

УДК 581.1

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ *Setaria viridis* (L.) Beauv. К ВОЗДЕЙСТВИЮ КАДМИЯ

© 2014 г. Н. М. Казнина, А. Ф. Титов, Ю. В. Батова, Г. Ф. Лайдинен

Институт биологии КарНЦ РАН,
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

E-mail: kaznina@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 04.12.2012 г.

Показано, что кадмий вызывает замедление роста побега щетинника зеленого *Setaria viridis* (L.) Beauv., однако не влияет на рост корня, накопление подземной и надземной биомасс. При анализе воздействия кадмия на водный режим и фотосинтез растений обнаружено его отрицательное влияние на устьичный аппарат, что приводило к снижению интенсивности транспирации и устьичной проводимости. Отмечено, что оводненность тканей, а также скорость фотосинтеза в присутствии кадмия сохранялись на уровне таковых у контрольных растений. Установлена высокая устойчивость щетинника зеленого к воздействию кадмия, которая обеспечивается различными адаптационными механизмами и анатомо-физиологическими особенностями, связанными с его принадлежностью к группе C₄-растений.

DOI: 10.7868/S000233291405004X

Кадмий — один из наиболее токсичных тяжелых металлов, который оказывает сильное негативное воздействие на все живые организмы, в том числе и на растения. Замедляя процессы фотосинтеза и дыхания, нарушая водный режим и минеральное питание, кадмий ингибирует рост и развитие растений, снижает их биологическую продуктивность, что помимо прочего может приводить к нарушению естественных растительных сообществ, а у культурных видов — к значительным потерям урожая (Титов и др., 2007; Алексеев, 2008). Поэтому во многих странах ведется активный поиск технологий, позволяющих осуществлять очистку и восстановление почв, содержащих высокие концентрации кадмия. Одна из них — технология фиторемедиации, основанная на выращивании на загрязненных металлом почвах видов растений, способных не только произрастать при повышенных концентрациях кадмия в субстрате, но и накапливать его в своих тканях и органах. При этом важными условиями использования того или иного вида растений в фиторемедиации являются быстрые темпы роста и относительно большая биомасса корня и побега (Прасад, 2003; Шоу и др., 2009).

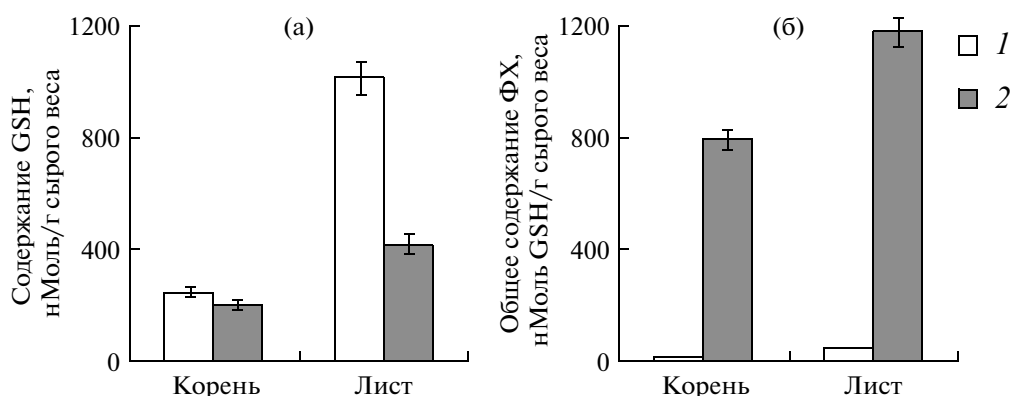
С этой точки зрения особый интерес представляют растения, характеризующиеся C₄-типом фотосинтеза (C₄-растения), поскольку они благодаря своим анатомо-физиологическим особенностям отличаются не только высокой устойчивостью к целому ряду стресс-факторов (по сравнению с C₃-растениями), но и быстрыми темпами роста и высокой продуктивностью (Sage, 2004).

Одним из таких видов является щетинник зеленый — однолетний дикорастущий злак (сем. Poaceae), который, как было установлено нами ранее, обладает высокой устойчивостью к свинцу (Лайдинен и др., 2004) и цинку (Казнина и др., 2009), а также способен накапливать эти металлы в надземных и подземных органах и формировать в течение вегетационного периода довольно большую биомассу. Интерес к этому виду связан еще и с перспективой его использования в качестве модельного объекта для изучения не только молекулярно-генетических аспектов C₄-пути фотосинтеза, но и механизмов устойчивости C₄-растений к различным абиотическим стрессорам, что, в частности, связано с малым размером его генома (Brutnell *et al.*, 2010; Li, Brutnell, 2011).

Цель исследования — изучение влияния кадмия на ряд физиологических процессов (рост, водный режим, фотосинтез), а также механизмов, лежащих в основе металлоустойчивости щетинника зеленого.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Влияние кадмия на рост растений щетинника зеленого *Setaria viridis* (L.) Beauv. изучали в условиях вегетационного опыта. Для этого семена замачивали в чашках Петри и проращивали в темноте при температуре воздуха 20–22°C. На четвертые сутки проклюнувшиеся семена высаживали в вегетационные сосуды с песком, а их полив осуществляли 50%-ным раствором Кно-



Содержание GSH (а) и ФХ (б) в растениях *Setaria viridis* после четырехсуточной экспозиции на растворе с кадмием (10 мг/л). 1 – контроль, 2 – опыт.

па с добавлением микроэлементов. В опытных вариантах в сосуды добавляли кадмий в форме сульфата (10 мг/кг субстрата, что соответствует его средней концентрации в почвах крупных промышленных городов) (Башкин, Касимов, 2004). По достижении растениями фазы трех листьев у контрольных и опытных растений измеряли длину наиболее развитого корня и высоту побега, определяли сырую и сухую биомассы подземных и надземных органов.

Исследование влияния кадмия на водный режим и фотосинтез проводили в лабораторных условиях. Для этого растения выращивали в песчаном субстрате до фазы трех листьев, а затем переносили в условия водной культуры на раствор Кнопа (контроль). В опытном варианте к питательному раствору добавляли 10 мг/л кадмия, что по количеству металла соответствует концентрации, используемой в вегетационном опыте. После четырехсуточной экспозиции у контрольных и опытных растений измеряли площадь листовой пластинки четвертого листа, развернувшегося во время действия кадмия, оценивали состояние устьичного аппарата, измеряли устьичную проводимость и интенсивность транспирации, рассчитывали оводненность тканей. О влиянии кадмия на фотосинтетический аппарат (ФСА) судили по изменению (по отношению к контролю) скорости фотосинтеза, фотохимической активности фотосистемы II (ФС II) и концентрации фотосинтетических пигментов. Помимо этого в корнях и листьях растений определяли содержание восстановленного глутатиона (GSH) и фитохелатинов (ФХ).

Площадь листа рассчитывали по формуле $S = 0.66ld$, где l – длина листа, d – ширина листа (Аникиев, Кутузов, 1961). Подсчет числа устьиц, измерение длины замыкающих клеток и ширины устьичной щели проводили на нижнем эпидермисе листа методом отпечатков с использованием светового микроскопа Микмед-2 (ЛОМО, Рос-

сия) и окуляр-микрометра (Жолкевич, Пильщикова, 1989). Оводненность тканей определяли по общепринятой методике (Практикум..., 1990), содержание хлорофиллов a и b и каротиноидов в листьях растений – спектрофотометрически, экстрагируя 80%-ным ацетоном (Шлык, 1971). Измерение параметров флуоресценции хлорофилла – квантовую эффективность ФС II (F_v/F_m) и относительную скорость транспорта электронов (ETR) – осуществляли с помощью флуориметра MINI-PAM (Walz, Германия). Интенсивность фотосинтеза, транспирации и устьичную проводимость анализировали с использованием установки для исследования CO_2 -газообмена и концентрации водяных паров НСМ-1000 (Walz).

Количество GSH и ФХ определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии. После замораживания образцов корней и листьев в жидком азоте, проводили экстракцию GSH и ФХ. Гомогенат центрифугировали при 10 000 об./мин и 4°C. Полученные экстракты подвергали предколоночной дериватизации с монобромбимане (mBBBr) (Sigma, США). Разделение GSH и ФХ осуществляли в аналитической колонке Luna 5u C18 (Phenomenex, Германия) согласно методике Снеллер с соавт. (Sneller *et al.*, 2000). Количество GSH и ФХ определяли по стандарту GSH (Sigma). Концентрацию ФХ выражали в нмоль GSH в 1 г сырой массы. Расчет площадей пиков осуществляли с помощью компьютерной программы МультиХром (версия 1.5X).

Все представленные в статье данные – средние из трех независимых опытов. В таблицах и на рисунке представлены средние значения и их стандартные ошибки. Достоверность различий оценивали с помощью критерия Стьюдента при $P < 0.05$.

Таблица 1. Влияние кадмия (10 мг/кг субстрата) на рост растений *Setaria viridis*

Показатель	Контроль	Cd ²⁺
Длина наиболее развитого корня, см	8.6 ± 0.4	10.6 ± 1.4*
Биомасса корней, мг		
сырая	151.1 ± 20.2	155.2 ± 30
сухая	14.2 ± 0.2	14.8 ± 0.1
Высота побега, см	6.9 ± 0.3	5.7 ± 0.2*
Биомасса побега, мг		
сырая	146.4 ± 10	138.2 ± 5.1
сухая	11.2 ± 1.3	10.5 ± 0.8

* Различия с контролем достоверны при $P < 0.05$, для табл. 1–3.

Таблица 2. Влияние кадмия (10 мг/л) на водный обмен растений *Setaria viridis*

Показатель	Контроль	Cd ²⁺
Интенсивность транспирации, мМ/(м ² · с)	0.64 ± 0.04	0.38 ± 0.04*
Число устьиц, шт./мм ²	123 ± 4	106.6 ± 2.9*
Длина замыкающих клеток устьиц, мкм	51.4 ± 1.2	40.0 ± 0.7*
Ширина устьичной щели, мкм	13.5 ± 0.4	11.7 ± 0.4*
Устьичная проводимость, мМ/(м ² · с)	30.2 ± 1.59	18.7 ± 1.26*
Оводненность тканей, %		
корня	92.9 ± 0.8	93.0 ± 0.4
побега	95.3 ± 0.1	95.5 ± 0.3

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Результаты исследований показали, что кадмий в концентрации 10 мг/кг субстрата не оказывает отрицательного влияния на рост корня щетинника: сырая и сухая биомассы корневой системы опытных растений практически не отличались от контрольных, а длина наиболее развитого корня даже увеличивалась на 23% по сравнению с контролем (табл. 1). В отличие от корня высота побега несколько уменьшалась, но заметных различий в накоплении растениями надземной биомассы при этом не наблюдалось.

Негативное влияние кадмия на устьичный аппарат оказалось гораздо более выраженным. В присутствии металла у растений формировалось меньше устьиц, уменьшались длина замыкающих клеток и ширина устьичной щели. В итоге заметно снижались устьичная проводимость и интенсивность транспирации (соответственно на 38 и 41% по отношению к контролю) (табл. 2). Однако оводненность тканей корня и побега при этом не изменялась.

При изучении влияния кадмия на показатели, характеризующие состояние ФСА, было обнаружено, что в присутствии кадмия у растений уменьшается площадь листовой пластинки, сни-

жается содержание хлорофиллов и каротиноидов (табл. 3). Вместе с тем заметно увеличивается отношение хлорофиллов (a/b). При этом показатели активности ФС II (F_v/F_m и ETR), а также интенсивность фотосинтеза сохранялись на уровне контроля.

Исследование также показало, что в присутствии кадмия в клетках корня и листа растений происходит значительное снижение количества GSH, особенно ярко выраженное в листе, и одновременно с этим резко возрастает содержание ФХ (в 72 раза в корнях и в 55 раз в листе) (рисунок).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследование показало, что щетинник зеленый обладает высокой устойчивостью к кадмию. Однако действие металла на изученные физиологические процессы и показатели различно. Наиболее устойчивыми из них оказались рост, фотосинтетическая активность и оводненность тканей, более подверженными влиянию кадмия – площадь листа, содержание фотосинтетических пигментов и параметры, характеризующие устьичный аппарат растений. Наиболее же сильное ингибирующее действие металла зафиксиро-

Таблица 3. Влияние кадмия (10 мг/л) на фотосинтетический аппарат растений *Setaria viridis*

Показатель	Контроль	Cd ²⁺
Площадь 4-го листа, см ²	3.01 ± 0.15	2.7 ± 0.12*
Содержание хлорофиллов мг/г сырой массы		
<i>a</i>	0.874 ± 0.06	0.735 ± 0.027*
<i>b</i>	0.225 ± 0.023	0.173 ± 0.012*
<i>a + b</i>	1.099 ± 0.083	0.908 ± 0.038*
<i>a/b</i>	3.88 ± 0.03	4.25 ± 0.08*
Содержание каротиноидов, мг/г сырой массы	0.409 ± 0.031	0.33 ± 0.009*
Квантовая эффективность ФС II (F_v/F_m)	0.712 ± 0.005	0.728 ± 0.003
Скорость электронного транспорта, усл. ед.	27.1 ± 1.2	26.5 ± 2.2
Интенсивность фотосинтеза, мкм/(м ² · с)	33.70 ± 0.62	32.69 ± 0.93

вано в отношении интенсивности транспирации и устьичной проводимости.

Известно, что в большинстве случаев кадмий оказывает негативное влияние прежде всего на рост корня (Иванов и др., 2003; Azevedo *et al.*, 2005; He *et al.*, 2007; Казнина и др., 2012 и др.). Однако имеющиеся у растений механизмы детоксикации металла обеспечивают его связывание внутри клеток, снижая тем самым отрицательный эффект. Именно от активности этих механизмов во многом зависит металлоустойчивость растений. Один из наиболее важных механизмов детоксикации кадмия – синтез ФХ (Hall, 2002). Увеличение содержания этих тиолов в ответ на поступление металла в клетки обнаружено у целого ряда видов как с C₃-, так и с C₄-типом фотосинтеза (Wójcik, Tukendorf, 1999; Серегин и др., 2007; Zeng *et al.*, 2009; Казнина и др., 2012 и др.). При этом установлено, что, например, в листьях кукурузы (C₄-растение) общее содержание ФХ после недельной обработки кадмием (50 мкМ) почти в 7 раз выше, чем у пшеницы, и в 8 раз выше, чем у ржи, которые относятся к группе C₃-растений (Wójcik, Tukendorf, 1999). В наших предыдущих опытах (Казнина и др., 2012) у растений ячменя (C₃-вид) при действии кадмия (100 мкМ) содержание ФХ в листьях также было ниже, чем обнаруженное в настоящей работе количество этих тиолов у щетинника. С чем могут быть связаны столь значительные различия и во всех ли случаях они есть, пока не определено. Для выяснения этого требуются специальные эксперименты. Обнаруженное же нами более высокое содержание ФХ в клетках листа по сравнению с клетками корня, возможно, связано с большим количеством в них GSH, поскольку в обычных условиях листья синтезируют его в избытке, экспортируя в другие ткани (Heiss *et al.*, 2003).

Для нормального роста растений в неблагоприятных условиях среды необходимо поддержание в клетках и тканях определенного уровня вод-

ного баланса (Barceló, Poschenrieder, 1990), в котором важную роль играет устьичный аппарат (Кудоярова и др., 2007). Нами обнаружено, что при действии кадмия в концентрации 100 мкМ у растений щетинника формируется меньшее число устьиц и уменьшаются размеры замыкающих клеток. Подобный эффект был ранее выявлен у целого ряда C₃-растений, причем при меньших концентрациях кадмия: у горчицы сарептской при 20 мкМ (Zhu *et al.*, 2005), у сахарной свеклы при 10 мкМ (Greger, Johansson, 2006), у *Urtica pilulifera* L. при 80 мкМ (Özyigit, Akinci, 2009). Вместе с тем у кукурузы подобные изменения обнаруживались в присутствии кадмия в концентрации 1 мМ (Souza *et al.*, 2005). Конкретный механизм влияния кадмия на формирование устьичного аппарата к настоящему времени практически не изучен. Высказано лишь предположение о его воздействии на деление протодермальных клеток-предшественниц на две замыкающие клетки (Bergmann, 2004). Уменьшение в присутствии кадмия размеров устьичной щели, наблюдаемое в наших опытах, может быть связано с утечкой K⁺ и Ca²⁺ из замыкающих клеток вследствие увеличения проницаемости мембран (Poschenrieder *et al.*, 1989; Neill *et al.*, 2008), с возрастанием содержания абсцизовой кислоты в листьях (Poschenrieder *et al.*, 1989) или с изменением в регуляции K⁺-каналов в замыкающих клетках (Perfus-Barbeoch *et al.*, 2002).

Обнаруженные нами изменения в устьичном аппарате растений были, очевидно, основной причиной значительного снижения устьичной проводимости и интенсивности транспирации под влиянием кадмия. Вместе с тем они, хотя бы отчасти, могли способствовать поддержанию высокого уровня оводненности тканей (Wójcik, Tukendorf, 1999). Нельзя также не отметить, что способность к сохранению оводненности тканей в неблагоприятных условиях среды в целом характерна для C₄-растений. Пониженный расход влаги у этих ви-

дов связан с тем, что при частичном закрытии устьиц многократно возрастает сопротивление устьичной щели для паров воды (Эдвардс, Уокер, 1986; Чиркова, 1999). Помимо этого снижение транспирации уменьшает поток токсичных ионов в листья, что также может рассматриваться как защитно-приспособительный механизм, действующий на уровне целого растения (Uraguchi *et al.*, 2009).

Уменьшение размеров устьиц и устьичной щели в неблагоприятных условиях среды, как правило, приводит к нарушению газообмена растений и негативно отражается на фотосинтезе (James *et al.*, 2008). Однако в наших опытах изменения интенсивности этого процесса в присутствии кадмия не наблюдалось. Очевидно, поддержание высокого уровня фотосинтеза при уменьшении числа устьиц и размеров устьичной щели в первую очередь связано с особой анатомической структурой листа, характерной для всех C_4 -растений (кранц-структура), которая позволяет осуществлять концентрирование CO_2 в C_4 -цикле углерода и благодаря этому сохранять высокую скорость фотосинтеза даже при закрытых устьицах и сильном снижении транспирации и устьичной проводимости (Эдвардс, Уокер, 1986). Отметим и тот факт, что у многих видов из группы C_4 -растений апопластическому обмену веществ препятствует суберинный слой в клеточной стенке, который отделяет клетки мезофилла от клеток обкладки проводящего пучка, где у этих видов осуществляется цикл Кальвина (Зитте и др., 2008). Известно, что усиление суберинизации клеточных стенок у некоторых видов растений, например у кукурузы, может также снижать поступление тяжелых металлов в клетки (Lux *et al.*, 2011). Исходя из этого логично предположить, что наличие суберинного слоя способно служить защитой от поступления кадмия в клетки обкладки и, следовательно, от его негативного влияния на активность ферментов цикла Кальвина и, соответственно, на скорость фотосинтеза.

Интересно, что зафиксированное нами уменьшение содержания фотосинтетических пигментов в присутствии кадмия также не отражалось на скорости фотосинтеза. При этом наблюдался рост отношения хлорофиллов (a/b) за счет более сильного воздействия на содержание хлорофилла b . Поскольку хлорофилл b входит в состав светособирающих комплексов ФС II, уменьшение его количества приводит к уменьшению числа поглощаемых фотонов, что снижает нагрузку на фотосинтетическую электрон-транспортную цепь. Это также может рассматриваться в качестве адаптационного механизма, который участвует в поддержании активности фотосинтетических процессов в неблагоприятных условиях среды (Лепедуш и др., 2005). Кроме того, наши опыты

выявили и высокую устойчивость ФС II к кадмию. Поддержание эффективности работы ФС II чрезвычайно важно для C_4 -растений, относящихся к первой (НАДФ-малатдегидрогеназной) группе (в нее входит и щетинник), поскольку у них ФС II присутствует только в клетках мезофилла и на ее долю приходится >90% замедленной флуоресценции хлорофилла. В хлоропластах же клетки обкладки отсутствуют граны и, соответственно, функционирует только ФС I (Мокроносов и др., 2006).

Необходимо также отметить, что сохранение активного роста корня, высокого уровня оводненности тканей и скорости фотосинтетических процессов в присутствии кадмия позволило растениям опытного варианта, несмотря на уменьшение высоты побега, накапливать надземную биомассу, практически не отличающуюся по объему от биомассы контрольных растений. Это один из наиболее важных показателей при выборе видов для использования в фиторемедиации почв, загрязненных металлом.

В целом проведенное исследование показало, что щетинник зеленый обладает высокой устойчивостью к кадмию, которая обеспечивается различными адаптационными механизмами, действующими на разных уровнях организации, а также анатомо-физиологическими особенностями, связанными с его принадлежностью к группе C_4 -растений. К адаптационным механизмам, действующим на организменном уровне, можно отнести поддержание активного роста корня на фоне некоторого замедления роста побега. На органном уровне (лист), во-первых, это снижение интенсивности транспирации вследствие уменьшения числа и размеров устьиц и закрытия устьичной щели, приводящее, с одной стороны, к сохранению оводненности тканей, а с другой — к снижению количества поступающих в растение токсичных ионов. Во-вторых, это увеличение отношения хлорофиллов (a/b), способствующее поддержанию активной работы фотосистем за счет уменьшения световой нагрузки на электрон-транспортную цепь хлоропластов.

На клеточном уровне действуют механизмы, обеспечивающие хелатирование токсичных ионов. В частности, в клетках корня и листа синтезируются ФХ, связывающие ионы кадмия. Перечисленные механизмы адаптации, а также способность щетинника как C_4 -растения сохранять высокую скорость фотосинтеза и поддерживать высокий уровень оводненности тканей даже при практически закрытых устьицах, позволяют ему не только нормально расти в условиях повышенных концентраций кадмия в корнеобитаемой среде, но и накапливать значительную биомассу надземных органов. Все это позволяет сделать вывод о перспективности использования данного

вида растений для фиторемедиации почв, загрязненных кадмием.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Ю.В.* Тяжелые металлы в агроландшафте. СПб.: Изд-во ПИЯФ РАН, 2008. 216 с.
- Аникиев В.В., Кутузов Ф.Ф.* Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков // Физиология растений. 1961. Т. 8. С. 375–377.
- Башкин В.Н., Касимов Н.С.* Биогеохимия. М.: Науч. мир, 2004. 648 с.
- Жолкевич В.Н., Пильщикова Н.В.* Методы изучения транспирации и состояния устьиц // Водный обмен растений / Под ред. Тарчевского И.А., Жолкевич В.Н. М.: Наука, 1989. С. 152–167.
- Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт Й.В. и др.* Ботаника. Т. 2. Физиология растений. М.: Академия, 2008. 496 с.
- Иванов В.Б., Быстрова Е.И., Серегин И.В.* Сравнение влияния тяжелых металлов на рост корня в связи с проблемой специфичности и избирательности их действия // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 3. С. 445–454.
- Казнина Н.М., Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф., Таланов А.В.* Устойчивость щетинника зеленого к повышенным концентрациям цинка // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 6. С. 677–684.
- Казнина Н.М., Титов А.Ф., Топчиева Л.В. и др.* Влияние возрастных различий на реакцию растений ячменя на действие кадмия // Физиология растений. 2012. Т. 59. № 1. С. 74–79.
- Кудоярова Г.Р., Веселов Д.С., Фаизов Р.Г. и др.* Реакция устьиц на изменение температуры и влажности воздуха у растений разных сортов пшеницы, районированных в контрастных климатических условиях // Физиология растений. 2007. Т. 54. № 1. С. 54–58.
- Лайдинен Г.Ф., Таланова В.В., Титов А.Ф., Казнина Н.М.* Влияние свинца на рост и развитие *Setaria viridis* (L.) Beauv. // Растит. ресурсы. 2004. Т. 40. Вып. 3. С. 53–59.
- Лепедуш Х., Вильевач М., Цезар В., Любешич Н.* Оценка функционального состояния фотосинтетического аппарата у хвой ели с признаками хлороза на слабом и сильном свете по изменениям флуоресценции хлорофилла *in vitro* // Физиология растений. 2005. Т. 52. № 2. С. 191–197.
- Мокроносов А.Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В.* Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты: учебник для студентов вузов. М.: Академия, 2006. 448 с.
- Практикум по физиологии растений / Под ред. Третьякова Н.Н. М.: Агропромиздат, 1990. 271 с.
- Прасад М.Н.* Практическое использование растений для восстановления экосистем, загрязненных металлами // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 5. С. 768–780.
- Серегин И.В., Vooijs R., Кожевникова А.Д., Иванов В.Б.* Влияние кадмия и свинца на накопление фитохелатинов в побегах и различных участках корня кукурузы // Докл. РАН. 2007. Т. 215. № 4. С. 571–577.
- Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф.* Устойчивость растений к тяжелым металлам // Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2007. 172 с.
- Чиркова Т.В.* Амарант – культура XXI века // Соросовский образоват. журн. 1999. № 10. С. 23–27.
- Шлык А.А.* Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биологические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–170.
- Шоу Б.П., Прасад М.Н.В., Джа В.К., Саху Б.Б.* Механизмы детоксикации и защиты растений, подвергнутых действию металлов // Микроэлементы в окружающей среде: биогеохимия, биотехнология и биоремедиация / Под ред. Прасада М.Н.В., Саджвана К.С., Найду Р. М.: Физматлит, 2009. С. 340–380.
- Эдвардс Д., Уокер Д.* Фотосинтез C₃- и C₄-растений: механизмы и регуляция. М.: Мир, 1986. 590 с.
- Azevedo H., Pinto C.G.G., Fernandes J. et al.* Cadmium effects on sunflower growth and photosynthesis // J. Plant. Nutr. 2005. V. 28. P. 2211–2220.
- Barceló J., Poschenrieder C.* Plant water relations as affected by heavy metal stress: a review // J. Plant Nutr. 1990. V. 13. P. 1–37.
- Bergmann D.C.* Integrating signals in stomatal development // Plant Biol. 2004. V. 6. P. 26–32.
- Brutnell T.R., Wang L., Swartwood K. et al.* *Setaria viridis*: A model for C₄ photosynthesis // Plant Cell. 2010. V. 22. P. 2537–2544.
- Greger M., Johansson M.* Cadmium effects on leaf transpiration of sugar beet (*Beta vulgaris*) // Physiol. Plant. 2006. V. 86. P. 465–473.
- Hall J.L.* Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance // J. Exp. Bot. 2002. V. 53. № 366. P. 1–11.
- He J.Y., Zhu C., Ren Y.F. et al.* Root morphology and cadmium uptake kinetics of the cadmium-sensitive rice mutant // Biol. Plant. 2007. V. 51. № 4. P. 791–794.
- Heiss S., Wachter A., Bogs J. et al.* Phytochelatin synthase (PCS) protein is induced in *Brassica juncea* leaves after prolonged Cd exposure // J. Exp. Bot. 2003. V. 54. P. 1833–1839.
- James R.A., Von Caemmerer S., Condon A.G. et al.* Genetic variation in tolerance to the osmotic stress component of salinity stress in durum wheat // Funct. Plant Biol. 2008. V. 35. P. 111–123.
- Li P., Brutnell T.R.* *Setaria viridis* and *Setaria italica*, model genetic systems for the Panicoid grasses // J. Exp. Bot. 2011. V. 62. № 9. P. 3031–3037.
- Lux A., Martinka M., Vaculik M., White P.J.* Root responses to cadmium in the rhizosphere: a review // J. Exp. Bot. 2011. V. 62. № 1. P. 21–37.
- Neill S., Barros R., Bright J., Desikan R.* Nitric oxide, stomatal closure, and abiotic stress // J. Exp. Bot. 2008. V. 59. P. 165–176.
- Özyiğ it İ. İ., Akinci Ş.* Effects of some stress factor (aluminium, cadmium and drought) on stomata of roman nettle (*Urtica pilulifera* L.) // Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj. 2009. V. 37. P. 108–115.
- Perfus-Barbeoch L., Leonhardt N., Vavasseur A., Forestier C.* Heavy metal toxicity: cadmium permeates through cal-

- cium channels and disturbs the plant water status // *Plant J.* 2002. V. 32. P. 539–548.
- Poschenrieder C., Gunse B., Barceló J.* Influence of cadmium on water relations, stomatal resistance and abscisic content in expanding bean leaves // *Plant Physiol.* 1989. V. 90. P. 1365–1371.
- Sage R.F.* The evolution of C₄ photosynthesis // *New Phytol.* 2004. V. 161. P. 341–370.
- Sneller F.E.S., van Heerwaarden L.M., Koevoets P.L.M. et al.* Derivatization on phytochelatins from *Silene vulgaris*, induced upon exposure to arsenate and cadmium: comparison of derivatization with Ellman's reagent and monobrombimane // *J. Agric. Food Chem.* 2000. V. 48. P. 4014–4019.
- Souza J.F., Dolder H., Cortelazzo A.L.* Effect of excess cadmium and zinc ions on roots and shoots of maize seedlings // *J. Plant Nutr.* 2005. V. 28. № 11. P. 1923–1931.
- Uraguchi S., Mori S., Kuramata M. et al.* Root-to-shoot Cd translocation via the xylem is the major process determining shoot and grain cadmium accumulation in rice // *J. Exp. Bot.* 2009. V. 60. № 9. P. 2677–2688.
- Wójcik M., Tukiendorf A.* Cd-tolerance of maize, rye and wheat seedlings // *Acta Physiol. Plant.* 1999. V. 21. № 2. P. 99–107.
- Zeng X., Ma L.Q., Qiu R., Tang Y.* Responses of non-protein tiols to Cd exposure in Cd hyperaccumulator *Arabis paniculata* Franch. // *Environ. Exp. Bot.* 2009. V. 66. P. 242–248.
- Zhu R., Macfie S.M., Ding Z.* Cadmium-induced plant stress investigated by scanning electrochemical microscopy // *J. Exp. Bot.* 2005. V. 56. P. 2831–2838.

The Resistance of Plants *Setaria Veridis* (L.) Beauv. to the Influence of Cadmium

N. M. Kaznina, A. F. Titov, Yu. V. Batova, and G. F. Laidinen

*Institute of Biology, Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences,
Pushkinskaya ul. 11, Petrozavodsk, Karelia, 185910 Russia*

e-mail: kaznina@krc.karelia.ru

It was shown that cadmium causes a slowdown of green foxtail *Setaria veridis* (L.) Beauv. shoots; however it had no effect on root growth or accumulation of underground and above-ground biomass. In the analysis of the effect of cadmium on the water regime and photosynthesis of plants, it was found that it had a negative effect on the stomatal apparatus, which led to a decrease in the transpiration rate and stomatal conductance. It was noted that the water content of tissues, as well as the rate of photosynthesis in the presence of cadmium, remained at the level of those in control plants. A high resistance of green foxtail to the effects of cadmium was established, which is provided with different adaptive mechanisms and anatomical and physiological characteristics associated with its affiliation to the group of C₄-plants.