

УДК 546.48:581.1

ВЛИЯНИЕ КАДМИЯ НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА РОАСЕАЕ

Н. М. Казнина, А. Ф. Титов

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск E-mail: Kaznina@krc.karelia.ru

Проведен анализ литературных данных, касающихся поступления кадмия в растения семейства Роасеае и его накопления в подземных и надземных органах. Проанализирована информация о современных представлениях транспорта кадмия по тканям и клеткам растений, а также о некоторых механизмах, ограничивающих его поступление в надземные органы и зерно злаков. Описано влияние кадмия на основные физиологические процессы и продуктивность растений указанного семейства. На основании проведенного анализа предложено ранжирование некоторых культурных видов злаков, а также физиологических по их устойчивости к кадмию.

Ключевые слова: Роасеае, кадмий, физиологические процессы, продуктивность растений.

ВВЕДЕНИЕ

Семейство Роасеае является одним из наиболее крупных семейств покрытосеменных растений, произрастающих почти во всех климатических зонах и играющих важную ценотическую роль. Практически во всех типах растительности злаки занимают содоминирующее, а местами (луга, степи, саванны) – доминирующее положение в фитоценозах. Семейство Злаки имеет также чрезвычайно важное хозяйственное значение. К нему принадлежат основные зерновые культуры – кукуруза, овес, пшеница, рис, рожь, сорго, ячмень и другие, составляющие значительную часть рациона питания человека. Кроме того, представители этого семейства широко используются в качестве кормовых растений для домашних животных, многие из которых являются основными компонентами естественных сенокосов и пастбищ (Цвелев, 1996). Необходимо отметить и такую важную роль дикорастущих злаков как их участие в восстановлении нарушенных вследствие антропогенного воздействия почв (Безель, Жуйкова, 2007). Последнее представляет особый интерес, так как загрязнение почв сельскохозяйственного назначения различными поллютантами приобрело в последние десятилетия характер крупномасштабной экологической проблемы.

Среди многочисленных загрязнителей окружающей среды одно из главных мест занимают тяжелые металлы, которые отличаются высокой токсичностью и способностью по пищевым цепям поступать в организм человека и животных,

тем самым представляя серьезную угрозу их здоровью (Sharma, Agrawal, 2005). Так по данным Всемирной организации здравоохранения среди поллютантов, оказывающих негативное влияние на человека, тяжелые металлы занимают второе место, уступая лишь пестицидам и значительно опережая такие хорошо известные загрязнители окружающей среды, как двуокись углерода и серы. В группе тяжелых металлов одним из наиболее токсичных для всех живых организмов считается кадмий (Shah, Dubey, 1998). На сегодняшний день во многих странах мира почвы, предназначенные для сельскохозяйственного производства, сильно загрязнены именно этим металлом вследствие широкого применения высоких доз фосфорных удобрений, гербицидов, а также осадков сточных вод, содержащих в своем составе кадмий. Это существенно ограничивает их использование для выращивания продовольственных культур, и в частности, хлебных злаков, поскольку кадмий способен перемещаться в надземные органы, в том числе в зерно. Опасность кадмия усугубляется ещё и тем, что он обладает кумулятивным действием и сохраняет токсические свойства в течение длительного времени (Ягодин и др., 1989).

В целом, влияние тяжелых металлов, и особенно кадмия, на растения семейства Роасеае широко изучается во многих странах мира, и к настоящему времени накоплен большой фактологический материал, который требует обобщения. В обзоре нами представлены и обобщены как собственные, так и литературные данные, касающиеся поступления кадмия в растения и его влияния на

основные физиологические процессы и продуктивность растений семейства Poaceae.

ПОСТУПЛЕНИЕ И НАКОПЛЕНИЕ КАДМИЯ В РАСТЕНИЯХ

Как известно, кадмий является одним из наиболее подвижных тяжелых металлов (Clemens, 2006). На интенсивность его поступления в растения оказывают влияние различные факторы. В частности, свойства почвы: кислотность, гранулометрический состав, содержание неорганических и органических веществ, наличие других ионов. Например при снижении pH почвы с 7.0 до 5.5 содержание металла в корне райграса возрастало в 4 раза (Gunnarsson, 1983). У проростков риса наибольшее его поглощение отмечено в интервале pH от 4.5 до 5.5 (Kitagishi, Yamane, 1981). Кроме того, способность растений к поглощению кадмия во многом зависит от видовых особенностей растений. В частности, в гораздо большей степени поглощают этот металл рис, рожь и ячмень, и в меньшей степени – кукуруза и пшеница (Wójcik, Tukiendorf, 1999; Puertas-Mejia et al., 2010). Интересно, что способность к накоплению кадмия варьирует не только среди видов, но и среди сортов и генотипов. Так, достаточно большие различия в концентрации металла в надземных органах были обнаружены у разных сортов риса (Ueno et al., 2009), а также у разных генотипов пшеницы (Zhang et al., 2002), *Avena strigosa* и *Crotalaria juncea* (Uraguchi et al., 2006). Известно также, что линии твердой пшеницы аккумулируют больше кадмия в побегах и зерне, чем линии мягкой пшеницы (Hart et al., 1998).

По классификации Бейкера (Baker, 1981) большинство видов семейства Poaceae относятся к “исключателям”, то есть основное количество кадмия, поступившего в растения, задерживается у них в корнях. Например, установлено, что количество металла в корнях пшеницы в 20 раз выше, чем в побегах, и в 200 раз выше, чем в зерне (Zhang et al., 2002). У дикорастущих видов, в частности *Bromopsis inermis*, количество кадмия, задерживающегося в корнях в 5–20 раз больше (в зависимости от концентрации металла в субстрате), чем поступающего в надземные органы (Лайдинен и др., 2011). Преимущественное накопление кадмия в подземных органах отмечено также и у других представителей культурных (кукуруза, рожь, ячмень) и дикорастущих (*Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Setaria viridis*) видов злаков (Punz, Siedhardt, 1993; Kovačević et

al., 1999; Wójcik, Tukiendorf, 2005; Nocito et al., 2008; Лайдинен и др., 2011).

В конечном счете, общее содержание кадмия в органах растений зависит от двух процессов: активности поглощения металла клетками корня и эффективности его перемещения по растению (Clemens, 2006). Процесс поглощения ионов металлов из почвы или питательного раствора, как известно, включает в себя: а) их поступление путем диффузии в свободное пространство клетки корня и адсорбции катионов на клеточных стенках и б) передвижение ионов через плазмалемму в протопласт. Кадмий чрезвычайно легко поступает из почвы в свободное пространство клеток корня, однако у злаков имеется целый ряд механизмов, препятствующих этому. В частности, клетки корня выделяют слизи, способные связывать металл в почве, ограничивая тем самым его проникновение в растение. Помимо этого, у злаков синтезируются фитосидерофоры – низкомолекулярные соединения, участвующие в хелатировании Fe^{3+} (Hall, Williams, 2003), которые, как показывают исследования, могут способствовать также и поглощению кадмия. Так, выделение фитосидерофоров в ризосферу у сорго, пшеницы (Römheld, Awad, 2000) и кукурузы (Kochian, 2000) приводило к увеличению количества металла в клетках корня. Вместе с тем, существует предположение, что выделение фитосидерофоров корнями злаков может являться важным механизмом детоксикации кадмия (Hall, 2002).

На пути транспорта кадмия в клетку у растений имеется еще один важный барьер – клеточная стенка, которая способна снизить проникновение металла в протопласт за счет связывания токсичных ионов пектинами (Ramos et al., 2002), а также изменения физико-химических свойств. В частности, у некоторых видов злаков усиливается суберинизация оболочек клеток эндодермы и лигнификация клеток коры и периферических тканей проводящего цилиндра (Lux et al., 2011). Имеются также сведения, что у злаков, в частности, у риса, клеточная стенка в присутствии кадмия пропитывается силикатами (Lux et al., 1999).

Несмотря на функционирование указанных барьеров при высоких концентрациях в корнеобитаемой среде, металл поступает в протопласт. По современным представлениям транспорт кадмия через плазмалемму осуществляется при участии транспортных белков-переносчиков и ионных каналов. Среди известных белков-переносчиков у злаков выявлены представители ZIP (Zinc iron permease)-семейства, обнаруженные, например, в корнях риса (Lee et al., 2010) и ячменя (Pedas et

al., 2009). У риса также идентифицированы белки семейства Nramp (Natural resistance associated macrophage protein) (Belouchi et al., 1997), однако вопрос об их участии в транспорте кадмия через плазмалемму остается спорным. Кроме того, у пшеницы выявлены LCT (*Low-affinity cation transporter*)-белки, участвующие в переносе металла через плазматическую мембрану клетки (Schachtman et al., 1997).

Помимо белков, осуществляющих транспорт кадмия в клетку, на плазмалемме имеются белки, участвующие в его транспорте из клетки. Например, у пшеницы выделен белок-транспортер TaTM 20 (*Triticum aestivum Transmembrane 20*) (Kim et al., 2008), гомолог которого был выявлен ранее в клетках эмбрионов злаков (Jahrman et al., 2005). Интересно, что в других видах растений, например, *Arabidopsis thaliana*, он не обнаружен. Исходя из этого авторы предположили, что указанное семейство белков функционирует только у однодольных растений. Помимо белков-переносчиков, транспорт кадмия через плазмалемму может осуществляться через ионные каналы, например кальциевые, что обнаружено, в частности, в корнях риса (Kim et al., 2002).

Радиальный транспорт кадмия по тканям корня до ксилемы осуществляется довольно быстро. Например у риса, время, необходимое для радиального транспорта кадмия, составляет менее 10 мин с момента добавления металла в питательный раствор (Fujimaki et al., 2010). При этом ионы металла могут транспортироваться как по апопласту до эндодермы, так и по симпласту. Из корня в надземные органы транспорт ионов осуществляется по ксилеме в составе ксилемного сока, в основном, в комплексе с органическими кислотами (цитратом и малатом) или аминокислотами (аспарагином, глутамином, гистидином) (Clemens et al., 2002). Скорость движения кадмия из корня в побег сравнительно высока. В частности, с помощью радиоактивного Cd^{107} обнаружено, что он появляется в основании стебля риса уже через один час после помещения растений на питательный раствор, содержащий кадмий. Однако во влагалища листьев и листовые пластинки металл поступает более, чем за 36 часов от начала экспозиции, что, как полагают авторы, связано с его задержкой в узлах стебля (Fujimaki et al., 2010). Известно, что у злаков стеблевые узлы, где происходит перемещение металла из ксилемы во флоэму, интенсивно накапливают кадмий, являясь своеобразным барьером для перемещения токсичных ионов в листья (Fujimaki et al., 2010). По флоэме осуществляется транспорт кадмия от

листа к листу и от листьев к соцветию (Harris, Taylor, 2001).

Кадмий является одним из немногих неэссенциальных тяжелых металлов, способных к перемещению в генеративные органы злаков (Harris, Taylor, 2001). В связи с большой практической значимостью исследования, посвященные изучению механизмов поступления кадмия в соцветие злаков, активно ведутся в целом ряде лабораторий. Анализ этих работ показывает, что кадмий может поступать в соцветие как по ксилеме из корня, так и по флоэме из листьев (в большей степени из флагового листа) с потоком ассимилятов (Greger, Löfstedt, 2004). Причем установлено, что, к примеру, в зерно риса более 90% кадмия поступает именно по флоэме (Tanaka et al., 2007).

Проблема увеличения содержания кадмия в зерне при выращивании хлебных злаков на почвах, загрязненных металлом, приобретает в последнее время все большую актуальность. Установлен даже международный норматив количества кадмия в зерне хлебных злаков, уровень которого не должен превышать 0.2 мг/кг сухого веса (Kubo et al., 2008). Однако при повышенных концентрациях металла в почве его содержание в зерне зачастую заметно превышает этот показатель. Например, кадмий в гораздо больших количествах был обнаружен в зерне пшеницы (Harris, Taylor, 2001), риса (Shah, Dubey, 1998) и ячменя (Chen et al., 2007) при выращивании этих видов на субстратах, содержащих металл. Полагают, что высокое содержание кадмия в зерне в большей степени связано с увеличением активности его транспорта из корня в стебель и концентрацией в надземных органах, а не с интенсивностью его поглощения корнями (Greger, Löfstedt, 2004; Uraguchi et al., 2009).

Таким образом, злаки способны накапливать кадмий не только в корнях, но и в надземных органах, в том числе в зерне, что представляет серьезную опасность для здоровья человека. Поэтому знание особенностей поступления металла в растение у разных видов (сортов, генотипов) злаков и понимание механизмов его передвижения в надземные органы может способствовать правильному выбору культур, используемых для выращивания на загрязненных кадмием почвах (или почвах, где существует угроза подобного загрязнения), и получению более экологически чистой продукции, а также созданию новых сортов, обладающих способностью снижать поступление кадмия в зерно.

ВЛИЯНИЕ КАДМИЯ НА ОСНОВНЫЕ
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ

Рост. Одним из основных и визуально регистрируемых проявлений фитотоксичности кадмия является торможение роста растений (Vassilev et al., 1998; Иванов и др., 2003; Титов и др., 2007). У растений-исключателей, к которым относятся злаки, корень является важным барьером на пути транспорта кадмия по растению. Именно в корне инактивируется большая часть поступившего в растение металла (Liu et al., 2008). Поэтому при повышении содержания кадмия в корнеобитаемой зоне в первую очередь тормозится рост корней: уменьшается их длина, количество боковых корней, отмирают корневые волоски, снижается биомасса (Vassilev et al., 1995; Titov et al., 1996; Demirevska-Керова et al., 2006). При этом степень ингибирующего действия металла в отношении показателей роста корня зависит от концентрации кадмия, продолжительности его воздействия и вида растений, что было отмечено и у культурных

злаков (табл. 1), и у дикорастущих – *Agropiron repens*, *Bromus japonicus*, *Dactylis glomerata* (Атабаева и др., 2002), *Setaria viridis* (Лайдинен и др., 2011).

Торможение роста корня в присутствии кадмия, как показывают исследования, связано с его непосредственным действием на деление и растяжение клеток (Brune et al., 1995; Rauser, 1999). У растений замедляется интенсивность клеточных делений, уменьшается количество клеток на всех фазах митоза, увеличивается продолжительность фаз и всего митотического цикла (Breskle, 1991; Серегин, Иванов, 2001). В основе отмеченных выше нарушений лежит высокое сродство ионов кадмия к сульфгидрильным группам белков веретена и ферментов, ответственных за прохождение митоза (Иванов и др., 2003). Замедление в присутствии металла роста растяжением связано со снижением эластичности клеточных стенок, обусловленным связыванием ионов металла белками, входящими в состав клеточной стенки,

Таблица 1. Влияние кадмия на рост корня и побега у некоторых культурных видов злаков

Вид	Концентрация металла, мкМ	Экспозиция, сут	Показатели роста, % от контроля	Источник
Длина корня				
<i>Hordeum vulgare</i>	54	12	64	Vassilev et al., 1998
	500	5	60	Demirevska-Керова et al., 2006
	1000	30	30	Tamas et al., 2006
<i>Oryza sativa</i>	100	4	55	He et al., 2007
<i>Secale cereale</i>	50	14	55	Wójcik, Tukiendorf, 1999
	250	14	15	Wójcik, Tukiendorf, 1999
<i>Triticum aestivum</i>	50	14	60	Wójcik, Tukiendorf, 1999
	100	30	87	Moussa, El-Gamal, 2010
	250	14	25	Wójcik, Tukiendorf, 1999
	500	7	47	Ouzounidou et al., 1997
<i>Zea mays</i>	10	3	58	Nocito et al., 2008
	50	14	40	Wójcik, Tukiendorf, 1999
	100	6	28	Pavlovkin et al., 2006
	100	14	38	Wójcik, Tukiendorf, 2005
	100	30	76	Puertas-Mejia et al., 2010
	250	14	10	Wójcik, Tukiendorf, 1999
Высота побега				
<i>Hordeum vulgare</i>	54	12	70	Vassilev et al., 1998
	500	5	67	Demirevska-Керова et al., 2006
<i>Secale cereale</i>	100	11	77	Krupa, Moniak, 1998
<i>Triticum aestivum</i>	50	24	60	Ci et al., 2010
	100	7	60	Titov et al., 1996
	500	7	55	Ouzounidou et al., 1997
<i>Zea mays</i>	10	3	48	Nocito et al., 2008
	25	14	65	Krantev et al., 2008

повреждением структуры микротрубочек и нарушением водного режима клеток (Poschenrieder et al., 1989). Помимо этого, ингибирование кадмием роста растяжением может быть связано с нарушением проницаемости мембран вследствие возрастания перекисного окисления липидов и увеличения количества активных форм кислорода, что, в частности, было обнаружено у ячменя (Tamas et al., 2006) и риса (Sharma, Dietz, 2009).

Наряду с торможением роста корня токсическое действие кадмия проявляется и в угнетении роста надземной части растений (Wójcik, Tukiendorf, 1999; Титов и др., 2007). При загрязнении окружающей среды кадмием у злаковых растений наблюдается уменьшение высоты побега (Титов и др., 2002), сокращение числа междоузлий (Demirevska-Kerova et al., 2006), снижение накопления сырой и сухой биомассы (Титов и др., 2002; Zhang et al., 2002), а также уменьшение размеров соцветия (Vassilev et al., 1995; Титов и др., 2002). Степень ингибирования кадмием показателей роста побега зависит, главным образом, от вида растения, концентрации металла в субстрате и продолжительности его действия (табл. 1). В основе ингибирующего действия кадмия на рост побега лежат в основном те же механизмы, что и при торможении роста корня.

Отдельно необходимо отметить действие кадмия на рост листа – основного, специализированного органа фотосинтеза. Установлено, что повышение концентрации металла в окружающей среде приводит к значительному уменьшению площади листовой пластинки, что является одной из причин снижения интенсивности фотосинтеза и транспирации (Veselov et al., 2003; Казнина и др., 2011). Заметное снижение размеров листьев в присутствии высоких концентраций кадмия обнаружено практически у всех видов злаков, с которыми проводились подобные исследования (Ouzounidou et al., 1997; Vassilev et al., 1998; Таланова и др., 2001). Как известно, рост листовой пластинки у злаков осуществляется благодаря функционированию интеркалярной меристемы, расположенной в основании листа (Sarry et al., 2006). Доказано, что кадмий оказывает отрицательное действие на деление клеток интеркалярной меристемы, увеличивая, в частности, частоту цитогенетических нарушений. Например, под влиянием металла (50 мг/кг субстрата) в клетках интеркалярной меристемы ячменя увеличивалось количество аберрантных клеток и общее число аббераций (Geras'kin et al., 2006).

Необходимо также учитывать, что рост растений может замедляться и вследствие опосре-

дованного действия кадмия, связанного с изменением гормонального баланса (Veselov et al., 2003), водного режима (Barceló, Poschenrieder, 1990), минерального питания (Siedlecka, 1995), дыхания (Pavlovkin et al., 2006). У ряда видов злаков, например у риса и ячменя, наиболее важной причиной снижения роста в присутствии кадмия считается его негативное действие на процесс фотосинтеза (Vassilev et al., 1997).

В целом, кадмий оказывает сильное негативное влияние на рост растений семейства Poaceae, что связано как с его прямым действием на деление и растяжение клеток, так и с его опосредованным влиянием на другие физиологические процессы.

Развитие. Влияние кадмия на развитие растений изучено в гораздо меньшей степени, чем его воздействие на рост. У культурных видов злаков обнаружено, что высокие концентрации металла задерживают наступление очередных фенологических фаз, при этом увеличивается продолжительность вегетационного периода, а иногда растения вообще не способны перейти к генеративному развитию (Vassilev et al., 1998; Казнина и др., 2006). В наших исследованиях у растений ячменя и овса в присутствии кадмия (600 мг/кг субстрата) также наблюдалось замедление наступления очередных фенофаз, которое в большей степени было выражено на ранних этапах онтогенеза (Казнина, 2003). Эксперименты также показали, что у злаков более четкую картину о влиянии кадмия на развитие растений можно получить, наблюдая за органообразовательными процессами, проходящими в апикальных меристемах стебля. Так с помощью морфофизиологического метода (Куперман, 1968) нами установлено, что в присутствии кадмия в диапазоне концентраций от 200 до 600 мг/кг субстрата у ячменя и овса замедляется рост и дифференциация конуса нарастания, что приводит к снижению темпов органогенеза злаков (Титов и др., 2002; Казнина, 2003).

Фотосинтез. Известно, что фотосинтез отличается очень высокой чувствительностью к действию кадмия. В работах многих авторов указывается на сильное негативное действие металла на интенсивность этого процесса у разных представителей семейства Poaceae (табл. 2). При этом замедление скорости фотосинтеза в большей степени зависит от вида растения и концентрации металла в корнеобитаемой среде, а также возраста растения и возраста конкретного листа.

Доказано, что снижение ассимиляции CO₂ связано как с функциональными, так и структурными изменениями в фотосинтетическом

Таблица 2. Влияние кадмия на интенсивность фотосинтеза и содержание хлорофиллов в листьях некоторых культурных видов злаков

Вид	Концентрация металла, мкМ	Экспозиция, сут	Показатели, % от контроля	Источник
Интенсивность фотосинтеза				
<i>Avena sativa</i>	100	14	82	Казнина, 2003
<i>Hordeum vulgare</i>	10	3	60	Smýkalová, Zámečniková, 2003
	100	4	69	Казнина и др., 2010
<i>Triticum aestivum</i>	250	10	94	Vassilev et al., 2004
	500	10	89	Vassilev et al., 2004
	50	9	70	Ci et al., 2010
	100	30	91	Moussa, El-Gamal, 2010
	400	30	66	Moussa, El-Gamal, 2010
<i>Zea mais</i>	500	4	80	Bishnoi et al., 1993
	25	14	70	Krantev et al., 2008
Содержание хлорофиллов, <i>a + b</i>				
<i>Avena sativa</i>	100	7	73	Astolfi et al., 2004
	100	14	75	Казнина, 2003
<i>Hordeum vulgare</i>	50	4	68	Таланова и др., 2001
	54	12	80	Vassilev et al., 1998
	100	4	92	Казнина и др., 2010
	250	10	90	Vassilev et al., 2004
	500	10	82	Vassilev et al., 2004
<i>Oryza sativa</i>	500	3	36	Hsu et al., 2003
<i>Secale cereale</i>	100	11	63	Krupa, Moniak, 1998
	500	7	50	Krupa et al., 2008
<i>Triticum aestivum</i>	100	30	91	Moussa, El-Gamal, 2010
	400	30	80	Moussa, El-Gamal, 2010
	500	4	66	Bishnoi et al., 1993
	500	7	50	Ouzounidou et al., 1997
<i>Zea mais</i>	25	14	52	Krantev et al., 2008
	100	7	70	Giados et al., 2012

аппарате растений (ФСА) (Vassilev, 2002). Так одним из видимых симптомов кадмиевой токсичности в отношении ФСА растений выступает хлороз листьев. Для злаков наличие хлороза в верхней части листовой пластинки может служить важным показателем степени загрязнения почв кадмием даже при относительно невысоких его концентрациях, поскольку на кончиках листьев, где хлороз проявляется в большей степени, вследствие антиклинальных делений клеток интеркалярной меристемы листа находятся стареющие, и, соответственно, более чувствительные к токсическому действию металла клетки (Krupa, Moniak, 1998).

Появление хлороза связано с негативным воздействием кадмия на содержание зеленых пигментов (Pietrini et al., 2003). Снижение количества хлорофиллов *a* и *b* в присутствии металла отмечено в листьях культурных (табл. 2), а также ди-

корастущих видов злаков, в частности, *Agropiron repens*, *Bromopsis japonicus*, *Dactylis glomerata* (Атабаева, 2007). При этом выявлено, что степень негативного влияния кадмия на содержание пигментов усиливается с увеличением его концентрации в корнеобитаемой среде и продолжительности воздействия, а также зависит от вида растения, его возраста и возраста конкретного листа.

Как установлено, уменьшение количества зеленых пигментов в присутствии металла связано с подавлением биосинтеза хлорофилла (Horváth et al., 1996). Например, у растений кукурузы, пшеницы и ячменя кадмий снижал активность дегидразы δ -аминолевулиновой кислоты при образовании порфобилиногена, а также фотоактивность протохлорофиллида и протохлорофиллидоксидоредуктазы, взаимодействуя с сульфгидрильными группами этих белков (Schoefs, Franck, 2003; Myśliwa-Kurdziel, Strzałka, 2004). Кроме того,

нарушение биосинтеза хлорофилла в присутствии кадмия может быть связано с вытеснением им ионов Mg^{2+} из молекулы хлорофилла (Souza, Rauser, 2003).

Наряду с этим, важными причинами снижения содержания зеленых пигментов у растений под действием кадмия могут также выступать нарушение ультраструктуры хлоропластов, в частности, уменьшение числа гран и тилакоидов, снижение протяженности мембран (Souza et al., 2005), а также нарушение их химического состава, например, снижение содержания в них ненасыщенных жирных кислот (Vassilev et al., 2004; Souza et al., 2005).

Ингибирующее влияние кадмия на интенсивность фотосинтеза объясняется также его воздействием на световые реакции. В частности, в присутствии высоких концентраций металла уменьшается эффективность работы фотосистемы II (ФС II). Например, кадмий снижает квантовую эффективность ФС II (F_v/F_m) и скорость электронного транспорта у растений кукурузы (Drażkiewicz et al., 2003), пшеницы (Ouzounidou et al., 1997), риса (Pagliano et al., 2006) и ячменя (Vassilev et al., 2004), а также дикорастущего вида *Setaria viridis* (Титов и др., 2008). Имеются сведения и о повреждении кадмием светособирающих антенных комплексов реакционных центров ФС I и ФС II (Siedlecka, Krupa, 1999).

Кадмий оказывает определенное негативное действие и на реакции фотофосфорилирования. Например, в экспериментах М. Стибровой с соавт. (Stibrova et al., 1986) у обработанных кадмием растений ячменя наблюдали замедление циклического и нециклического фотофосфорилирования.

Замедление скорости фотосинтеза у растений под влиянием кадмия связано и с его отрицательным влиянием на темновые реакции и, прежде всего, на активность ферментов цикла Кальвина. В частности, обнаружено снижение в присутствии металла активности рибулозобисфосфаткарбоксилзы/оксигеназы у растений кукурузы (Krantev et al., 2008), что может быть вызвано нарушением четвертичной структуры белка в результате взаимодействия металла с SH-группами (Stibrova et al., 1988). Негативное действие металла на скорость реакций темновой фазы фотосинтеза связано также с ингибированием синтеза некоторых ферментов цикла Кальвина *de novo*, например, триозофосфатдегидрогеназы (Malic et al., 1992).

В заключение отметим, что помимо непосредственного влияния кадмия на отдельные составляющие процесса фотосинтеза, снижение его

интенсивности может быть также связано с изменениями в процессе дыхания, минеральном питании и водном обмене.

Дыхание. Влияние кадмия на процесс дыхания растений изучено пока слабо. Хотя обнаружено, что при относительно невысоких концентрациях металла (неодинаковых для разных видов растений), его скорость может увеличиваться. Так, обработка корней кукурузы кадмием в концентрации 1 и 10 мкМ металла приводила к увеличению интенсивности их дыхания на 10 и 20% (по сравнению с контролем, соответственно) (Pavlovkin et al., 2006). У ячменя интенсивность дыхания листьев в присутствии кадмия в концентрации 400 мг/кг субстрата увеличивалась на 30%, а у овса – на 20% по сравнению с контрольным вариантом (Казнина, 2003). Более низкие концентрации не влияли на скорость процесса. Как показывают исследования, повышение интенсивности дыхания связано, в первую очередь, с увеличением в присутствии металла активности ряда дыхательных ферментов. В частности, в корнях кукурузы под влиянием металла возрастала активность малатдегидрогеназы (Sarry et al., 2006), а в корнях и побегах пшеницы увеличивалось количество и активность изоцитратдегидрогеназы (Shao et al., 2011). Предполагают также, что усилению дыхания способствует увеличение потребности растений в органических кислотах, которые участвуют в хелатировании ионов кадмия (Rauser, 1999).

Высокие концентрации кадмия (заметно различающиеся в зависимости от вида растений), а также увеличение экспозиции снижают интенсивность процесса. В частности, в присутствии металла в концентрации 100 мкМ скорость дыхания клеток корней риса замедлялась на 25% по сравнению с контролем (Llamas et al., 2000), корней кукурузы – на 38% (Pavlovkin et al., 2006), корней ярового ячменя – на 58% (Гармаш, Головки, 2009). Интересно, что 10-дневная экспозиция растений риса на питательном растворе, содержащем 100 мкМ кадмия, приводила практически к такому же снижению интенсивности дыхания клеток корня, что и 3-часовая экспозиция на растворе, содержащем в 10 раз больше металла (Llamas et al., 2000).

Замедление дыхания в присутствии кадмия в значительной степени связано с ингибированием металлом активности ферментов. Так обнаружено уменьшение активности ферментов гликолиза (гексокиназы), пентозофосфатного пути (глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, 6-фосфоглюконатдегидрогеназы) (Chugh, Sawhney, 1999) и цикла Кребса (малатдегидрогеназы) (Mattioni et al.,

1997). Полагают, что низкая активность ферментов при действии металла вызвана изменениями в их структуре вследствие взаимодействия ионов кадмия с SH-группами молекул белков (Van Assche, Glijsters, 1990), а также замедлением синтеза этих белков *de novo* (Chugh, Sawhney, 1999). Помимо этого, снижение дыхания в присутствии кадмия может быть связано с необратимой деполаризацией мембран, ингибированием активности Н⁺-АТФазы плазмалеммы и с редуцией запасаания АТФ (Pavlovkin et al., 2006).

Однако в целом, дыхание, по сравнению с другими физиологическими процессами, очевидно, является наиболее устойчивым к действию кадмия процессом.

Водный режим. Важную роль в жизнедеятельности растений и формировании их продуктивности играет водный режим, нарушение которого может приводить к значительным потерям урожая зеленой массы и зерна. Поддержание в клетках и тканях определенного уровня водного баланса является обязательным условием не только нормального роста и развития растений, но и их устойчивости к факторам внешней среды (Barceló, Poschenrieder, 1990). По сравнению с фотосинтезом, действие кадмия на водный обмен растений, и, в частности, злаков, изучено в меньшей степени, хотя предполагают, что его нарушение под влиянием металла является одной из главных причин его фитотоксичности (Vassilev et al., 1998).

Видимым симптомом нарушения водного режима в листьях растений в присутствии кадмия является снижение их тургора, что может быть связано со снижением эластичности клеточных стенок сосудов, обусловленным частичным заме-

щением кальция (Barceló, Poschenrieder, 1990) и с изменением проницаемости мембран (Kovačević et al., 1999). Кроме того, уменьшение размеров корневой системы и числа корневых волосков приводит к снижению всасывающей поверхности корня и, как следствие, к уменьшению содержания воды в клетках (Barceló, Poschenrieder, 1990; Veselov et al., 2003).

Одной из важных причин негативного действия кадмия на растения является замедление скорости транспирации. Подобный эффект был обнаружен у целого ряда культурных видов злаков (табл. 3), а также у *Lolium mitiforum* и *L. perenne* (Jia et al., 2010). Поскольку уровень транспирации коррелирует с устьичной проводимостью (Smýkalová, Zámečniková, 2003), то его уменьшение при действии кадмия является в первую очередь результатом закрытия устьиц (Pietrini et al., 2003). Механизм закрытия устьиц в присутствии кадмия до конца не ясен. Высказано предположение, что он связан с возрастанием количества АБК в замыкающих клетках или с изменением в регуляции К⁺-каналов в замыкающих клетках (Perfus-Barbeoch et al., 2002). Закрытие устьиц может приводить и к другим отрицательным последствиям, в частности, к снижению ассимиляции СО₂ и индукции окислительного стресса (Asada, 1999).

Замедление транспирации у растений, произрастающих на почвах с высоким уровнем загрязнения кадмием, связано также с уменьшением числа и размеров сформированных устьиц, что, в частности, было обнаружено у ячменя и *Setaria viridis* при действии металла в концентрации 100 мкМ (Казнина и др., 2012). Конкретный механизм влияния кадмия на формирование устьичного аппарата к настоящему времени почти не изучен.

Таблица 3. Влияние кадмия на интенсивность транспирации некоторых видов культурных злаков

Вид	Концентрация металла, мкМ	Экспозиция, сут	Интенсивность транспирации, % от контроля	Источник
<i>Hordeum vulgare</i>	10	3	45	Smýkalová, Zámečniková, 2003 Vassilev et al., 1998 Казнина и др., 2011 Vassilev et al., 2004 Vassilev et al., 2004
	54	12	87	
	100	4	76	
	250	10	88	
	500	10	77	
<i>Oryza sativa</i>	18	1	92	Uraguchi et al., 2009 Hsu et al., 2003
	500	3	50	
<i>Triticum aestivum</i>	40	2 ч	43	Veselov et al., 2003 Ci et al., 2010 Bishnoi et al., 1993
	50	9	62	
	500	4	87	
<i>Zea mais</i>	450	2 ч	75	Bazzaz et al., 1974

Высказано лишь предположение о его ингибирующем действии на деление протодермальных клеток-предшественниц на две замыкающие клетки (Bergmann, 2004).

Водный дефицит, вызванный кадмием, запускает у злаков действие целого ряда механизмов, которые дают возможность растениям выживать в неблагоприятных условиях. Так показано, что у кукурузы, пшеницы и ячменя в зависимости от степени воздействия стрессора возможны следующие механизмы восстановления водного баланса: быстрое закрытие устьиц, повышение гидравлической проводимости тканей растений, активное накопление осмолитов в клетках листа (Веселов, 2009). Выявлены также отчетливо выраженные межвидовые различия в поддержании водного режима. Например, у растений ячменя доминирует транспорт воды через мембраны клеток, а гидравлическая проводимость определяется активностью аквапоринов (Steudle, Jeschke, 1983). У кукурузы в норме доминирует транспорт по межклетникам, поэтому закрытие устьиц приводит к снижению гидравлической проводимости. Поддержанию же транспирационного потока способствует повышение количества аквапоринов (Веселов, 2009; Steudle, 2000).

Нельзя исключить, что снижение скорости транспирации у растений может быть также связано с уменьшением под влиянием металла размеров корневой системы (Punz, Sieghardt, 1993) и/или снижением количества и диаметра сосудов ксилемы (Barceló, Poschenrieder, 1990).

В целом, водный режим у злаков довольно устойчив к действию кадмия, однако его нарушение в присутствии высоких концентраций кадмия является одной из важных причин его токсичности для растений.

ВЛИЯНИЕ КАДМИЯ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ЗЛАКОВ

Результатом ингибирующего действия кадмия на физиологические процессы является снижение продуктивности и ухудшение качества растениеводческой продукции у растений семейства Poaceae (Vassilev et al., 1996).

В первую очередь рассмотренные выше нарушения в жизнедеятельности растений проявляются в уменьшении накопления биомассы. В частности, у целого ряда культурных видов злаков отмечено снижение сырой и сухой биомассы надземной части растений при их выращивании

в условиях повышенного содержания кадмия в корнеобитаемой зоне (табл. 4). Под влиянием металла снижается биомасса и у многолетних дикорастущих видов злаков, используемых в кормопроизводстве – *Agropyron repens*, *Arrhenatherum elatius*, *Bromopsis japonicus*, *Dactylis glomerata* (Атабаева, 2007), *Lolium mitiformum* и *L. perenne* (Jia et al., 2010).

Важной причиной снижения продуктивности надземной биомассы у злаков является негативное воздействие кадмия на рост листьев и интенсивность фотосинтеза. Как и у большинства других видов, у растений семейства Poaceae вклад листьев в фотосинтетическую деятельность является основным, поэтому их суммарная поверхность тесно коррелирует с продуктивностью (Dofing, 1997). Особую роль при этом играет флаговый лист, который у злаков является главным поставщиком ассимилятов в колос и участвует в формировании и созревании зерна. Уменьшение его площади может приводить к частичной потере урожая семян.

Продуктивность надземной биомассы и семян у злаков зависит не только от продуктивности главного побега, но и от числа сформировавшихся боковых побегов. Обнаружено, что кадмий оказывает отрицательное влияние и на этот параметр. Так в присутствии кадмия уменьшалось число боковых побегов у озимого ячменя (Vassilev et al., 2002), овса и ярового ячменя (Батова и др., 2012). Вместе с тем, у дикорастущих видов, например у *Setaria viridis*, в присутствии металла в концентрации 100 мкМ оно, наоборот, увеличивалось, что, по-видимому, является компенсаторной реакцией растений в ответ на вызванное кадмием уменьшение размеров колоса и свидетельствует о более высокой металлоустойчивости этого вида (Казнина и др., 2006).

Вопрос о влиянии кадмия на семенную продуктивность злаков в настоящее время изучен в гораздо меньшей степени, чем его воздействие на накопление биомассы. Тем не менее известно, что в присутствии повышенных концентраций металла в субстрате значительно снижается урожай семян у растений пшеницы (Ильин и др., 1985), уменьшается число семян в колосе у овса (Батова и др., 2012) и озимого ячменя (Vassilev et al., 1996), снижается их биомасса. У ярового ячменя с повышением концентрации кадмия в субстрате уменьшается длина и биомасса колоса, снижается также количество колосков в колосе, что отрицательно сказывается как на потенциальной,

Таблица 4. Влияние кадмия на накопление надземной биомассы у некоторых культурных видов злаков

Вид	Концен-тра-ция, мкМ	Экспозиция, сут	Биомасса побега, % от контроля	Источник
Сырая биомасса				
<i>Avena sativa</i>	100	7	70	Astolfi et al., 2004
<i>Hordeum vulgare</i>	50	7	56	Таланова и др., 2001
	100	10	53	Brune et al., 1995
<i>Secale cereale</i>	50	14	50	Wójcik, Tukiendorf, 1999
	250	14	22	Wójcik, Tukiendorf, 1999
<i>Triticum aestivum</i>	50	14	63	Wójcik, Tukiendorf, 1999
	250	14	30	Wójcik, Tukiendorf, 1999
	500	7	58	Ouzounidou et al., 1997
<i>Zea mays</i>	25	14	76	Krantev et al., 2008
	50	14	45	Wójcik, Tukiendorf, 1999
	100	30	64	Puertas-Mejia et al., 2010
	100	14	33	Wójcik, Tukiendorf, 2005
	250	14	15	Wójcik, Tukiendorf, 1999
Сухая биомасса				
<i>Avena sativa</i>	100	7	80	Astolfi et al., 2004
<i>Hordeum vulgare</i>	10	14	87	Smýkalová, Zámečnicková, 2003
	100	30	56	Puertas-Mejia et al., 2010
	500	5	66	Demirevska-Kepova et al., 2006
<i>Oryza sativa</i>	100	4	50	He et al., 2007
	500	2	90	Hsu et al., 2003
<i>Triticum aestivum</i>	50	24	60	Ci et al., 2010
	1000	7	56	Kovačević et al., 1999
<i>Zea mays</i>	100	30	67	Puertas-Mejia et al., 2010

так и на реальной семенной продуктивности растений (Титов и др., 2002).

Важно также и то, что высокие концентрации кадмия не только снижают накопление надземной биомассы и семенную продуктивность злаков, но и ухудшают качество урожая, уменьшая количество важных питательных элементов, незаменимых аминокислот, витаминов, снижают содержание белка (Покровская, 1995). Кроме того, как уже упоминалось выше, металл, поступая в растения, накапливается в надземной биомассе и зерне, что создает потенциальную угрозу здоровью человека и животных (Vassilev et al., 1996).

В целом, резкое подавление ростовых процессов, замедление развития, уменьшение фотосинтезирующей поверхности, торможение скорости фотосинтеза и, соответственно, снижение количества ассимилятов, а также нарушение водного режима, наблюдаемое у злаков под влиянием кадмия, приводит к снижению биомассы растений, уменьшению урожая семян и ухудшению их качества.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди цветковых растений семейство Poaceae занимает особое положение. Оно определяется не только их огромной хозяйственной ценностью, но и важной ценотической ролью в формировании травянистых фитоценозов практически во всех климатических зонах. Поэтому изучение устойчивости культурных и дикорастущих представителей этого семейства к одному из наиболее сильно действующих абиотических факторов внешней среды – тяжелым металлам – является крайне важной и актуальной научной задачей.

Сопоставление данных по устойчивости к кадмию растений семейства Poaceae с представителями других крупных семейств – Asteraceae, Brassicaceae, Fabaceae (не учитывая видов-гипераккумуляторов) – позволяет говорить об относительно высокой металлоустойчивости злаков, которая обеспечивается как общими механизмами адаптации, характерными для большинства видов растений, так и некоторыми специфическими, свойственными только представителям

этого семейства. Например, выделение корнями злаков фитосидерофоров и пропитывание клеточной стенки эндодермы силикатами способствует снижению поступления токсичных ионов в растение, а наличие в плазмалемме клеток корня дополнительных белков-транспортеров (TaTM 20), обеспечивает выведение кадмия из цитозоля. Помимо этого, у злаков, в отличие от других видов растений, имеется эффективный «барьер», ограничивающий поступление кадмия в листья. Таким барьером являются узлы стебля, где удерживается значительное количество поступивших в надземные органы токсичных ионов. Необходимо отметить еще один важный механизм адаптации, позволяющий, в частности, дикорастущим видам злаков, не только успешно произрастать на почвах с высоким уровнем загрязнения кадмием, но и сохранять высокий репродуктивный потенциал – усиление в присутствии металла в окружающей среде процесса побегообразования.

Вместе с тем, среди представителей самого семейства существуют значительные межвидовые различия по устойчивости к кадмию. При этом наибольшей устойчивостью характеризуются дикорастущие многолетние злаки. Их способность расти и развиваться в условиях повышенного содержания кадмия в почве, помимо прочего, вызывает большой интерес с точки зрения их возможного использования в целях фитостабилизации загрязненных металлом территорий. Последняя является важной частью технологии фиторемедиации, которая основана на способности растений поддерживать относительно низкую концентрацию металлов в почве за счет их активного поглощения корнями (Прасад, 2003). Культурные виды злаков в целом менее устойчивы к действию кадмия. Но и среди них также выделяются виды с разной степенью устойчивости. Например, кукуруза по целому ряду физиологических параметров менее устойчива к металлу, тогда как ячмень является одним из наиболее устойчивых видов. На основании литературных данных, приведенных в обзоре, наиболее широко культивируемые виды злаков (без учета сортовых особенностей) можно условно разделить по устойчивости к кадмию на три группы: 1) виды с относительно высокой устойчивостью – *Avena sativa* и *Hordeum vulgare*, 2) среднеустойчивые – *Oryza sativa*, *Secale cereale* и *Triticum aestivum* и 3) виды с низкой устойчивостью – *Zea mays*.

Как показывают результаты исследований разных авторов, кадмий вызывает у злаков многочисленные изменения физиологических процессов. В высоких концентрациях он индуцирует хлороз листьев, снижение количества фотосинтетичес-

ких пигментов и ингибирует многие фотосинтетические реакции. Оказывая негативное влияние на устьичный аппарат и интенсивность транспирации, кадмий нарушает водный обмен растений. При повышении его содержания в органах растений до концентраций, близких к пороговым, замедляется дыхание. Эти и другие изменения основных физиологических процессов сопровождаются торможением роста и развития растений и приводят, в конечном счете, к значительному снижению их продуктивности.

Проведенный нами анализ литературы позволяет также сопоставить устойчивость к кадмию отдельных физиологических процессов. В частности, при содержании металла в корнеобитаемой зоне в диапазоне концентраций 100–500 мкМ и экспозиции близкой к недельной у культурных видов злаков (как у более изученных) наиболее устойчивыми к кадмию проявляют себя процессы дыхания и транспирации, а наименее устойчивым является рост. В обобщенном виде сравнительный ряд по устойчивости к кадмию наиболее изученных в этом плане физиологических процессов можно представить так: дыхание > водный обмен > фотосинтез > развитие > рост, при этом понимая, что при изменении условий проведения эксперимента последовательность может быть иной.

Следует подчеркнуть, что предложенное нами ранжирование видов Poaceae и физиологических процессов по их устойчивости к кадмию носит очень условный и предварительный характер, поскольку полученные разными авторами результаты во многих случаях трудно сопоставимы. Это, прежде всего, связано со значительными различиями в методике проведения экспериментов. В частности, с разными концентрациями металла, неодинаковыми способами обработки им растений, разными экспозициями и т.д. Различаются также объекты исследований (виды, сорта, генотипы), возраст и фаза развития изучаемых растений. В итоге, несмотря на большое количество публикаций и значительный прогресс, который достигнут за последние годы в изучении металлоустойчивости растений, и в частности злаков, по-прежнему довольно сложно сделать какие-то более широкие обобщения, что, на наш взгляд, существенно снижает эффективность проводимых исследований. Тем не менее, наша попытка сопоставления устойчивости к кадмию разных видов культурных злаков и разных физиологических процессов, при всей ее условности, будет, как мы надеемся, способствовать более глубокому пониманию механизмов его токсического воздействия на растения, а также механизмов, обеспечивающих их металлоустойчивость. Помимо

этого, ранжирование по устойчивости к кадмию разных видов культурных злаков представляется полезным с точки зрения выбора объектов исследования при решении тех или иных научных задач, а также в плане подбора культур для выращивания на почвах, потенциально подверженных риску загрязнения кадмием.

В целом, степень влияния кадмия, как и других тяжелых металлов, на основные физиологические процессы и продуктивность злаков прежде всего определяется концентрацией металла в окружающей среде. При его невысоких концентрациях, наблюдаемые в растении изменения во многих случаях носят неповреждающий и обратимый характер. Более того, согласованность основных физиологических процессов при этом может сохраняться, а иногда даже наблюдается интенсификация части из них. В присутствии кадмия в концентрациях, превышающих определенные пороговые значения (величина которых зависит от биологических особенностей вида и сопутствующих условий), в клетках и тканях растения происходят необратимые структурные и функциональные нарушения, наблюдается рассогласование отдельных биохимических реакций и физиологических процессов, вследствие чего рост и развитие растений прекращаются, и во многих случаях это приводит к гибели растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атабаева С.Д., Сарсенбаев Б.А., Кенжебаева Ш.К. и др.* Действие меди и кадмия на рост некоторых диких злаковых растений // Биотехнология. Теория и практика. 2002. №2. С. 111–118.
- Атабаева С.Д.,* Физиолого-биохимические основы действия тяжелых металлов на растения // Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. Республика Казахстан. Алматы: Ин-т биологии и биотехнологии растений, 2007. 38 с.
- Батова Ю.В., Лайдинен Г.Ф., Казнина Н.М., Титов А.Ф.* Влияние загрязнения кадмием на рост и семенную продуктивность однолетних злаков // Агрехимия. 2012. № 6. С. 79–83.
- Безель В.С., Жуйкова Т.В.* Химическое загрязнение среды: вынос химических элементов надземной фитомассой травянистой растительности // Экология. 2007. № 4. С. 259–267.
- Веселов Д.С.* Рост растяжением и водный обмен в условиях дефицита воды // Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. Уфа: ГОУ ВПО Башкирский гос. ун-т, 2009. 47 с.
- Гармаш Е.В., Головки Т.К.* Влияние кадмия на рост и дыхание ячменя при двух температурных режимах выращивания // Физиол. растений. 2009. Т. 56. № 3. С. 382–387.
- 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 // Физиол. растений. 2003. Т. 50. № 3. С. 445–454.
- Ильин В.Б., Гармаш Г.А., Гармаш Н.Ю.* Влияние тяжелых металлов на рост, развитие и урожайность сельскохозяйственных культур // Агрехимия. 1985. № 6. С. 90–100.
- Казнина Н.М.* Влияние свинца и кадмия на рост, развитие и некоторые другие физиологические процессы однолетних злаков (ранние этапы онтогенеза): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Петрозаводск: Ин-т биологии Карельского научного центра РАН, 2003. 23 с.
- Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф., Титов А.Ф.* Влияние кадмия на апикальные меристемы стебля растений ячменя // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 6. С. 444–448.
- Казнина Н.М., Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф., Батова Ю.В.* Влияние кадмия на некоторые физиологические показатели растений ячменя в зависимости от их возраста // Тр. КарНЦ РАН. 2010. № 2. С. 27–31.
- Казнина Н.М., Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф., Батова Ю.В.* Влияние кадмия на водный обмен растений ячменя // Тр. КарНЦ РАН. 2011. № 3. С. 57–61.
- Куперман Ф.М.* Морфофизиол. растений // М.: Высшая школа, 1968. 223 с.
- Лайдинен Г.Ф., Казнина Н.М., Батова Ю.В., Титов А.Ф.* Способность к накоплению кадмия у *Bromopsis inermis* и *Setaria viridis* (Poaceae) // Раст. ресурсы. 2011. Вып. 3. С. 64–72.
- Покровская С.Ф.* Регулирование поведения свинца и кадмия в системе почва-растение. М.: Наука, 1995. 51 с.
- Прасад М.Н.* Практическое использование растений для восстановления экосистем, загрязненных металлами // Физиол. растений. 2003. Т. 50. № 5. С. 768–780.
- Серегин И.В., Иванов В.Б.* Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиол. растений. 2001. Т. 48. № 4. С. 606–630.
- Таланова В.В., Титов А.Ф., Боева Н.П.* Влияние возрастающих концентраций тяжелых металлов на рост проростков ячменя и пшеницы // Физиол. растений. 2001. Т. 48. № 1. С. 119–123.
- Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф., Казнина Н.М.* Влияние высоких концентраций кадмия на рост и развитие ячменя и овса на ранних этапах онтогенеза // Агрехимия. 2002. № 9. С. 61–65.
- Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф.* Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2007. 170 с.

- Титов А.Ф., Казнина Н.М., Шалыго Н.В. и др. Устойчивость растений семейства Роасеае к кадмию // Материалы Всерос. конф. «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» П-ск: Карельский НЦ РАН, 2008. С. 129–131.
- Цвелев Н.Н. Злаки СССР. М.: Наука, Ленингр. отд., 1996. 788 с.
- Ягодин Б.А., Виноградова С.Б., Говорина В.В. Кадмий в системе почва-удобрения-растения-животные организмы и человек // Агрехимия. 1989. № 5. С. 118–130.
- Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygen and dissipation of excess photons // Ann. Rev. Plant Physiol. and Plant Mol. Biol. 1999. V. 50. P. 601–639.
- Astolfi S., Zuchi S., Passera C. Effect of cadmium on the metabolic activity of *Avena sativa* plants grown in soil or hydroponics culture // Biol. Plant. 2004. V. 48. № 3. P. 413–418.
- Baker A.J.M. Accumulators and excluders strategies in the response of plants to heavy metals // J. Plant Nutr. 1981. V. 3. № 1/4. P. 643–654.
- Barceló J., Poschenrieder C. Plant water relations as affected by heavy metal stress: A review // J. Plant Nutr. 1990. V. 13. P. 1–37.
- Bazzaz F.A., Rolfe G.L., Windle P. Effect of Cd on photosynthesis and transpiration of excised leaves of corn and sunflower // J. Environ. Qual. 1974. V. 3. P. 156–157.
- Belouchi A., Kwan T., Gros P. Cloning and characterization of the OsNramp family from *Oryza sativa*, a new family of membrane proteins possibly implicated in the transport of metal ions // Plant Mol. Biol. 1997. V. 29. P. 1081–1096.
- Bergmann D.C. Integrating signals in stomatal development // Plant Biol. 2004. V. 6. P. 26–32.
- Bishnoi N.R., Sheoran I.S., Singh R. Influence of cadmium and nickel on photosynthesis and water relations in wheat leaves of different insertion level // Photosynthetica. 1993. V. 28. № 3. P. 473–479.
- Breskle S.W. Growth under stress: heavy metals // Plant root the hidden half. Marsel Deccer., 1991. P. 351–373.
- Brune A., Urbach W., Dietz K.-J. Differential toxicity of heavy metals is partly related to a loss of preferential extraplasmatic compartmentation: A comparison of Cd-, Mo-, Ni-, and Zn-stress // New Phytol. 1995. V.129. P. 403–409.
- Chen F., Dong J., Fang W. et al. Identification of barley genotypes with low grain Cd accumulation and its interaction with four microelements // Chemosphere. 2007. V. 67. P. 2082–2088.
- Chugh L.K., Sawhney S.K. Effect of cadmium on activities of some enzymes of glycolysis and pentose phosphate pathway in pea // Biol. Plant. 1999. V. 42. № 3. P. 401–407.
- Ci D., Jiang D., Wollenweber B. et al. Cadmium stress in wheat seedlings: growth, cadmium accumulation and photosynthesis // Acta Physiol. Plant. 2010. V. 32. P. 365–373.
- Clemens S., Palmgren M.G., Krämer U. A long way ahead: understanding and engineering plant metal accumulation // Trends Plant Sci. 2002. V. 7. № 7. P. 309–315.
- Clemens S. Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants // Biochem. 2006. V. 88. P. 1707–1719.
- Demirevska-Kepova K., Simova-Stoilova L., Petrova-Stoyanova Z., Feller U. Cadmium stress in barley: growth, leaf pigment and protein composition and detoxification of reactive oxygen species // J. Plant Nutr. 2006. V. 29. P. 451–468.
- Dofing S.M. Ontogenetic evaluation of grain yield and time to mature in barley // Agron. J. 1997. V. 89. P. 685–690.
- Fujimaki S., Suzui N., Ishioka N.S. et al. Tracing cadmium from culture to spikelet: noninvasive imaging and quantitative characterization of absorption, transport and accumulation of cadmium in an intact rice plant // Plant Physiol. 2010. V. 152. P. 1796–1806.
- Gaidos E., Lévai L., Veres S., Kovács B. Effect of biofertilizers on maize and sunflower seedlings under cadmium stress // Commun. in Soil Sci and Plant Analysis. 2012. V. 43. P. 272–279.
- Geras'kin S.A., Kim J.K., Dikarev V.G. et al. Cytogenetic effect of radioactive or chemical contamination on spring barley intercalary meristem cells // G. Arapis et al. (eds.), Ecotoxicology. Ecol. Risk Assess. Multiple Stressors. Springer, 2006. P. 243–254.
- Greger M., Löfstedt M. Comparison of uptake and distribution of cadmium in different cultivars of bread and durum wheat // Crop. Sci. 2004. V. 44. P. 501–507.
- Gunnarsson O. Heavy metals in fertilizers do they cause environmental and health problems? // Fertil. Agric. 1983. № 85. P. 27–42.
- Hall J.L. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance // J. Exp. Bot. 2002. V. 53. № 366. P. 1–11.
- Hall J.L., Williams L.E. Transition metal transporters in plants // J. Exp. Bot. 2003. V. 54. P. 2601–2613.
- Harris N.S., Taylor G.J. Remobilization of cadmium in maturing shoots of near isogenic lines of durum wheat that differ in grains cadmium accumulation // J. Exp. Bot. 2001. V. 52. № 360. P. 1473–1481.
- Hart J.J., Welch R.M., Norvell W.A. et al. Characterization of cadmium binding, uptake and translocation in intact seedlings of bread and durum wheat cultivars // Plant Physiol. 1998 V. 116. P. 1413–1420.

- He J.Y., Zhu C., Ren Y.F. et al. Root morphology and cadmium uptake kinetics of the cadmium-sensitive rice mutant // *Biol. Plantarum*. 2007. V. 51. № 4. P. 791–794.
- Horváth G., Droppa M., Oravecz A. et al. Formation of the photosynthetic apparatus during greening of cadmium-poisoned barley leaves // *Planta*. 1996. V. 199. P. 238–243.
- Hsu Y.T., Kao C.H. Role of abscisic acid in cadmium tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings // *Plant Cell Environ*. 2003. V. 26. № 5. P. 867–874.
- Jahrmann T., Bastida M., Pineda M. et al. Studies on the function of *TM20*, a transmembrane protein present in cereal embryos // *Planta*. 2005. V. 222(1). P. 80–90.
- Jia, Y., Tang, S., Wang, R. et al. Effects of elevated CO₂ on growth, photosynthesis, elemental composition, antioxidant level, and phytochelatin concentration in *Lolium mutiflorum* and *Lolium perenne* under Cd stress // *J. Hazard. Mater*. 2010. V. 180. P. 384–394.
- Kim Y-Y., Yang Y-Y., Lee Y. Pb and Cd uptake in rice roots // *Physiol. Plant*. 2002. V. 116. P. 368–372.
- Kim Y., Kim D., Shim D., Song W. Expression of the novel wheat gene *TM20* confers enhanced cadmium tolerance to bakers yeast // *J. Biol. Chem*. 2008. V. 283. P. 15893–15902.
- Kitagishi K., Yamane I. Heavy metal pollution in soils of Japan. Japan Science. Tokyo: Society Press, 1981. 302 p.
- Kochian L.V. Molecular physiology of mineral nutrient acquisition, transport, and utilization. In B.B. Buchanan, W. Gruissem, R.L. Jones, eds. *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD, 2000. P. 1204–1249.
- Kovačević G., Kastori R., Merkulov L.J. Dry matter and leaf structure in young wheat plants as affected by cadmium, lead and nickel // *Biol. Plant*. 1999. V. 4. № 1. P. 119–123.
- Krantev A, Yordanova R, Janda T. et al. Treatment with salicylic acid decreases the effect of cadmium on photosynthesis in maize plants // *J. Plant Physiol*. 2008. V. 165. P. 920–931.
- Krupa Z., Moniak M. The stage of leaf maturity implicates the response of the photosynthetic apparatus to cadmium toxicity // *Plant Sci*. 1998. V. 138. P. 149–156.
- Krupa Z., Krupa M., Gruszecki W.I. Changes in chlorophyll spectral characteristics in rye seedlings grown under heavy metal stress // *Science Access. CSIRO*. 2008. Related article S36-008.
- Kubo K., Watanabe Y., Oyanagi A. et al. Cadmium concentration in grains of Japanese wheat cultivar: genotypic difference and relationship with agronomic characteristics // *Plant Prod. Sci*. 2008. V. 11. P. 243–249.
- Lee S., Jeong H.J., Kim S.A. et al. OsZIP 5 is a plasma membrane zinc transporter in rice // *Plant Mol. Biol*. 2010. V. 73. P. 507–517.
- Liu H., Zhang J., Christie P., Zhang F. Influence of iron plaque on uptake and accumulation of Cd by rice (*Oryza sativa* L.) seedlings grown in soil // *Sci. Total Environ*. 2008. V. 394. P. 361–368.
- Llamas A., Ullrich C.I., Sanz A. Cd²⁺ effect on transmembrane electrical potential difference, respiration and membrane permeability of rice (*Oryza sativa* L.) roots // *Plant Soil*. 2000. V. 219. P. 21–28.
- Lux A., Luxová M., Morita S. et al. Endodermal silicification in developing seminal roots of lowland and upland cultivars of rice (*Oryza sativa* L.) // *Canadian J. Bot*. 1999. V. 77. P. 955–960.
- 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.
- Malic D., Sheoran I.S., Singh R. Carbon metabolism in leaves of cadmium treated wheat seedlings // *Plant Physiol. Biochem*. 1992. V. 30. № 2. P. 223–229.
- Mattioni C., Gabrielli R., Vangronsveld J., Clijsters H. Nickel and cadmium toxicity and enzymatic activity in Ni-tolerant and non-tolerant populations of *Silene italica* (L.) Pers. // *J. Plant Physiol*. 1997. V. 150. P. 173–177.
- Moussa, H.R., El-Gamal S.M. Effect of salicylic acid pretreatment on cadmium toxicity in wheat // *Biol. Plant*. 2010. V. 54. P. 315–320.
- Myśliwa-Kurdziel B., Strzałka K. Influence of Cd(II), Cr(VI) and Fe(III) on early steps of de-etiolation process in wheat: fluorescence spectral changes of protochlorophyllide and newly formed chlorophyllide // *Agr. Ecosys. Environ*. 2004. V. 106. P. 199–207.
- Nocito F.F., Espen L., Crema B. et al. Cadmium induces acidosis in maize root cells // *New Phytol*. 2008. V. 179. P. 700–711.
- Ouzounidou G., Moustakas M., Eleftheriou E.P. Physiological and ultrastructural effects of cadmium on wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves // *Environ. Contamin. Toxicol*. 1997. V. 32. № 2. P. 154–160.
- Pagliano C., Raviolo M., Dalla Vecchia F. et al. Evidence for PSII donor-side damage and photoinhibition induced by cadmium treatment on rice (*Oryza sativa* L.) // *J. Photochem. Photobiol*. 2006. V. 84. P. 70–78.
- Pavlovkin J., Luxová M., Mistriková I., Mistrik I. Short- and long-term effects of cadmium on transmembrane electric potential (E_m) in maize roots // *Biol. Bratislava*. 2006. V. 61. № 1. P. 109–114.
- Pedas P., Schjoerring J.K., Husted S. Identification and characterization of zinc-starvation-induced ZIP transporters from barley roots // *Plant Physiol. Biochem*. 2009. V. 47. P. 377–383.
- Perfus-Barbeoch L., Leonhardt N., Vavasseur A., Forestier C. Heavy metal toxicity: cadmium permeates through

- calcium channels and disturbs the plant water status // *Plant J.* 2002. V. 32. P. 539–548.
- Pietrini F., Iannelli M.A., Pasqualini S., Massacci A.* Interaction of cadmium with glutathione and photosynthesis in developing leaves and chloroplasts of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel // *Plant Physiol.* 2003. V. 133. P. 829–937.
- Poschenrieder C., Gunse B., Barcelo J.* Influence of cadmium on water relations, stomatal resistance and abscisic acid content in expanding bean leaves // *Plant Physiol.* 1989. V. 90. P. 1365–1371.
- Puertas-Mejia M.A., Ruiz-Diez B., Fernández-Pascual M.* Effect of cadmium ion excess over cell structure and functioning of *Zea mays* and *Hordeum vulgare* // *Biochem. System. Ecol.* 2010. V.38. P. 285–291.
- Punz W.F., Sieghardt H.* The response of roots of herbaceous plant species to heavy metals // *Environ. Exp. Bot.* 1993. V. 33. P. 85–98.
- Ramos I., Esteban E., Lucena J.J., Gárate A.* Cadmium uptake and subcellular distribution in plants *Latuca sp.* Cd–Mn interaction // *Plant Sci.* 2002. V. 162. P. 761–767.
- Rausser W.E.* Structure and function of metal chelators produced by plants // *Cell Biochem. Biophys.* 1999. V. 31. P. 19–48.
- Römheld V., Awad F.* Significance of root exudates in acquisition of heavy metals from a contaminated calcareous soil by graminaceous species // *J. Plant Nutr.* 2000. V. 23. P. 1857–1866.
- Sarry J.E., Kuhn L., Ducruix C. et al.* The early responses of *Arabidopsis thaliana* cells to cadmium exposure explored by protein and metabolite profiling analyses // *Proteomics.* 2006. V. 6(7). P. 2180–2198.
- Schachtman D.P., Kumar R., Schroeder J.I., Marsh E.L.* Molecular and functional characterization of a novel low affinity cation transporter (LCT1) in higher plants // *Proc. Natl. Acad. Sci. (USA).* 1997. V. 94. P. 11079–11084.
- Schoefs B., Franck F.* Photochlorophyllide reduction: Mechanisms and evolution // *Photochem. Photobiol.* 2003. V. 78. P. 543–557.
- Shah K., Dubey R.S.* Cadmium elevates level of protein, amino acids and alters activity of proteolytic enzymes in germinating rice seeds // *Acta Physiol. Plant.* 1998. V. 20. № 2. P. 189–196.
- Shao Y., Jiang L., Zhang D. et al.* Effect of arsenic, cadmium and lead on growth and respiratory enzymes activity in wheat seedlings // *African J. Agricult. Res.* 2011. V. 6. № 19. P. 4505–4512.
- Sharma R.K., Agrawal M.* Biological Effects of Heavy Metals: An overview // *J. Environ. Biol.* 2005. V. 26 (3/4). P. 1–13.
- Sharma S.S., Dietz K.J.* The relationship between metal toxicity and cellular redox imbalance // *Trends Plant Sci.* 2009. V. 14. P. 43–50.
- Siedlecka A.* Some aspects of interactions between heavy metals and plant mineral nutrients // *Acta Soc. Bot. Pol.* 1995. V. 64. № 3. P. 262–272.
- Siedlecka A., Krupa Z.* Cd/Fe interaction in higher plants – its consequences for the photosynthetic apparatus // *Photosynthetica.* 1999. V. 36. № 3. P. 321–331.
- Smýkalová I., Zámečnicková B.* The relationship between salinity and cadmium stress in barley // *Biol. Plant.* 2003. V. 46. № 2. P. 269–273.
- Souza J.F., Rausser W.E.* Maize and radish sequester excess cadmium and zinc in different ways // *Plant Sci.* 2003. V. 165. P. 1009–1022.
- 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.
- Stuedle E., Jeschke W.D.* Water transport in barley roots // *Planta.* 1983. V. 158. P. 237–248.
- Stuedle E.* Water uptake by plants root: an integration of view // *Plant Soil.* 2000. V. 226. P. 45–56.
- Stiborova M., Doubravova M., Brezcinova A., Friedrich A.* Effect of heavy metal ions on growth and biochemical characteristics of photosynthesis of barley *Hordeum vulgare* L. // *Photosynthetica.* 1986. V. 20. P. 418–425.
- Stiborova M., Doubravova M., Brezcinova A.* Mechanism of action of Cu, Cd and Zn on ribulose 1,5-biphosphate carboxylase from barley (*H. vulgare* L.) // *Photosynthetica.* 1988. V. 22. P. 161–167.
- Tamas L., Bočová B., Huttová J. et al.* Cadmium-induced inhibition of apoplastic ascorbate oxidase in barley roots // *Plant Grow. Reg.* 2006. V. 48. P. 41–49.
- Tanaka K., Fujimaki S., Fujiwara T. et al.* Quantitative estimation of the contribution of the phloem in cadmium transport to grains in rice plants (*Oryza sativa* L.) // *Soil Sci and Plant Nutr.* 2007. V. 53. P. 72–77.
- Titov A.F., Talanova V.V., Boeva N.P.* Growth responses of barley and wheat seedlings to lead and cadmium // *Biol. Plant.* 1996. V. 38. № 3. P. 431–436.
- Ueno D., Kono I., Yokosho K. et al.* A major quantitative trait locus controlling cadmium translocation in rice (*Oryza sativa*) // *New Phytol.* 2009. V. 182. № 3. P. 644–653.
- Uraguchi S., Watanabe I., Yoshitomi A. et al.* Characteristics of cadmium accumulation and tolerance in novel Cd-accumulating crops, *Avena strigosa* and *Crotaria juncea* // *J. Exp. Bot.* 2006. V. 57. P. 2955–2965.
- 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.
- Van Assche F., Glijsters H.* Effects of metals on enzyme activity in plants // *Plant Cell Environ.* 1990. V. 13. № 1. P. 195–206.
- Vassilev A., Iordanov I., Chakakova E., Kerin V.* Effect of cadmium stress on growth and photosynthesis of

- young barley (*H. vulgare* L.) plants. II. Structural and functional changes in the photosynthetic apparatus // Bulg. J. Plant Physiol. 1995. V. 21. № 4. P. 12–21.
- Vassilev A., Kerin V., Atanassov P. Effect of cadmium pollution of soil upon productivity and seedling qualities of two winter barley (*H. vulgare* L.) cultivars // Bulg. J. Agricult. Sci. 1996. V. 2. P. 333–340.
- Vassilev A., Jordanov I., Tsonev T. Effect of Cd²⁺ on the physiological state and photosynthetic activity of young barley plants // Photosynthetica. 1997. V. 34. P. 293–302.
- Vassilev A., Berova M., Zlatev Z. Influence of Cd²⁺ on growth, chlorophyll content, and water relations in young barley plants // Biol. Plant. 1998. V. 41. № 4. P. 601–606.
- Vassilev A. Physiological and agroecological aspects of cadmium interactions with barley plants: an overview // J. Centr. Europ. Agric. 2002. V. 4. № 1. P. 65–74.
- Vassilev A., Lidon F., Scotti P. et al. Cadmium-induced changes in chloroplast lipids and photosystem activities in barley plants // Biol. Plant. 2004. V. 48. № 1. P. 153–156.
- Veselov D., Kudoyarova G., Symonyan M., Veselov St. Effect of cadmium on ion uptake, transpiration and cytokinin content in wheat seedlings // Bulg. J. Plant Physiol. 2003. Special issue. P. 353–359.
- Wójcik M., Tukiendorf A. Cd-tolerance of maize, rye and wheat seedlings // Acta Physiol. Plant. 1999. V. 21. № 2. P. 99–107.
- Wójcik M., Tukiendorf A. Cadmium uptake, localization and detoxification in *Zea mays* // Biol. Plant. 2005. V. 49. № 2. P. 237–245.
- Zhang G.P., Fukami M., Sekimoto H. Influence of cadmium on mineral concentration and yield components in wheat genotypes differing in Cd tolerance at seedling stage // Field Crops Res. 2002. V. 77. P. 93–98.

The Influence of Cadmium on Physiological Processes and Productivity of Poaceae Plants

N. M. Kaznina, A. F. Titov

Institute of Biology, Karelian Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

The analysis of literary data on the intake of cadmium in Poaceae plants and its accumulation in under- and aboveground organs of these plants was performed. The information about modern concepts of cadmium transport in plant tissues and cells and of some mechanisms limiting its income to leaves and grain of cereals is analyzed. The influence of cadmium on the main physiological processes and plant productivity is described. Based on the analysis carried out, some cultivated species of cereals and physiological processes are ranged according to their tolerance to cadmium.