):632–635. DOI: 10.1038/cr.2014.14.
115. Reid RJ. Mechanisms of micronutrient uptake in plants. *Australian Journal of Plant Biology*. 2001;28(7):661–668. DOI: 10.1071/pp01037.
116. Takahashi R, Bashir K, Ishimaru Y, Nishizawa NK, Nakanishi H. The role of heavy-metal ATPases, HMAs, in zinc and cadmium transport in rice. *Plant Signaling & Behavior*. 2012;7(12):1605–1607. DOI: 10.4161/psb.22454.
117. Fan Wei, Liu Changying, Cao Boning, Qin Meiling, Long Dingpei, Xiang Zhonghuai, et al. Genome-wide identification and characterization of four gene families putatively involved in cadmium uptake, translocation and sequestration in mulberry. *Frontiers in Plant Science*. 2018;9:879. DOI: 10.3389/fpls.2018.00879.
118. Theodoulou FL. Plant ABC transporters. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes*. 2000;1465(1–2):79–103. DOI: 10.1016/s0005-2736(00)00132-2.
119. Kang J, Park J, Choi H, Burla B, Kretzschmar T, Lee Y, et al. Plant ABC transporters. *The Arabidopsis Book*. 2011;9:e0153. DOI: 10.1199/tab.0153.
120. Kretzschmar T, Burla B, Lee Y, Martinoia E, Nagy R. Functions of ABC transporters in plants. *Essays in Biochemistry*. 2011;50:145–160. DOI: 10.1042/bse0500145.
121. Pierman B, Boutry M, Lefèvre F. The ABC of ABC transporters. In: Maurel C, editor. *Membrane transport in plants*. [S. l.]: Academic Press; 2018. p. 1–23 (Jacquot J-P, editor. *Advances in botanical research*; volume 87). DOI: 10.1016/bs.abr.2018.09.005.
122. Wang X, Wang C, Sheng H, Wang Y, Zeng J, Kang H, et al. Transcriptome-wide identification and expression analyses of ABC transporters in dwarf polish wheat under metal stresses. *Biologia Plantarum*. 2016;61(2):293–304. DOI: 10.1007/s10535-016-0697-0.
123. Krishna TPA, Maharajan T, Roch GV, Ignacimuthu S, Ceasar SA. Structure, function, regulation and phylogenetic relationship of ZIP family transporters of plants. *Frontiers in Plant Science*. 2020;11:662. DOI: 10.3389/fpls.2020.00662.
124. Mäser P, Thomine S, Schroeder JI, Ward JM, Hirschi K, Sze H, et al. Phylogenetic relationships within cation transporter families of *Arabidopsis*. *Plant Physiology*. 2001;126(4):1646–1667. DOI: 10.1104/pp.126.4.1646.
125. Nevo Y, Nelson N. The NRAMP family of metal-ion transporters. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Molecular Cell Research*. 2006;1763(7):609–620. DOI: 10.1016/j.bbamcr.2006.05.007.
126. Qin L, Han P, Chen L, Walk TC, Li Y, Hu X, et al. Genome-wide identification and expression analysis of *NRAMP* family genes in soybean (*Glycine max* L.). *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:1436. DOI: 10.3389/fpls.2017.01436.
127. Ricachenevsky FK, Menguer PK, Sperotto RA, Williams LE, Fett JP. Roles of plant metal tolerance proteins (MTP) in metal storage and potential use in biofortification strategies. *Frontiers in Plant Science*. 2013;4:144. DOI: 10.3389/fpls.2013.00144.
128. Mao Ke, Yang Jie, Wang Min, Liu Huayu, Guo Xin, Zhao Shuang, et al. Genome-wide analysis of the apple CaCA superfamily reveals that MdCAX proteins are involved in the abiotic stress response as calcium transporters. *BMC Plant Biology*. 2021;21:81. DOI: 10.1186/s12870-021-02866-1.
129. Thakur M, Praveen S, Divte PR, Mitra R, Kumar M, Gupta CK, et al. Metal tolerance in plants: molecular and physicochemical interface determines the «not so heavy effect» of heavy metals. *Chemosphere*. 2022;287(part 1):131957. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2021.131957.
130. Andresen E, Peiter E, Küpper H. Trace metal metabolism in plants. *Journal of Experimental Botany*. 2018;69(5):909–954. DOI: 10.1093/jxb/erx465.
131. Hussain D, Haydon MJ, Wang Y, Wong E, Sherson SM, Young J, et al. P-type ATPase heavy metal transporters with roles in essential zinc homeostasis in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 2004;16(5):1327–1339. DOI: 10.1105/tpc.020487.

132. Chaudhary K, Agarwal S, Khan S. Role of phytochelatin (PCs), metallothioneins (MTs), and heavy metal ATPase (HMA) genes in heavy metal tolerance. In: Prasad R, editor. *Mycoremediation and environmental sustainability. Volume 2*. Cham: Springer; 2018. p. 39–60 (Gupta VK, Tuohy MG, editors. Fungal biology). DOI: 10.1007/978-3-319-77386-5_2.
133. Shin Lung-Jiun, Lo Jing-Chi, Yeh Kuo-Chen. Copper chaperone antioxidant protein1 is essential for copper homeostasis. *Plant Physiology*. 2012;159(3):1099–1110. DOI: 10.1104/pp.112.195974.
134. Deng F, Yamaji N, Xia J, Ma JF. A member of the heavy metal P-type ATPase OsHMA5 is involved in xylem loading of copper in rice. *Plant Physiology*. 2013;163(3):1353–1362. DOI: 10.1104/pp.113.226225.
135. Nikolovski N, Shliha PV, Gatto L, Dupree P, Lilley KS. Label-free protein quantification for plant golgi protein localization and abundance. *Plant Physiology*. 2014;166(2):1033–1043. DOI: 10.1104/pp.114.245589.
136. Mayerhofer H, Sautron E, Rolland N, Catty P, Seigneurin-Berny D, Pebay-Peyroula E, et al. Structural insights into the nucleotide-binding domains of the P_{1B}-type ATPases HMA6 and HMA8 from *Arabidopsis thaliana*. *PLoS ONE*. 2016;11(11):e0165666. DOI: 10.1371/journal.pone.0165666.
137. Zientara K, Wawrzyńska A, Łukomska J, López-Moya JR, Liszewska F, Assunção AGL, et al. Activity of the *AtMRP3* promoter in transgenic *Arabidopsis thaliana* and *Nicotiana tabacum* plants is increased by cadmium, nickel, arsenic, cobalt and lead but not by zinc and iron. *Journal of Biotechnology*. 2009;139(3):258–263. DOI: 10.1016/j.jbiotec.2008.12.001.
138. Voith von Voithenberg L, Park J, Stübe R, Lux C, Lee Y, Philippar K. A novel prokaryote-type ECF/ABC transporter module in chloroplast metal homeostasis. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:1264. DOI: 10.3389/fpls.2019.01264.
139. Li Haixiu, Liu Yuan, Qin Huihui, Lin Xuelei, Tang Ding, Wu Zhengjing, et al. A rice chloroplast-localized ABC transporter ARG1 modulates cobalt and nickel homeostasis and contributes to photosynthetic capacity. *New Phytologist*. 2020;228(1):163–178. DOI: 10.1111/nph.16708.
140. Pedas P, Husted S. Zinc transport mediated by barley ZIP proteins are induced by low pH. *Plant Signaling & Behavior*. 2009;4(9):842–845. DOI: 10.4161/psb.4.9.9375.
141. Milner MJ, Seamon J, Craft E, Kochian LV. Transport properties of members of the ZIP family in plants and their role in Zn and Mn homeostasis. *Journal of Experimental Botany*. 2013;64(1):369–381. DOI: 10.1093/jxb/ers315.
142. Claus J, Bohmann A, Chavarría-Krauser A. Zinc uptake and radial transport in roots of *Arabidopsis thaliana*: a modelling approach to understand accumulation. *Annals of Botany*. 2012;112(2):369–380. DOI: 10.1093/aob/mcs263.
143. Pinto E, Ferreira IMLVO. Cation transporters/channels in plants: tools for nutrient biofortification. *Journal of Plant Physiology*. 2015;179:64–82. DOI: 10.1016/j.jplph.2015.02.010.
144. Mani A, Sankaranarayanan K. Heavy metal and mineral element-induced abiotic stress in rice plant. In: Shah F, Khan Z, Iqbal A. *Rice crop: current developments*. London: IntechOpen; 2018. p. 149–179. DOI: 10.5772/intechopen.76080.
145. Dubeaux G, Neveu J, Zelazny E, Vert G. Metal sensing by the IRT1 transporter-receptor orchestrates its own degradation and plant metal nutrition. *Molecular Cell*. 2018;69(6):953–964. DOI: 10.1016/j.molcel.2018.02.009.
146. Van der Pas L, Ingole RA. Towards an understanding of the molecular basis of nickel hyperaccumulation in plants. *Plants*. 2019;8(1):11. DOI: 10.3390/plants8010011.
147. Nishida S, Tsuzuki C, Kato A, Aisu A, Yoshida J, Mizuno T. AtIRT1, the primary iron uptake transporter in the root, mediates excess nickel accumulation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant & Cell Physiology*. 2011;52(8):1433–1442. DOI: 10.1093/pcp/pcr089.
148. Filatov V, Dowdle J, Smirnov N, Ford-Lloyd B, Newbury HJ, Macnair MR. Comparison of gene expression in segregating families identifies genes and genomic regions involved in a novel adaptation, zinc hyperaccumulation. *Molecular Ecology*. 2006;15(10):3045–3059. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2006.02981.x.
149. Enomoto T, Yoshida J, Mizuno T, Watanabe T, Nishida S. Differences in mineral accumulation and gene expression profiles between two metal hyperaccumulators, *Noccaea japonica* and *Noccaea caerulea* ecotype Ganges, under excess nickel condition. *Plant Signaling & Behavior*. 2021;16(10):1945212. DOI: 10.1080/15592324.2021.1945212.
150. Krämer U, Talke IN, Hanikenne M. Transition metal transport. *FEBS Letters*. 2007;581(12):2263–2272. DOI: 10.1016/j.febslet.2007.04.010.
151. Castaings L, Alcon C, Kosuth T, Correia D, Curie C. Manganese triggers phosphorylation-mediated endocytosis of the *Arabidopsis* metal transporter NRAMP1. *The Plant Journal*. 2021;106(5):1328–1337. DOI: 10.1111/tpj.15239.
152. Wang Nanqi, Qiu Wei, Dai Jing, Guo Xiaotong, Lu Qiaofang, Wang Tianqi, et al. AhNRAMP1 enhances manganese and zinc uptake in plants. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:415. DOI: 10.3389/fpls.2019.00415.
153. Gao Huiling, Xie Wenxiang, Yang Changhong, Xu Jingyi, Li Jingjun, Wang Hua, et al. NRAMP2, a trans-Golgi network-localized manganese transporter, is required for *Arabidopsis* root growth under manganese deficiency. *New Phytologist*. 2018;217(1):179–193. DOI: 10.1111/nph.14783.
154. Alejandro S, Cailliatte R, Alcon C, Dirick L, Domergue F, Correia D, et al. Intracellular distribution of manganese by the trans-Golgi network transporter NRAMP2 is critical for photosynthesis and cellular redox homeostasis. *The Plant Cell*. 2017;29(12):3068–3084. DOI: 10.1105/tpc.17.00578.
155. Lanquar V, Lelièvre F, Bolte S, Hamès C, Alcon C, Neumann D, et al. Mobilization of vacuolar iron by AtNRAMP3 and AtNRAMP4 is essential for seed germination on low iron. *The EMBO Journal*. 2005;24(23):4041–4051. DOI: 10.1038/sj.emboj.7600864.
156. Cailliatte R, Lapeyre B, Briat J-F, Mari S, Curie C. The NRAMP6 metal transporter contributes to cadmium toxicity. *Biochemical Journal*. 2009;422(2):217–228. DOI: 10.1042/BJ20090655.
157. Thomine S, Wang R, Ward JM, Crawford NM, Schroeder JI. Cadmium and iron transport by members of a plant metal transporter family in *Arabidopsis* with homology to NRAMP genes. *PNAS*. 2000;97(9):4991–4996. DOI: 10.1073/pnas.97.9.4991.
158. Fasani E, DalCorso G, Zorzi G, Agrimonti C, Fagnoli R, Visioli G, et al. Overexpression of ZNT1 and NRAMP4 from the Ni hyperaccumulator *Noccaea caerulea* population Monte Prinzera in *Arabidopsis thaliana* perturbs Fe, Mn, and Ni accumulation. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(21):11896. DOI: 10.3390/ijms222111896.
159. Mizuno T, Usui K, Horie K, Nosaka S, Mizuno N, Obata H. Cloning of three ZIP/NRAMP transporter genes from a Ni hyperaccumulator plant *Thlaspi japonicum* and their Ni²⁺-transport abilities. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2005;43(8):793–801. DOI: 10.1016/j.plaphy.2005.07.006.
160. Kozak K, Papierniak-Wygladala A, Palusińska M, Barabasz A, Antosiewicz DM. Regulation and function of metal uptake transporter NtNRAMP3 in tobacco. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:867967. DOI: 10.3389/fpls.2022.867967.

161. Montanini B, Blaudez D, Jeandroz S, Sanders D, Chalot M. Phylogenetic and functional analysis of the cation diffusion facilitator (CDF) family: improved signature and prediction of substrate specificity. *BMC Genomics*. 2007;8:107. DOI: 10.1186/1471-2164-8-107.
162. Chao Yang, Fu Dax. Kinetic study of the antiport mechanism of an *Escherichia coli* zinc transporter, ZitB. *Journal of Biological Chemistry*. 2004;279(13):12043–12050. DOI: 10.1074/jbc.M313510200.
163. Репкина НС, Таланова ВВ, Титов АФ. Влияние тяжелых металлов на экспрессию генов у растений. *Труды Карельского научного центра Российской академии наук. Серия: Экспериментальная биология*. 2013;3:31–45.
164. Ovečka M, Takáč T. Managing heavy metal toxicity stress in plants: biological and biotechnological tools. *Biotechnology Advances*. 2014;32(1):73–86. DOI: 10.1016/j.biotechadv.2013.11.011.
165. Arrivault S, Senger T, Krämer U. The *Arabidopsis* metal tolerance protein AtMTP3 maintains metal homeostasis by mediating Zn exclusion from the shoot under Fe deficiency and Zn oversupply. *The Plant Journal*. 2006;46(5):861–879. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2006.02746.x.
166. Kawachi M, Kobae Y, Mimura T, Maeshima M. Deletion of a histidine-rich loop of AtMTP1, a vacuolar Zn²⁺/H⁺ antiporter of *Arabidopsis thaliana*, stimulates the transport activity. *Journal of Biological Chemistry*. 2008;283(13):8374–8383. DOI: 10.1074/jbc.M707646200.
167. Yuan Lianyu, Yang Songguang, Liu Baoxiu, Zhang Mei, Wu Keqiang. Molecular characterization of a rice metal tolerance protein, OsMTP1. *Plant Cell Reports*. 2012;31(1):67–79. DOI: 10.1007/s00299-011-1140-9.
168. Das N, Bhattacharya S, Maiti MK. Enhanced cadmium accumulation and tolerance in transgenic tobacco overexpressing rice metal tolerance protein gene *OsMTP1* is promising for phytoremediation. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2016;105:297–309. DOI: 10.1016/j.plaphy.2016.04.049.
169. Peiter E, Montanini B, Gobert A, Pendas P, Husted S, Maathuis FJM, et al. A secretory pathway-localized cation diffusion facilitator confers plant manganese tolerance. *PNAS*. 2007;104(20):8532–8537. DOI: 10.1073/pnas.0609507104.
170. Pittman JK, Hirschi KD. CAX-ing a wide net: cation/H⁺ transporters in metal remediation and abiotic stress signalling. *Plant Biology*. 2016;18(5):741–749. DOI: 10.1111/plb.12460.
171. Conn SJ, Gilliham M, Athman A, Schreiber AW, Baumann U, Moller I, et al. Cell-specific vacuolar calcium storage mediated by CAX1 regulates apoplastic calcium concentration, gas exchange, and plant productivity in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 2011;23(1):240–257. DOI: 10.1105/tpc.109.072769.
172. Baliardini C, Meyer C-L, Salis P, Saumitou-Laprade P, Verbruggen N. Cation exchanger1 cosegregates with cadmium tolerance in the metal hyperaccumulator *Arabidopsis halleri* and plays a role in limiting oxidative stress in *Arabidopsis* spp. *Plant Physiology*. 2015;169(1):549–559. DOI: 10.1104/pp.15.01037.
173. Puig S. Function and regulation of the plant COPT family of high-affinity copper transport proteins. *Advances in Botany*. 2014;476917. DOI: 10.1155/2014/476917.
174. Gayomba SR, Watkins JM, Muday GK. Flavonols regulate plant growth and development through regulation of auxin transport and cellular redox status. In: Yoshida K, Cheyner V, Quideau S, editors. *Recent advances in polyphenol research. Volume 5*. [S. l.]: John Wiley & Sons; 2017. p. 143–170. DOI: 10.1002/9781118883303.ch7.
175. Conte SS, Chu HH, Chan-Rodriguez D, Punshon T, Vasques KA, Salt DE, et al. *Arabidopsis thaliana* yellow stripe1-like4 and yellow stripe1-like6 localize to internal cellular membranes and are involved in metal ion homeostasis. *Frontiers in Plant Science*. 2013;4:283. DOI: 10.3389/fpls.2013.00283.
176. Verbruggen N, Hermans C, Schat H. Molecular mechanisms of metal hyperaccumulation in plants. *New Phytologist*. 2009;181(4):759–776. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2008.02748.x.
177. Divol F, Couch D, Conéjéro G, Roschztardt H, Mari S, Curie C. The *Arabidopsis* yellow stripe like4 and 6 transporters control iron release from the chloroplast. *The Plant Cell*. 2013;25(3):1040–1055. DOI: 10.1105/tpc.112.107672.
178. Islam MA, Guo J, Peng H, Tian S, Bai X, Zhu H, et al. *TaYSLA*, a yellow stripe-like transporter gene, is required for wheat resistance to *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Genes*. 2020;11(12):1452. DOI: 10.3390/genes11121452.
179. Colangelo EP, Guerinot ML. Put the metal to the petal: metal uptake and transport throughout plants. *Current Opinion in Plant Biology*. 2006;9(3):322–330. DOI: 10.1016/j.pbi.2006.03.015.
180. DiDonato RJ, Roberts LA, Sanderson T, Easley RB, Walker EL. *Arabidopsis* yellow stripe-like2 (YSL2): a metal-regulated gene encoding a plasma membrane transporter of nicotianamine – metal complexes. *The Plant Journal*. 2004;39(3):403–414. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2004.02128.x.
181. Chen Chyi-Chuann, Chien Wei-Fu, Lin Nai-Chun, Yeh Kuo-Chen. Alternative functions of *Arabidopsis* yellow stripe-like3: from metal translocation to pathogen defense. *PLoS ONE*. 2014;9(5):e98008. DOI: 10.1371/journal.pone.0098008.
182. Rascio N, Navari-Izzo F. Heavy metal hyperaccumulating plants: how and why do they do it? And what makes them so interesting? *Plant Science*. 2011;180(2):169–181. DOI: 10.1016/j.plantsci.2010.08.016.
183. Ahmad MSA, Ashraf M. Essential roles and hazardous effects of nickel in plants. In: Whitacre DM, editor. *Reviews of environmental contamination and toxicology. Volume 214*. New York: Springer; 2011. p. 125–167. DOI: 10.1007/978-1-4614-0668-6_6.
184. Seregin IV, Kozhevnikova AD. Physiological role of nickel and its toxic effects on higher plants. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2006;53(2):257–277. DOI: 10.1134/s1021443706020178.
185. Shahid M, Dumat C, Khalid S, Schreck E, Xiong T, Niazi NK. Foliar heavy metal uptake, toxicity and detoxification in plants: a comparison of foliar and root metal uptake. *Journal of Hazardous Materials*. 2017;325:36–58. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2016.11.063.
186. Kozlov MV, Haukioja E, Bakhtiarov AV, Stroganov DN, Zimina SN. Root versus canopy uptake of heavy metals by birch in an industrially polluted area: contrasting behaviour of nickel and copper. *Environmental Pollution*. 2000;107(3):413–420. DOI: 10.1016/S0269-7491(99)00159-1.
187. Титов АФ, Казнина НМ, Таланова ВВ. *Тяжелые металлы и растения*. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН; 2014. 194 с.
188. Ataabadi M, Hoodaji M, Najafi P. Biomonitoring of some heavy metal contaminations from a steel plant by above ground plants tissue. *African Journal of Biotechnology*. 2011;10(20):4127–4132. DOI: 10.5897/AJB10.2452.
189. Page V, Feller U. Heavy metals in crop plants: transport and redistribution processes on the whole plant level. *Agronomy*. 2015;5(3):447–463. DOI: 10.3390/agronomy5030447.
190. Page V, Weisskopf L, Feller U. Heavy metals in white lupin: uptake, root-to-shoot transfer and redistribution within the plant. *New Phytologist*. 2006;171(2):329–341. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01756.x.

191. Deng T-H-B, Chen J-Q, Geng K-R, van der Ent A, Tang Y-T, Wen D, et al. Quantification of nickel and cobalt mobility and accumulation via the phloem in the hyperaccumulator *Noccaea caerulescens* (Brassicaceae). *Metallomics*. 2021;13(4):mfab012. DOI: 10.1093/mtomcs/mfab012.
192. Kozhevnikova AD, Seregin IV, Schat H. Accumulation of nickel by excluder *Thlaspi arvense* and hyperaccumulator *Noccaea caerulescens* upon short-term and long-term exposure. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2020;67(2):303–311. DOI: 10.1134/s1021443720020089.
193. Kerkeb L, Krämer U. The role of free histidine in xylem loading of nickel in *Alyssum lesbiacum* and *Brassica juncea*. *Plant Physiology*. 2003;131(2):716–724. DOI: 10.1104/pp102.010686.
194. Dalir N, Khoshgoftarmansh AH. Root uptake and translocation of nickel in wheat as affected by histidine. *Journal of Plant Physiology*. 2015;184:8–14. DOI: 10.1016/j.jplph.2015.05.017.
195. Alves S, Nabais C, Simões Gonçalves MDL, Correia dos Santos MM. Nickel speciation in the xylem sap of the hyperaccumulator *Alyssum serpyllifolium* ssp. *lusitanicum* growing on serpentine soils of northeast Portugal. *Journal of Plant Physiology*. 2011;168(15):1715–1722. DOI: 10.1016/j.jplph.2011.04.004.
196. Centofanti T, Sayers Z, Cabello-Conejo MI, Kidd P, Nishizawa NK, Kakei Y, et al. Xylem exudate composition and root-to-shoot nickel translocation in *Alyssum* species. *Plant and Soil*. 2013;373(1–2):59–75. DOI: 10.1007/s11104-013-1782-1.
197. Harris WR, Sammons RD, Grabiak RC. A speciation model of essential trace metal ions in phloem. *Journal of Inorganic Biochemistry*. 2012;116:140–150. DOI: 10.1016/j.jinorgbio.2012.07.011.
198. Мацкевич ВС, Шикер АА, Звонарев СН, Лицкевич КС, Туровец ОА, Смолич ИИ и др. Ингибирование ростовых процессов и индукция запрограммированной клеточной гибели в корне *Helianthus annuus* L. под действием ионов никеля и никель-гистидиновых комплексов. *Журнал Белорусского государственного университета. Биология*. 2020;1:11–19. DOI: 10.33581/2521-1722-2020-1-11-19.

References

1. IARC Working Group on the Evaluation of Carcinogenic Risks to Humans. *A review of human carcinogens. Part C, Arsenic, metals, fibres, and dusts*. Lyon: International Agency for Research on Cancer; 2012. 501 p. (IARC monographs on the evaluation of carcinogenic risks to humans; volume 100, part C).
2. Tundermann JH, Tien JK, Howson TE. Nickel and nickel alloys. In: *Kirk-Othmer encyclopedia of chemical technology. Volume 17* [Internet]. 5th edition. [S. l.]: John Wiley & Sons; 2005 [cited 2023 February 20]. p. 1–21. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/0471238961.1409031120211404.a01.pub2>.
3. Kerfoot DGE. Nickel. In: *Ullmann's encyclopedia of industrial chemistry. Volume 27*. 7th edition. Weinheim: Wiley-VCH; 2012. p. 37–101. DOI: 10.1002/14356007.a17_157.
4. Ma Y, Hooda PS. Chromium, nickel and cobalt. In: Hooda PS, editor. *Trace elements in soils*. [S. l.]: Blackwell Publishing; 2010. p. 461–479. DOI: 10.1002/9781444319477.ch19.
5. Nightingale ER. Phenomenological theory of ion solvation. Effective radii of hydrated ions. *The Journal of Physical Chemistry*. 1959;63(9):1381–1387. DOI: 10.1021/j150579a011.
6. Baron NM, Ponomareva AM, Ravdel' AA, Timofeeva ZN, compilers. *Kratkii spravochnik fiziko-khimicheskikh velichin* [Brief reference book of physical and chemical quantities]. 10th edition. Ravdel' AA, Ponomareva AM, editors. Saint Petersburg: Ivan Fedorov; 2003. 240 p. Russian.
7. Shannon RD. Revised effective ionic radii and systematic studies of interatomic distances in halides and chalcogenides. *Acta Crystallographica Section A: Foundations and Advances*. 1976;32(5):751–767. DOI: 10.1107/S0567739476001551.
8. Martelli F, Abadie S, Simonin J-P, Vuilleumier R, Spezia R. Lanthanoids(III) and actinoids(III) in water: diffusion coefficients and hydration enthalpies from polarizable molecular dynamics simulations. *Pure and Applied Chemistry*. 2013;85(1):237–246. DOI: 10.1351/pac-con-12-02-08.
9. Cotton FA, Wilkinson G, Murillo CA, Bochmann M. *Advanced inorganic chemistry*. 6th edition. New York: John Wiley & Sons; 1999. XV, 1355 p.
10. Harasim P, Filipek T. Nickel in the environment. *Journal of Elementology*. 2015;20(2):525–534. DOI: 10.5601/jelem.2014.19.3.651.
11. Cempel M, Nikel G. Nickel: a review of its sources and environmental toxicology. *Polish Journal of Environmental Studies*. 2006;15(3):375–382.
12. Yadav N, Sharma S. An account of nickel requirement, toxicity and oxidative stress in plants. *Biological Forum – An International Journal*. 2016;8(1):414–419.
13. Chen Cuiyun, Huang Dejun, Liu Jianquan. Functions and toxicity of nickel in plants: recent advances and future prospects. *Clean – Soil, Air, Water*. 2009;37(4–5):304–313. DOI: 10.1002/clen.200800199.
14. Sreekanth TVM, Nagajyothi PC, Lee KD, Prasad TNVKV. Occurrence, physiological responses and toxicity of nickel in plants. *International Journal of Environmental Science and Technology*. 2013;10(5):1129–1140. DOI: 10.1007/s13762-013-0245-9.
15. Seregin IV, Kozhevnikova AD. Histochemical methods for detection of heavy metals and strontium in the tissues of higher plants. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2011;58(4):721–727. DOI: 10.1134/s1021443711040133.
16. Seregin IV, Kozhevnikova AD. Low-molecular-weight ligands in plants: role in metal homeostasis and hyperaccumulation. *Photosynthesis Research*. 2021;150(1–3):51–96. DOI: 10.1007/s11120-020-00768-1.
17. Seregin IV, Kozhevnikova AD, Schat H. Histidine-mediated nickel and zinc translocation in *Arabidopsis thaliana* and *Lepidium ruderale*. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2022;69(1):13. DOI: 10.1134/S1021443722010186.
18. Seregin IV, Kozhevnikova AD, Schat H. Nickel tolerance and accumulation capacities in different populations of the hyperaccumulator *Noccaea caerulescens*. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2022;69(4):70. DOI: 10.1134/S1021443722040148.
19. Yusuf M, Fariduddin Q, Hayat S, Ahmad A. Nickel: an overview of uptake, essentiality and toxicity in plants. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. 2011;86(1):1–17. DOI: 10.1007/s00128-010-0171-1.
20. Nie Jing, Pan Yuqiang, Shi Jing, Guo Yan, Yan Zengguang, Duan Xiaoli, et al. A comparative study on the uptake and toxicity of nickel added in the form of different salts to maize seedlings. *International Journal of Environmental Research and Public Health*. 2015;12(12):15075–15087. DOI: 10.3390/ijerph121214972.

21. He S, He Z, Yang X, Baligar VC. Mechanisms of nickel uptake and hyperaccumulation by plants and implications for soil remediation. Sparks DL, editor. *Advances in agronomy*. Volume 117. Amsterdam: Academic Press; 2012. p. 117–189. DOI: 10.1016/b978-0-12-394278-4.00003-9.
22. Antonkiewicz J, Jasiewicz C, Koncewicz-Baran M, Sendor R. Nickel bioaccumulation by the chosen plant species. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2016;38(2):40. DOI: 10.1007/s11738-016-2062-5.
23. Krishnamurti GSR, Subashchandrabose SR, Megharaj M, Naidu R. Assessment of bioavailability of heavy metal pollutants using soil isolates of *Chlorella* sp. *Environmental Science and Pollution Research*. 2013;22(12):8826–8832. DOI: 10.1007/s11356-013-1799-2.
24. Blanco P, Tomé FV, Lozano JC. Sequential extraction for radionuclide fractionation in soil samples: a comparative study. *Applied Radiation and Isotopes*. 2004;61(2–3):345–350. DOI: 10.1016/j.apradiso.2004.03.006.
25. Mortvedt JJ. Plant and soil relationships of uranium and thorium decay series radionuclides – a review. *Journal of Environmental Quality*. 1994;23(4):643–650. DOI: 10.2134/jeq1994.00472425002300040004x.
26. Viehweger K, Geipel G. Uranium accumulation and tolerance in *Arabidopsis halleri* under native versus hydroponic conditions. *Environmental and Experimental Botany*. 2010;69(1):39–46. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2010.03.001.
27. Viehweger K. How plants cope with heavy metals. *Botanical Studies*. 2014;55:35. DOI: 10.1186/1999-3110-55-35.
28. Xiang Zhen-Li, Gao Huan-Fang, Yan Huan, Li Ya-Ling, Diao Zhi-Long, Zhang En-Zhi, et al. Study on the treatment of nickel-contaminated soil using calcium oxide. *Water, Air, and Soil Pollution*. 2020;231(5):188. DOI: 10.1007/s11270-020-04569-z.
29. Robinson BH, Brooks RR, Clothier BE. Soil amendments affecting nickel and cobalt uptake by *Berkheya coddii*: potential use for phytomining and phytoremediation. *Annals of Botany*. 1999;84(6):689–694. DOI: 10.1006/anbo.1999.0970.
30. Körner LE, Möller LM, Jensén P. Effects of Ca²⁺ and other divalent cations on uptake of Ni²⁺ by excised barley roots. *Physiologia Plantarum*. 1987;71(1):49–54. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1987.tb04615.x.
31. Jan S, Parray JA. *Approaches to heavy metal tolerance in plants*. Singapore: Springer Science + Business Media; 2016. Chapter 1, Heavy metal uptake in plants; p. 1–18. DOI: 10.1007/978-981-10-1693-6_1.
32. Nagajyoti PC, Lee KD, Sreekanth TVM. Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: a review. *Environmental Chemistry Letters*. 2010;8(3):199–216. DOI: 10.1007/s10311-010-0297-8.
33. Deng T-H-B, van der Ent A, Tang Y-T, Sterckeman T, Echevarria G, Morel J-L, et al. Nickel hyperaccumulation mechanisms: a review on the current state of knowledge. *Plant and Soil*. 2018;423(1–2):1–11. DOI: 10.1007/s11104-017-3539-8.
34. Costa G, Morel JL. Cadmium uptake by *Lupinus albus* (L.): cadmium excretion, a possible mechanism of cadmium tolerance. *Journal of Plant Nutrition*. 1993;16(10):1921–1929. DOI: 10.1080/01904169309364661.
35. Lux A, Martinka M, Vaculik M, White PJ. Root responses to cadmium in the rhizosphere: a review. *Journal of Experimental Botany*. 2011;62(1):21–37. DOI: 10.1093/jxb/erq281.
36. Kaznina NM, Batova YuV, Titov AF, Laidinen GF. Role of antioxidant system components in adaptation of *Elytrigia repens* (L.) Nevski to cadmium. *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences. Experimental Biology Series*. 2016;11:17–26. Russian. DOI: 10.17076/eb365.
37. Swarbreck SM, Colaço R, Davies JM. Plant calcium-permeable channels. *Plant Physiology*. 2013;163(2):514–522. DOI: 10.1104/pp.113.220855.
38. Demidchik V, Shabala S. Mechanisms of cytosolic calcium elevation in plants: the role of ion channels, calcium extrusion systems and NADPH oxidase-mediated «ROS-Ca²⁺ Hub». *Functional Plant Biology*. 2018;45(1–2):9–27. DOI: 10.1071/fp16420.
39. Mackievic VS, Samokhina VV, Hryvusevich PV, Vaitiakhovich MA, Sokolik AI, Demidchik VV. Ca²⁺-permeable cation channels of the plasma membrane of higher plant cells. *Journal of the Belarusian State University. Biology*. 2018;2:11–26. Russian.
40. Demidchik V, Maathuis FJM. Physiological roles of nonselective cation channels in plants: from salt stress to signalling and development. *New Phytologist*. 2007;175(3):387–404. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2007.02128.x.
41. Zelman AK, Dawe A, Gehring C, Berkowitz GA. Evolutionary and structural perspectives of plant cyclic nucleotide-gated cation channels. *Frontiers in Plant Science*. 2012;3:95. DOI: 10.3389/fpls.2012.00095.
42. Dietrich P, Moeder W, Yoshioka K. Plant cyclic nucleotide-gated channels: new insights on their functions and regulation. *Plant Physiology*. 2020;184(1):27–38. DOI: 10.1104/pp.20.00425.
43. Chin K, Moeder W, Yoshioka K. Biological roles of cyclic-nucleotide-gated ion channels in plants: what we know and don't know about this 20 member ion channel family. *Botany*. 2009;87(7):668–677. DOI: 10.1139/b08-147.
44. Hao Lidong, Qiao Xiuli. Genome-wide identification and analysis of the *CNGC* gene family in maize. *PeerJ*. 2018;6:e5816. DOI: 10.7717/peerj.5816.
45. Duszyn M, Świeżawska B, Szmidt-Jaworska A, Jaworski K. Cyclic nucleotide gated channels (CNGCs) in plant signalling – current knowledge and perspectives. *Journal of Plant Physiology*. 2019;241:153035. DOI: 10.1016/j.jplph.2019.153035.
46. Lam H-M, Chiu J, Hsieh M-H, Meisel L, Oliveira IC, Shin M, et al. Glutamate-receptor genes in plants. *Nature*. 1998;396(6707):125–126. DOI: 10.1038/24066.
47. Tapken D, Hollmann M. *Arabidopsis thaliana* glutamate receptor ion channel function demonstrated by ion pore transplantation. *Journal of Molecular Biology*. 2008;383(1):36–48. DOI: 10.1016/j.jmb.2008.06.076.
48. Yu Bo, Liu Nian, Tang Siqi, Qin Tian, Huang Junli. Roles of glutamate receptor-like channels (GLRs) in plant growth and response to environmental stimuli. *Plants*. 2022;11(24):3450. DOI: 10.3390/plants11243450.
49. Davenport R. Glutamate receptors in plants. *Annals of Botany*. 2002;90(5):549–557. DOI: 10.1093/aob/mcf228.
50. Weiland M, Mancuso S, Baluska F. Signalling via glutamate and GLRs in *Arabidopsis thaliana*. *Functional Plant Biology*. 2016;43(1):1–25. DOI: 10.1071/FP15109.
51. Alfieri A, Doccula FG, Pederzoli R, Grenzi M, Bonza MC, Luoni L, et al. The structural bases for agonist diversity in an *Arabidopsis thaliana* glutamate receptor-like channel. *PNAS*. 2019;117(1):752–760. DOI: 10.1073/pnas.1905142117.
52. Delmer DP, Potikha TS. Structures and functions of annexins in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*. 1997;53(6):546–553. DOI: 10.1007/s000180050070.
53. Baucher M, Pérez-Morga D, El Jaziri M. Insight into plant annexin function: from shoot to root signaling. *Plant Signaling & Behavior*. 2012;7(4):524–528. DOI: 10.4161/psb.19647.
54. He Xin, Liao Li, Xie Sai, Yao Min, Xie Pan, Liu Wei, et al. Comprehensive analyses of the annexin (*ANN*) gene family in *Brassica rapa*, *Brassica oleracea* and *Brassica napus* reveals their roles in stress response. *Scientific Reports*. 2020;10:4295. DOI: 10.1038/s41598-020-59953-w.

55. Zhang Zhongbao, Li Xianglong, Han Meng, Wu Zhongyi. Genome-wide analysis and functional identification of the annexin gene family in maize (*Zea mays* L.). *Plant Omics Journal*. 2015;8(5):420–428.
56. Hamilton ES, Schlegel AM, Haswell ES. United in diversity: mechanosensitive ion channels in plants. *Annual Review of Plant Biology*. 2015;66:113–137. DOI: 10.1146/annurev-arplant-043014-114700.
57. Kaur A, Taneja M, Tyagi S, Sharma A, Singh K, Upadhyay SK. Genome-wide characterization and expression analysis suggested diverse functions of the mechanosensitive channel of small conductance-like (*MSL*) genes in cereal crops. *Scientific Reports*. 2020;10:16583. DOI: 10.1038/s41598-020-73627-7.
58. Haswell ES, Meyerowitz EM. MscS-like proteins control plastid size and shape in *Arabidopsis thaliana*. *Current Biology*. 2006;16(1):1–11. DOI: 10.1016/j.cub.2005.11.044.
59. Yoshimura K, Iida K, Iida H. MCAs in *Arabidopsis* are Ca^{2+} -permeable mechanosensitive channels inherently sensitive to membrane tension. *Nature Communications*. 2021;12:6074. DOI: 10.1038/s41467-021-26363-z.
60. Kurusu T, Yamanaka T, Nakano M, Takiguchi A, Ogasawara Y, Hayashi T, et al. Involvement of the putative Ca^{2+} -permeable mechanosensitive channels, NtMCA1 and NtMCA2, in Ca^{2+} uptake, Ca^{2+} -dependent cell proliferation and mechanical stress-induced gene expression in tobacco (*Nicotiana tabacum*) BY-2 cells. *Journal of Plant Research*. 2012;125(4):555–568. DOI: 10.1007/s10265-011-0462-6.
61. Mousavi SAR, Dubin AE, Zeng W-Z, Coombs AM, Do K, Ghadiri DA, et al. Piezo ion channel is required for root mechanotransduction in *Arabidopsis thaliana*. *PNAS*. 2021;118(20):e2102188118. DOI: 10.1073/pnas.2102188118.
62. Fang Xianming, Zhang Yang, Cheng Bo, Luan Sheng, He Kai. Evidence for the involvement of *AtPiezo* in mechanical responses. *Plant Signaling & Behavior*. 2021;16(5):1889252. DOI: 10.1080/15592324.2021.1889252.
63. Yuan Fang, Yang Huimin, Xue Yan, Kong Dongdong, Ye Rui, Li Chijun, et al. OSCA1 mediates osmotic-stress-evoked Ca^{2+} increases vital for osmosensing in *Arabidopsis*. *Nature*. 2014;514(7522):367–371. DOI: 10.1038/nature13593.
64. Zhang Mingfeng, Wang Dali, Kang Yunlu, Wu Jing-Xiang, Yao Fuqiang, Pan Chengfang, et al. Structure of the mechanosensitive OSCA channels. *Nature Structural & Molecular Biology*. 2018;25(9):850–858. DOI: 10.1038/s41594-018-0117-6.
65. Li Yunshuang, Yuan Fang, Wen Zhaohong, Li Yihao, Wang Fang, Zhu Tao, et al. Genome-wide survey and expression analysis of the *OSCA* gene family in rice. *BMC Plant Biology*. 2015;15:261. DOI: 10.1186/s12870-015-0653-8.
66. Li Yuanyang, Zhang Yubin, Li Bin, Hou Liyuan, Yu Jianing, Jia Chengguo, et al. Preliminary expression analysis of the *OSCA* gene family in maize and their involvement in temperature stress. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(21):13658. DOI: 10.3390/ijms232113658.
67. Yin Lili, Zhang Meiling, Wu Ruigang, Chen Xiaoliang, Liu Fei, Xing Baolong. Genome-wide analysis of *OSCA* gene family members in *Vigna radiata* and their involvement in the osmotic response. *BMC Plant Biology*. 2021;21:408. DOI: 10.1186/s12870-021-03184-2.
68. Tong Kai, Wu Xinyang, He Long, Qiu Shiyong, Liu Shuang, Cai Linna, et al. Genome-wide identification and expression profile of *OSCA* gene family members in *Triticum aestivum* L. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(1):469. DOI: 10.3390/ijms23010469.
69. Schuurink RC, Shartzler SF, Fath A, Jones RL. Characterization of a calmodulin-binding transporter from the plasma membrane of barley aleurone. *PNAS*. 1998;95(4):1944–1949. DOI: 10.1073/pnas.95.4.1944.
70. Gobert A, Park G, Amtmann A, Sanders D, Maathuis FJM. *Arabidopsis thaliana* cyclic nucleotide gated channel 3 forms a non-selective ion transporter involved in germination and cation transport. *Journal of Experimental Botany*. 2006;57(4):791–800. DOI: 10.1093/jxb/erj064.
71. DeFalco TA, Marshall CB, Munro K, Kang H-G, Moeder W, Ikura M, et al. Multiple calmodulin-binding sites positively and negatively regulate *Arabidopsis* cyclic nucleotide-gated channel 12. *The Plant Cell*. 2016;28(7):1738–1751. DOI: 10.1105/tpc.15.00870.
72. Tan Yan-Qiu, Yang Yang, Zhang An, Fei Cui-Fang, Gu Li-Li, Sun Shu-Jing, et al. Three CNGC family members, CNGC5, CNGC6, and CNGC9, are required for constitutive growth of *Arabidopsis* root hairs as Ca^{2+} -permeable channels. *Plant Communications*. 2020;1(1):100001. DOI: 10.1016/j.xplc.2019.100001.
73. Li Qingqing, Yang Siqiang, Ren Jie, Ye Xueling, Jiang Xin, Liu Zhiyong. Genome-wide identification and functional analysis of the cyclic nucleotide-gated channel gene family in Chinese cabbage. *3 Biotech*. 2019;9(3):114. DOI: 10.1007/s13205-019-1647-2.
74. Moon JY, Belloeil C, Ianna ML, Shin R. *Arabidopsis* CNGC family members contribute to heavy metal ion uptake in plants. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019;20(2):413. DOI: 10.3390/ijms20020413.
75. Sunkar R, Kaplan B, Bouché N, Arazi T, Dolev D, Talke IN, et al. Expression of a truncated tobacco NtCBP4 channel in transgenic plants and disruption of the homologous *Arabidopsis* *CNGC1* gene confer Pb^{2+} tolerance. *The Plant Journal*. 2000;24(4):533–542. DOI: 10.1111/j.1365-3113X.2000.00901.x.
76. Nawaz Z, Kakar KU, Ullah R, Yu S, Zhang J, Shu Q-Y, et al. Genome-wide identification, evolution and expression analysis of cyclic nucleotide-gated channels in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). *Genomics*. 2019;111(2):142–158. DOI: 10.1016/j.ygeno.2018.01.010.
77. Kanter U, Hauser A, Michalke B, Dräxl S, Schäffner AR. Caesium and strontium accumulation in shoots of *Arabidopsis thaliana*: genetic and physiological aspects. *Journal of Experimental Botany*. 2010;61(14):3995–4009. DOI: 10.1093/jxb/erq213.
78. Naz R, Khan A, Alghamdi BS, Ashraf GM, Alghanmi M, Ahmad A, et al. An insight into animal glutamate receptors homolog of *Arabidopsis thaliana* and their potential applications – a review. *Plants*. 2022;11(19):2580. DOI: 10.3390/plants11192580.
79. Chiu JC, Brenner ED, DeSalle R, Nitabach MN, Holmes TC, Coruzzi GM. Phylogenetic and expression analysis of the glutamate-receptor-like gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Biology and Evolution*. 2002;19(7):1066–1082. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a004165.
80. Singh A, Kanwar P, Yadav AK, Mishra M, Jha SK, Baranwal V, et al. Genome-wide expressional and functional analysis of calcium transport elements during abiotic stress and development in rice. *The FEBS Journal*. 2014;281(3):894–915. DOI: 10.1111/febs.12656.
81. Zhou Sheng-Hui, Zhang Lei, Lü Xin-Ze, Huang Jin-Guang. [Identification and analysis of *GLR* family genes in maize]. *Journal of Maize Sciences*. 2021;29(2):35–42. Chinese. DOI: 10.13597/j.cnki.maize.science.20210206.
82. Aouini A, Matsukura C, Ezura H, Asamizu E. Characterisation of 13 glutamate receptor-like genes encoded in the tomato genome by structure, phylogeny and expression profiles. *Gene*. 2012;493(1):36–43. DOI: 10.1016/j.gene.2011.11.037.
83. Zhang Jing, Cui Tianzhen, Su Yachun, Zang Shoujian, Zhao Zhennan, Zhang Chang, et al. Genome-wide identification, characterization, and expression analysis of glutamate receptor-like gene (*GLR*) family in sugarcane. *Plants*. 2022;11(18):2440. DOI: 10.3390/plants11182440.

84. Liu Shiming, Zhang Xiaojun, Xiao Shenghua, Ma Jun, Shi Weijun, Qin Tao, et al. A single-nucleotide mutation in a glutamate receptor-like gene confers resistance to *Fusarium* wilt in *Gossypium hirsutum*. *Advanced Science*. 2021;8(7):2002723. DOI: 10.1002/advs.202002723.
85. Luo Hua, Hu Da-Gang, Zhang Lian-Zhong, Hao Yu-Jin. [Bioinformatics and expression analysis of apple MdGLRs genes family]. *Acta Horticulturae Sinica*. 2012;39(3):425–435. Chinese.
86. Chen Jianqing, Jing Yinghui, Zhang Xinyue, Li Leiting, Wang Peng, Zhang Shaoling, et al. Evolutionary and expression analysis provides evidence for the plant glutamate-like receptors family is involved in woody growth-related function. *Scientific Reports*. 2016;6:32013. DOI: 10.1038/srep32013.
87. Zeng Houqing, Zhao Bingqian, Wu Haicheng, Zhu Yiyong, Chen Huatao. Comprehensive *in silico* characterization and expression profiling of nine gene families associated with calcium transport in soybean. *Agronomy*. 2020;10(10):1539. DOI: 10.3390/agronomy10101539.
88. Ortiz-Ramírez C, Michard E, Simon AA, Damineli DSC, Hernández-Coronado M, Becker JD, et al. Glutamate receptor-like channels are essential for chemotaxis and reproduction in mosses. *Nature*. 2017;549(7670):91–95. DOI: 10.1038/nature23478.
89. Sobolevsky AI, Rosconi MP, Gouaux E. X-ray structure, symmetry and mechanism of an AMPA-subtype glutamate receptor. *Nature*. 2009;462(7274):745–756. DOI: 10.1038/nature08624.
90. Dabitz N, Hu N-J, Yusof AM, Tranter N, Winter A, Daley M, et al. Structural determinants for plant annexin – membrane interactions. *Biochemistry*. 2005;44(49):16292–16300. DOI: 10.1021/bi0516226.
91. Wu Xiaoxia, Wang Yan, Bian Yuhao, Ren Yan, Xu Xiaoying, Zhou Fucai, et al. A critical review on plant annexin: structure, function, and mechanism. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2022;190:81–89. DOI: 10.1016/j.plaphy.2022.08.019.
92. Zhang Yinan, Sa Gang, Zhang Ying, Hou Siyuan, Wu Xia, Zhao Nan, et al. *Populus euphratica* annexin1 facilitates cadmium enrichment in transgenic *Arabidopsis*. *Journal of Hazardous Materials*. 2021;405:124063. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2020.124063.
93. Mel'gunov VI, Akimova EI, Krasavchenko KS. Effect of divalent metal ions on annexin-mediated aggregation of asolectin liposomes. *Acta Biochimica Polonica*. 2000;47(3):675–683. DOI: 10.18388/abp.2000_3988.
94. Kaur A, Madhu, Upadhyay SK. Mechanosensitive ion channels in plants. In: Upadhyay SK, editor. *Calcium transport elements in plants*. [S. l.]: Academic Press; 2021. p. 267–279. DOI: 10.1016/B978-0-12-821792-4.00005-9.
95. Lee JS, Wilson ME, Richardson RA, Haswell ES. Genetic and physical interactions between the organellar mechanosensitive ion channel homologs MSL1, MSL2, and MSL3 reveal a role for inter-organellar communication in plant development. *Plant Direct*. 2019;3(3):e00124. DOI: 10.1002/pld3.124.
96. Guichard M, Thomine S, Frachisse J-M. Mechanotransduction in the spotlight of mechano-sensitive channels. *Current Opinion in Plant Biology*. 2022;68:102252. DOI: 10.1016/j.pbi.2022.102252.
97. Tran D, Girault T, Guichard M, Thomine S, Leblanc-Fournier N, Moulia B, et al. Cellular transduction of mechanical oscillations in plants by the plasma-membrane mechanosensitive channel MSL10. *PNAS*. 2021;118(1):e1919402118. DOI: 10.1073/pnas.1919402118.
98. Veley KM, Maksaev G, Frick EM, January E, Kloepper SC, Haswell ES. *Arabidopsis* MSL10 has a regulated cell death signaling activity that is separable from its mechanosensitive ion channel activity. *The Plant Cell*. 2014;26(7):3115–3131. DOI: 10.1105/tpc.114.128082.
99. Maksaev G, Haswell ES. Recent characterizations of MscS and its homologs provide insight into the basis of ion selectivity in mechanosensitive channels. *Channels*. 2013;7(3):215–220. DOI: 10.4161/chan.24505.
100. Maksaev G, Haswell ES. MscS-like10 is a stretch-activated ion channel from *Arabidopsis thaliana* with a preference for anions. *PNAS*. 2012;109(46):19015–19020. DOI: 10.1073/pnas.1213931109.
101. Demidchik V, Shabala S, Isayenkov S, Cuin TA, Pottosin I. Calcium transport across plant membranes: mechanisms and functions. *New Phytologist*. 2018;220(1):49–69. DOI: 10.1111/nph.15266.
102. Nishii K, Möller M, Iida H. Mix and match: patchwork domain evolution of the land plant-specific Ca²⁺-permeable mechanosensitive channel MCA. *PLoS ONE*. 2021;16(4):e0249735. DOI: 10.1371/journal.pone.0249735.
103. Hartmann FP, Tinturier E, Julien J-L, Leblanc-Fournier N. Between stress and response: function and localization of mechanosensitive Ca²⁺ channels in herbaceous and perennial plants. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(20):11043. DOI: 10.3390/ijms222011043.
104. Zhang Zhen, Tong Xin, Liu Song-Yu, Chai Long-Xiang, Zhu Fei-Fan, Zhang Xiao-Peng, et al. Genetic analysis of a Piezo-like protein suppressing systemic movement of plant viruses in *Arabidopsis thaliana*. *Scientific Reports*. 2019;9:3187. DOI: 10.1038/s41598-019-39436-3.
105. Fang Xianming, Liu Beibei, Shao Qianshuo, Huang Xuemei, Li Jia, Luan Sheng, et al. AtPiezo plays an important role in root cap mechanotransduction. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(1):467. DOI: 10.3390/ijms22010467.
106. Radin I, Richardson RA, Haswell ES. Moss Piezo homologs have a conserved structure, are ubiquitously expressed, and do not affect general vacuole function. *Plant Signaling & Behavior*. 2022;17(1):2015893. DOI: 10.1080/15592324.2021.2015893.
107. Wu Xiaomei, Yuan Fang, Wang Xuewen, Zhu Shan, Pei Zhen-Ming. Evolution of osmosensing *OSCA1* Ca²⁺ channel family coincident with plant transition from water to land. *Plant Genome*. 2022;15(2):e20198. DOI: 10.1002/tpg2.20198.
108. Miao Shuang, Li Fengshuo, Han Yang, Yao Zhongtong, Xu Zeqian, Chen Xiuling, et al. Identification of *OSCA* gene family in *Solanum habrochaites* and its function analysis under stress. *BMC Genomics*. 2022;23(1):547. DOI: 10.1186/s12864-022-08675-6.
109. Ke Y, Xu M, Hwarari D, Ahmad B, Li R, Guan Y, et al. *OSCA* genes in *Liriodendron chinense*: characterization, evolution and response to abiotic stress. *Forests*. 2022;13(11):1835. DOI: 10.3390/f13111835.
110. She Kuijun, Pan Wenqiu, Yan Ying, Shi Tingrui, Chu Yingqi, Cheng Yue, et al. Genome-wide identification, evolution and expression analysis of *OSCA* gene family in barley (*Hordeum vulgare* L.). *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(21):13027. DOI: 10.3390/ijms232113027.
111. Murthy SE, Dubin AE, Whitwam T, Jojoa-Cruz S, Cahalan SM, Mousavi SAR, et al. *OSCA/TMEM63* are an evolutionarily conserved family of mechanically activated ion channels. *eLife*. 2018;7:e41844. DOI: 10.7554/eLife.41844.
112. Gu Xiaoyu, Wang Peng, Liu Zhe, Wang Li, Huang Zhi, Zhang Shaoling, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the *OSCA* gene family in *Pyrus bretschneideri*. *Canadian Journal of Plant Science*. 2018;98(4):918–929. DOI: 10.1139/cjps-2017-0115.

113. Yang X, Xu Y, Yang F, Magwanga RO, Cai X, Wang X, et al. Genome-wide identification of *OSCA* gene family and their potential function in the regulation of dehydration and salt stress in *Gossypium hirsutum*. *Journal of Cotton Research*. 2019;2:11. DOI: 10.1186/s42397-019-0028-z.
114. Hou C, Tian W, Kleist T, He K, Garcia V, Bai F, et al. DUF221 proteins are a family of osmosensitive calcium-permeable cation channels conserved across eukaryotes. *Cell Research*. 2014;24(5):632–635. DOI: 10.1038/cr.2014.14.
115. Reid RJ. Mechanisms of micronutrient uptake in plants. *Australian Journal of Plant Biology*. 2001;28(7):661–668. DOI: 10.1071/pp01037.
116. Takahashi R, Bashir K, Ishimaru Y, Nishizawa NK, Nakanishi H. The role of heavy-metal ATPases, HMAs, in zinc and cadmium transport in rice. *Plant Signaling & Behavior*. 2012;7(12):1605–1607. DOI: 10.4161/psb.22454.
117. Fan Wei, Liu Changying, Cao Boning, Qin Meiling, Long Dingpei, Xiang Zhonghuai, et al. Genome-wide identification and characterization of four gene families putatively involved in cadmium uptake, translocation and sequestration in mulberry. *Frontiers in Plant Science*. 2018;9:879. DOI: 10.3389/fpls.2018.00879.
118. Theodoulou FL. Plant ABC transporters. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes*. 2000;1465(1–2):79–103. DOI: 10.1016/s0005-2736(00)00132-2.
119. Kang J, Park J, Choi H, Burla B, Kretzschmar T, Lee Y, et al. Plant ABC transporters. *The Arabidopsis Book*. 2011;9:e0153. DOI: 10.1199/tab.0153.
120. Kretzschmar T, Burla B, Lee Y, Martinoia E, Nagy R. Functions of ABC transporters in plants. *Essays in Biochemistry*. 2011;50:145–160. DOI: 10.1042/bse0500145.
121. Pierman B, Boutry M, Lefèvre F. The ABC of ABC transporters. In: Maurel C, editor. *Membrane transport in plants*. [S. l.]: Academic Press; 2018. p. 1–23 (Jacquot J-P, editor. Advances in botanical research; volume 87). DOI: 10.1016/bs.abr.2018.09.005.
122. Wang X, Wang C, Sheng H, Wang Y, Zeng J, Kang H, et al. Transcriptome-wide identification and expression analyses of ABC transporters in dwarf polish wheat under metal stresses. *Biologia Plantarum*. 2016;61(2):293–304. DOI: 10.1007/s10535-016-0697-0.
123. Krishna TPA, Maharajan T, Roch GV, Ignacimuthu S, Ceasar SA. Structure, function, regulation and phylogenetic relationship of ZIP family transporters of plants. *Frontiers in Plant Science*. 2020;11:662. DOI: 10.3389/fpls.2020.00662.
124. Mäser P, Thomine S, Schroeder JI, Ward JM, Hirschi K, Sze H, et al. Phylogenetic relationships within cation transporter families of *Arabidopsis*. *Plant Physiology*. 2001;126(4):1646–1667. DOI: 10.1104/pp.126.4.1646.
125. Nevo Y, Nelson N. The NRAMP family of metal-ion transporters. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Molecular Cell Research*. 2006;1763(7):609–620. DOI: 10.1016/j.bbamcr.2006.05.007.
126. Qin L, Han P, Chen L, Walk TC, Li Y, Hu X, et al. Genome-wide identification and expression analysis of *NRAMP* family genes in soybean (*Glycine max* L.). *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:1436. DOI: 10.3389/fpls.2017.01436.
127. Ricachenevsky FK, Menguer PK, Sperotto RA, Williams LE, Fett JP. Roles of plant metal tolerance proteins (MTP) in metal storage and potential use in biofortification strategies. *Frontiers in Plant Science*. 2013;4:144. DOI: 10.3389/fpls.2013.00144.
128. Mao Ke, Yang Jie, Wang Min, Liu Huayu, Guo Xin, Zhao Shuang, et al. Genome-wide analysis of the apple CaCA superfamily reveals that MdCAX proteins are involved in the abiotic stress response as calcium transporters. *BMC Plant Biology*. 2021;21:81. DOI: 10.1186/s12870-021-02866-1.
129. Thakur M, Praveen S, Divte PR, Mitra R, Kumar M, Gupta CK, et al. Metal tolerance in plants: molecular and physicochemical interface determines the «not so heavy effect» of heavy metals. *Chemosphere*. 2022;287(part 1):131957. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2021.131957.
130. Andresen E, Peiter E, Küpper H. Trace metal metabolism in plants. *Journal of Experimental Botany*. 2018;69(5):909–954. DOI: 10.1093/jxb/erx465.
131. Hussain D, Haydon MJ, Wang Y, Wong E, Sherson SM, Young J, et al. P-type ATPase heavy metal transporters with roles in essential zinc homeostasis in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 2004;16(5):1327–1339. DOI: 10.1105/tpc.020487.
132. Chaudhary K, Agarwal S, Khan S. Role of phytochelatin (PCs), metallothioneins (MTs), and heavy metal ATPase (HMA) genes in heavy metal tolerance. In: Prasad R, editor. *Mycoremediation and environmental sustainability. Volume 2*. Cham: Springer; 2018. p. 39–60 (Gupta VK, Tuohy MG, editors. Fungal biology). DOI: 10.1007/978-3-319-77386-5_2.
133. Shin Lung-Jiun, Lo Jing-Chi, Yeh Kuo-Chen. Copper chaperone antioxidant protein1 is essential for copper homeostasis. *Plant Physiology*. 2012;159(3):1099–1110. DOI: 10.1104/pp.112.195974.
134. Deng F, Yamaji N, Xia J, Ma JF. A member of the heavy metal P-type ATPase OsHMA5 is involved in xylem loading of copper in rice. *Plant Physiology*. 2013;163(3):1353–1362. DOI: 10.1104/pp.113.226225.
135. Nikolovski N, Shliaha PV, Gatto L, Dupree P, Lilley KS. Label-free protein quantification for plant golgi protein localization and abundance. *Plant Physiology*. 2014;166(2):1033–1043. DOI: 10.1104/pp.114.245589.
136. Mayerhofer H, Sautron E, Rolland N, Catty P, Seigneurin-Berny D, Pebay-Peyroula E, et al. Structural insights into the nucleotide-binding domains of the P_{1B}-type ATPases HMA6 and HMA8 from *Arabidopsis thaliana*. *PLoS ONE*. 2016;11(11):e0165666. DOI: 10.1371/journal.pone.0165666.
137. Zientara K, Wawrzyńska A, Łukomska J, López-Moya JR, Liszewska F, Assunção AGL, et al. Activity of the *AtMRP3* promoter in transgenic *Arabidopsis thaliana* and *Nicotiana tabacum* plants is increased by cadmium, nickel, arsenic, cobalt and lead but not by zinc and iron. *Journal of Biotechnology*. 2009;139(3):258–263. DOI: 10.1016/j.jbiotec.2008.12.001.
138. Voith von Voithenberg L, Park J, Stübe R, Lux C, Lee Y, Philippar K. A novel prokaryote-type ECF/ABC transporter module in chloroplast metal homeostasis. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:1264. DOI: 10.3389/fpls.2019.01264.
139. Li Haixiu, Liu Yuan, Qin Huihui, Lin Xuelei, Tang Ding, Wu Zhengjing, et al. A rice chloroplast-localized ABC transporter ARG1 modulates cobalt and nickel homeostasis and contributes to photosynthetic capacity. *New Phytologist*. 2020;228(1):163–178. DOI: 10.1111/nph.16708.
140. Pedas P, Husted S. Zinc transport mediated by barley ZIP proteins are induced by low pH. *Plant Signaling & Behavior*. 2009;4(9):842–845. DOI: 10.4161/psb.4.9.9375.
141. Milner MJ, Seamon J, Craft E, Kochian LV. Transport properties of members of the ZIP family in plants and their role in Zn and Mn homeostasis. *Journal of Experimental Botany*. 2013;64(1):369–381. DOI: 10.1093/jxb/ers315.
142. Claus J, Bohmann A, Chavarría-Krauser A. Zinc uptake and radial transport in roots of *Arabidopsis thaliana*: a modelling approach to understand accumulation. *Annals of Botany*. 2012;112(2):369–380. DOI: 10.1093/aob/mcs263.

143. Pinto E, Ferreira IMPLVO. Cation transporters/channels in plants: tools for nutrient biofortification. *Journal of Plant Physiology*. 2015;179:64–82. DOI: 10.1016/j.jplph.2015.02.010.
144. Mani A, Sankaranarayanan K. Heavy metal and mineral element-induced abiotic stress in rice plant. In: Shah F, Khan Z, Iqbal A. *Rice crop: current developments*. London: IntechOpen; 2018. p. 149–179. DOI: 10.5772/intechopen.76080.
145. Dubeaux G, Neveu J, Zelazny E, Vert G. Metal sensing by the IRT1 transporter-receptor orchestrates its own degradation and plant metal nutrition. *Molecular Cell*. 2018;69(6):953–964. DOI: 10.1016/j.molcel.2018.02.009.
146. Van der Pas L, Ingle RA. Towards an understanding of the molecular basis of nickel hyperaccumulation in plants. *Plants*. 2019;8(1):11. DOI: 10.3390/plants8010011.
147. Nishida S, Tsuzuki C, Kato A, Aisu A, Yoshida J, Mizuno T. AtIRT1, the primary iron uptake transporter in the root, mediates excess nickel accumulation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant & Cell Physiology*. 2011;52(8):1433–1442. DOI: 10.1093/pcp/pcr089.
148. Filatov V, Dowdle J, Smirnov N, Ford-Lloyd B, Newbury HJ, Macnair MR. Comparison of gene expression in segregating families identifies genes and genomic regions involved in a novel adaptation, zinc hyperaccumulation. *Molecular Ecology*. 2006;15(10):3045–3059. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2006.02981.x.
149. Enomoto T, Yoshida J, Mizuno T, Watanabe T, Nishida S. Differences in mineral accumulation and gene expression profiles between two metal hyperaccumulators, *Noccaea japonica* and *Noccaea caerulescens* ecotype Ganges, under excess nickel condition. *Plant Signaling & Behavior*. 2021;16(10):1945212. DOI: 10.1080/15592324.2021.1945212.
150. Krämer U, Talke IN, Hanikenne M. Transition metal transport. *FEBS Letters*. 2007;581(12):2263–2272. DOI: 10.1016/j.febslet.2007.04.010.
151. Castaings L, Alcon C, Kosuth T, Correia D, Curie C. Manganese triggers phosphorylation-mediated endocytosis of the *Arabidopsis* metal transporter NRAMP1. *The Plant Journal*. 2021;106(5):1328–1337. DOI: 10.1111/tpj.15239.
152. Wang Nanqi, Qiu Wei, Dai Jing, Guo Xiaotong, Lu Qiaofang, Wang Tianqi, et al. AhNRAMP1 enhances manganese and zinc uptake in plants. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:415. DOI: 10.3389/fpls.2019.00415.
153. Gao Huiling, Xie Wenxiang, Yang Changhong, Xu Jingyi, Li Jingjun, Wang Hua, et al. NRAMP2, a trans-Golgi network-localized manganese transporter, is required for *Arabidopsis* root growth under manganese deficiency. *New Phytologist*. 2018;217(1):179–193. DOI: 10.1111/nph.14783.
154. Alejandro S, Cailliatte R, Alcon C, Dirick L, Domergue F, Correia D, et al. Intracellular distribution of manganese by the trans-Golgi network transporter NRAMP2 is critical for photosynthesis and cellular redox homeostasis. *The Plant Cell*. 2017;29(12):3068–3084. DOI: 10.1105/tpc.17.00578.
155. Lanquar V, Lelièvre F, Bolte S, Hamès C, Alcon C, Neumann D, et al. Mobilization of vacuolar iron by AtNRAMP3 and AtNRAMP4 is essential for seed germination on low iron. *The EMBO Journal*. 2005;24(23):4041–4051. DOI: 10.1038/sj.emboj.7600864.
156. Cailliatte R, Lapeyre B, Briat J-F, Mari S, Curie C. The NRAMP6 metal transporter contributes to cadmium toxicity. *Biochemical Journal*. 2009;422(2):217–228. DOI: 10.1042/BJ20090655.
157. Thomine S, Wang R, Ward JM, Crawford NM, Schroeder JI. Cadmium and iron transport by members of a plant metal transporter family in *Arabidopsis* with homology to NRAMP genes. *PNAS*. 2000;97(9):4991–4996. DOI: 10.1073/pnas.97.9.4991.
158. Fasani E, DalCorso G, Zorzi G, Agrimonti C, Fragni R, Visioli G, et al. Overexpression of ZNT1 and NRAMP4 from the Ni hyperaccumulator *Noccaea caerulescens* population Monte Prinzera in *Arabidopsis thaliana* perturbs Fe, Mn, and Ni accumulation. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(21):11896. DOI: 10.3390/ijms222111896.
159. Mizuno T, Usui K, Horie K, Nosaka S, Mizuno N, Obata H. Cloning of three ZIP/NRAMP transporter genes from a Ni hyperaccumulator plant *Thlaspi japonicum* and their Ni²⁺-transport abilities. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2005;43(8):793–801. DOI: 10.1016/j.plaphy.2005.07.006.
160. Kozak K, Papierniak-Wygladala A, Palusińska M, Barabas A, Antosiewicz DM. Regulation and function of metal uptake transporter NtNRAMP3 in tobacco. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:867967. DOI: 10.3389/fpls.2022.867967.
161. Montanini B, Blaudez D, Jeandroz S, Sanders D, Chalot M. Phylogenetic and functional analysis of the cation diffusion facilitator (CDF) family: improved signature and prediction of substrate specificity. *BMC Genomics*. 2007;8:107. DOI: 10.1186/1471-2164-8-107.
162. Chao Yang, Fu Dax. Kinetic study of the antiport mechanism of an *Escherichia coli* zinc transporter, ZitB. *Journal of Biological Chemistry*. 2004;279(13):12043–12050. DOI: 10.1074/jbc.M313510200.
163. Replina NS, Talanova VV, Titov AF. Effects of heavy metals on gene expression in plants. *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences. Experimental Biology Series*. 2013;3:31–45. Russian.
164. Ovečka M, Takáč T. Managing heavy metal toxicity stress in plants: biological and biotechnological tools. *Biotechnology Advances*. 2014;32(1):73–86. DOI: 10.1016/j.biotechadv.2013.11.011.
165. Arrivault S, Senger T, Krämer U. The *Arabidopsis* metal tolerance protein AtMTP3 maintains metal homeostasis by mediating Zn exclusion from the shoot under Fe deficiency and Zn oversupply. *The Plant Journal*. 2006;46(5):861–879. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2006.02746.x.
166. Kawachi M, Kobae Y, Mimura T, Maeshima M. Deletion of a histidine-rich loop of AtMTP1, a vacuolar Zn²⁺/H⁺ antiporter of *Arabidopsis thaliana*, stimulates the transport activity. *Journal of Biological Chemistry*. 2008;283(13):8374–8383. DOI: 10.1074/jbc.M707646200.
167. Yuan Lianyu, Yang Songguang, Liu Baoxiu, Zhang Mei, Wu Keqiang. Molecular characterization of a rice metal tolerance protein, OsMTP1. *Plant Cell Reports*. 2012;31(1):67–79. DOI: 10.1007/s00299-011-1140-9.
168. Das N, Bhattacharya S, Maiti MK. Enhanced cadmium accumulation and tolerance in transgenic tobacco overexpressing rice metal tolerance protein gene *OsMTP1* is promising for phytoremediation. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2016;105:297–309. DOI: 10.1016/j.plaphy.2016.04.049.
169. Peiter E, Montanini B, Gobert A, Pedas P, Husted S, Maathuis FJM, et al. A secretory pathway-localized cation diffusion facilitator confers plant manganese tolerance. *PNAS*. 2007;104(20):8532–8537. DOI: 10.1073/pnas.0609507104.
170. Pittman JK, Hirschi KD. CAX-ing a wide net: cation/H⁺ transporters in metal remediation and abiotic stress signalling. *Plant Biology*. 2016;18(5):741–749. DOI: 10.1111/plb.12460.
171. Conn SJ, Gilliam M, Athman A, Schreiber AW, Baumann U, Moller I, et al. Cell-specific vacuolar calcium storage mediated by CAX1 regulates apoplastic calcium concentration, gas exchange, and plant productivity in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 2011;23(1):240–257. DOI: 10.1105/tpc.109.072769.

172. Baliardini C, Meyer C-L, Salis P, Saumitou-Laprade P, Verbruggen N. Cation exchanger1 cosegregates with cadmium tolerance in the metal hyperaccumulator *Arabidopsis halleri* and plays a role in limiting oxidative stress in *Arabidopsis* spp. *Plant Physiology*. 2015;169(1):549–559. DOI: 10.1104/pp.15.01037.
173. Puig S. Function and regulation of the plant COPT family of high-affinity copper transport proteins. *Advances in Botany*. 2014;476917. DOI: 10.1155/2014/476917.
174. Gayomba SR, Watkins JM, Muday GK. Flavonols regulate plant growth and development through regulation of auxin transport and cellular redox status. In: Yoshida K, Cheynier V, Quideau S, editors. *Recent advances in polyphenol research. Volume 5*. [S. l.]: John Wiley & Sons; 2017. p. 143–170. DOI: 10.1002/9781118883303.ch7.
175. Conte SS, Chu HH, Chan-Rodriguez D, Punshon T, Vasques KA, Salt DE, et al. *Arabidopsis thaliana* yellow stripe1-like4 and yellow stripe1-like6 localize to internal cellular membranes and are involved in metal ion homeostasis. *Frontiers in Plant Science*. 2013;4:283. DOI: 10.3389/fpls.2013.00283.
176. Verbruggen N, Hermans C, Schat H. Molecular mechanisms of metal hyperaccumulation in plants. *New Phytologist*. 2009;181(4):759–776. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2008.02748.x.
177. Divol F, Couch D, Conéjéro G, Roschttardt H, Mari S, Curie C. The *Arabidopsis* yellow stripe like4 and 6 transporters control iron release from the chloroplast. *The Plant Cell*. 2013;25(3):1040–1055. DOI: 10.1105/tpc.112.107672.
178. Islam MA, Guo J, Peng H, Tian S, Bai X, Zhu H, et al. *TaYS1A*, a yellow stripe-like transporter gene, is required for wheat resistance to *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Genes*. 2020;11(12):1452. DOI: 10.3390/genes11121452.
179. Colangelo EP, Guerinet ML. Put the metal to the petal: metal uptake and transport throughout plants. *Current Opinion in Plant Biology*. 2006;9(3):322–330. DOI: 10.1016/j.pbi.2006.03.015.
180. DiDonato RJ, Roberts LA, Sanderson T, Eisleay RB, Walker EL. *Arabidopsis* yellow stripe-like2 (YSL2): a metal-regulated gene encoding a plasma membrane transporter of nicotianamine – metal complexes. *The Plant Journal*. 2004;39(3):403–414. DOI: 10.1111/j.1365-3113x.2004.02128.x.
181. Chen Chyi-Chuann, Chien Wei-Fu, Lin Nai-Chun, Yeh Kuo-Chen. Alternative functions of *Arabidopsis* yellow stripe-like3: from metal translocation to pathogen defense. *PLoS ONE*. 2014;9(5):e98008. DOI: 10.1371/journal.pone.0098008.
182. Rascio N, Navari-Izzo F. Heavy metal hyperaccumulating plants: how and why do they do it? And what makes them so interesting? *Plant Science*. 2011;180(2):169–181. DOI: 10.1016/j.plantsci.2010.08.016.
183. Ahmad MSA, Ashraf M. Essential roles and hazardous effects of nickel in plants. In: Whitacre DM, editor. *Reviews of environmental contamination and toxicology. Volume 214*. New York: Springer; 2011. p. 125–167. DOI: 10.1007/978-1-4614-0668-6_6.
184. Seregin IV, Kozhevnikova AD. Physiological role of nickel and its toxic effects on higher plants. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2006;53(2):257–277. DOI: 10.1134/s1021443706020178.
185. Shahid M, Dumat C, Khalid S, Schreck E, Xiong T, Niazi NK. Foliar heavy metal uptake, toxicity and detoxification in plants: a comparison of foliar and root metal uptake. *Journal of Hazardous Materials*. 2017;325:36–58. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2016.11.063.
186. Kozlov MV, Haukioja E, Bakhtiarov AV, Stroganov DN, Zimina SN. Root versus canopy uptake of heavy metals by birch in an industrially polluted area: contrasting behaviour of nickel and copper. *Environmental Pollution*. 2000;107(3):413–420. DOI: 10.1016/s0269-7491(99)00159-1.
187. Titov AF, Kaznina NM, Talanova VV. *Tyazhelye metally i rasteniya* [Heavy metals and plants]. Petrozavodsk: Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences; 2014. 194 p. Russian.
188. Ataabadi M, Hoodaji M, Najafi P. Biomonitoring of some heavy metal contaminations from a steel plant by above ground plants tissue. *African Journal of Biotechnology*. 2011;10(20):4127–4132. DOI: 10.5897/AJB10.2452.
189. Page V, Feller U. Heavy metals in crop plants: transport and redistribution processes on the whole plant level. *Agronomy*. 2015;5(3):447–463. DOI: 10.3390/agronomy5030447.
190. Page V, Weisskopf L, Feller U. Heavy metals in white lupin: uptake, root-to-shoot transfer and redistribution within the plant. *New Phytologist*. 2006;171(2):329–341. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01756.x.
191. Deng T-H-B, Chen J-Q, Geng K-R, van der Ent A, Tang Y-T, Wen D, et al. Quantification of nickel and cobalt mobility and accumulation via the phloem in the hyperaccumulator *Noccaea caerulea* (Brassicaceae). *Metallomics*. 2021;13(4):mfab012. DOI: 10.1093/mtomcs/mfab012.
192. Kozhevnikova AD, Seregin IV, Schat H. Accumulation of nickel by excluder *Thlaspi arvense* and hyperaccumulator *Noccaea caerulea* upon short-term and long-term exposure. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2020;67(2):303–311. DOI: 10.1134/s1021443720020089.
193. Kerkeb L, Krämer U. The role of free histidine in xylem loading of nickel in *Alyssum lesbiacum* and *Brassica juncea*. *Plant Physiology*. 2003;131(2):716–724. DOI: 10.1104/pp102.010686.
194. Dalir N, Khoshgoftarmanesh AH. Root uptake and translocation of nickel in wheat as affected by histidine. *Journal of Plant Physiology*. 2015;184:8–14. DOI: 10.1016/j.jplph.2015.05.017.
195. Alves S, Nabais C, Simões Gonçalves MDL, Correia dos Santos MM. Nickel speciation in the xylem sap of the hyperaccumulator *Alyssum serpyllifolium* ssp. *lusitanicum* growing on serpentine soils of northeast Portugal. *Journal of Plant Physiology*. 2011;168(15):1715–1722. DOI: 10.1016/j.jplph.2011.04.004.
196. Centofanti T, Sayers Z, Cabello-Conejo MI, Kidd P, Nishizawa NK, Kakei Y, et al. Xylem exudate composition and root-to-shoot nickel translocation in *Alyssum* species. *Plant and Soil*. 2013;373(1–2):59–75. DOI: 10.1007/s11104-013-1782-1.
197. Harris WR, Sammons RD, Grabiak RC. A speciation model of essential trace metal ions in phloem. *Journal of Inorganic Biochemistry*. 2012;116:140–150. DOI: 10.1016/j.jinorgbio.2012.07.011.
198. Mackievic VS, Shyker AA, Zvanarou SM, Litkevich KS, Turovets OA, Smolich II, et al. Growth inhibition and induction of programmed cell death in the root of *Helianthus annuus* L. triggered by nickel ions and nickel-histidine complexes. *Journal of the Belarusian State University. Biology*. 2020;1:11–19. Russian. DOI: 10.33581/2521-1722-2020-1-11-19.