

А. Ф. Титов, Н. М. Казнина, В. В. Таланова

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К КАДМИЮ



КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

А. Ф. Титов, Н. М. Казнина, В. В. Таланова

**УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К КАДМИЮ
(НА ПРИМЕРЕ СЕМЕЙСТВА ЗЛАКОВ)**

Учебное пособие

Петрозаводск
2012

УДК 582.542.11:581.5:546.48(075)

ББК 42.23

T45

T45 Титов А. Ф., Казнина Н. М., Таланова В. В. Устойчивость растений к кадмию (на примере семейства злаков): учебное пособие; Институт биологии Карельского научного центра РАН. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2012. 55 с.

ISBN 978-5-9274-0541-1

В учебном пособии рассматриваются наиболее важные аспекты влияния кадмия на растения на примере одного из наиболее крупных семейств покрытосеменных – *Poaceae* (Злаки). Дана краткая характеристика кадмию как химическому элементу, указаны основные источники его поступления в окружающую среду. В сжатой форме представлены современные данные, касающиеся поступления кадмия в растения, его транспорта и аккумуляции, а также влияния на основные физиологические процессы (рост и развитие, фотосинтез и дыхание, водный обмен и минеральное питание) и продуктивность растений. Описаны основные механизмы детоксикации кадмия в растениях. Для студентов высших учебных заведений, обучающихся по специальностям «биология» и «экология».

Рецензенты:

доктор биологических наук *Л. В. Ветчинникова*

кандидат биологических наук *О. Н. Лебедева*

Книга издана за счет средств Программы целевых расходов Президиума РАН «Поддержка молодых ученых»

УДК 582.542.11:581.5:546.48(075)

ББК 42.23

ISBN 978-5-9274-0541-1

© Титов А. Ф., Казнина Н. М., Таланова В. В., 2012

© Карельский научный центр РАН, 2012

© Институт биологии КарНЦ РАН, 2012

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|--|----|
| Введение | 5 |
| Глава 1. Кадмий и источники его поступления в окружающую среду | 7 |
| 1.1. Общая характеристика кадмия как химического элемента | 7 |
| 1.2. Основные источники поступления кадмия в окружающую среду | 9 |
| Глава 2. Поступление, передвижение и аккумуляция кадмия в растениях | 11 |
| 2.1. Поступление кадмия в растения | 11 |
| 2.2. Транспорт кадмия по растению | 12 |
| 2.3. Аккумуляция кадмия в органах растений | 14 |
| Глава 3. Влияние кадмия на рост и развитие растений | 17 |
| 3.1. Прорастание семян | 17 |
| 3.2. Рост корня и побега | 18 |
| 3.3. Фенологическое развитие растений и органогенез | 21 |
| Глава 4. Влияние кадмия на фотосинтез растений | 23 |
| 4.1. Содержание фотосинтетических пигментов | 24 |
| 4.2. Световая и темновая фазы фотосинтеза | 25 |
| Глава 5. Влияние кадмия на дыхание растений | 28 |
| Глава 6. Влияние кадмия на водный обмен растений | 30 |
| 6.1. Содержание воды в клетках и тканях | 30 |
| 6.2. Транспирация | 31 |
| Глава 7. Влияние кадмия на минеральное питание растений | 34 |
| 7.1. Содержание макроэлементов в растениях | 34 |
| 7.2. Содержание некоторых микроэлементов в растениях | 36 |
| Глава 8. Влияние кадмия на продуктивность растений | 38 |
| Глава 9. Основные механизмы детоксикации кадмия в растениях | 41 |
| 9.1. Связывание кадмия в корневой зоне | 41 |
| 9.2. Связывание кадмия в клеточной стенке и иммобилизация в плазмалемме | 41 |
| 9.3. Хелатирование кадмия в цитозоле клетки и его транспорт в вакуоль | 42 |
| Заключение | 47 |
| Рекомендуемая литература | 50 |
| Приложение | 54 |

СПИСОК ОСНОВНЫХ СОКРАЩЕНИЙ

АБК – абсцизовая кислота

АТФаза – аденозинтрифосфатаза

Белки-транспортеры:

ABC – ATP-binding cassette

LCT – low-affinity cation transporter

Nramp – natural resistance associated macrophage protein

ZIP – zinc iron permease

МТ – металлотионеины

ПДК – предельно допустимая концентрация

ФС I – фотосистема I

ФС II – фотосистема II

ФСА – фотосинтетический аппарат

ФХ – фитохелатины

ETR – скорость электронного транспорта

F_v/F_m – квантовая эффективность фотосистемы II

GSH – глутатион

qN – нефотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла

qP – фотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла

ВВЕДЕНИЕ

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. По данным Всемирной организации здравоохранения, среди поллютантов, оказывающих негативное влияние на человека, тяжелые металлы занимают второе место, уступая лишь пестицидам и значительно опережая такие известные загрязнители окружающей среды, как двуокись углерода и серы.

Среди тяжелых металлов одним из наиболее токсичных для всех живых организмов считается кадмий. На сегодняшний день во многих странах мира почвы, предназначенные для сельскохозяйственного производства, загрязнены этим металлом вследствие широкого применения высоких доз фосфорных удобрений и гербицидов, а также осадков сточных вод, содержащих в своем составе кадмий. Это существенно ограничивает их использование для выращивания продовольственных культур, поскольку кадмий не только поглощается корнями растений, но и способен перемещаться в надземные органы, в том числе в плоды и семена. Опасность кадмия усугубляется ещё и тем, что он накапливается в растении и сохраняет токсические свойства в течение длительного времени.

В данном учебном пособии рассматривается влияние кадмия на растения на примере одного из наиболее крупных семейств покрытосеменных растений – семейства *Poaceae* (Злаки). Злаки играют важную ценотическую роль – практически во всех типах растительности представители этого семейства занимают содоминирующее, а местами (луга, степи, саванны) – доминирующее положение в фитоценозах. Кроме того, злаки имеют чрезвычайно важное хозяйственное значение. В первую очередь, это основные зерновые культуры – рис, кукуруза, пшеница, рожь, сорго, овес, ячмень и другие, которые

составляют значительную часть рациона питания человека. Целый ряд видов этого семейства используются в качестве кормовых растений для домашних животных, многие из них являются основными компонентами естественных сенокосов и пастбищ. Необходимо отметить и такую важную роль дикорастущих злаков как их участие в восстановлении почв, нарушенных вследствие антропогенного воздействия. Последнее представляет особый интерес, так как загрязнение почв различными поллютантами приобрело в последние десятилетия характер крупномасштабной экологической проблемы.

Настоящее учебное пособие ставит целью ознакомить студентов с наиболее важными аспектами влияния кадмия на растения. В пособии дана характеристика кадмия как химического элемента, указаны основные источники его поступления в окружающую среду. В сжатой форме представлены современные данные, касающиеся поступления кадмия в растения, его транспорта и аккумуляции, а также влияния на основные физиологические процессы и продуктивность. Рассмотрены основные механизмы детоксикации кадмия в растении.

ГЛАВА 1

КАДМИЙ И ИСТОЧНИКИ ЕГО ПОСТУПЛЕНИЯ В ОКРУЖАЮЩУЮ СРЕДУ

1.1. Общая характеристика кадмия как химического элемента

Кадмий – элемент второй группы пятого периода периодической системы химических элементов Д. И. Менделеева, с атомным номером 48 и атомной массой 112,4. Обозначается символом Cd (лат. Cadmium, от греч. kadmeia – цинковая руда). Кадмий относится к редким рассеянными элементам: он содержится в виде изоморфной примеси во многих минералах и всегда в минералах цинка. В соединениях кадмий двухвалентен. По своим свойствам он близок цинку, но подвижнее его в различных средах и характеризуется большим сродством к сере. Известно всего лишь 6 кадмиевых минералов, которые являются чрезвычайно редкими: гринокит CdS (содержит 78 % Cd), хоулит CdS (60 % Cd), отавит $CdCO_3$ (70 % Cd), монтепонит CdO (87 % Cd), кадмоселит $CdSe$ (47 % Cd) и ксантохрит $CdS(H_2O)_x$ (77 % Cd). Основное же количество металла рассеяно в большом числе минералов (более 50), преимущественно в сульфидах цинка, свинца, меди, железа, марганца и ртути. Максимальная концентрация кадмия отмечена в минералах цинка. Его среднее содержание в земной коре составляет 0,13 мг/кг, в атмосфере – от 2 нг/м³ в сельской местности до 150 нг/м³ в районах нахождения промышленных предприятий.

В настоящее время кадмий и его соединения довольно широко используются в повседневной жизни. В первую очередь это связано с высокой устойчивостью металла к коррозии, что позволяет применять его в качестве антикоррозийного покрытия других металлов, в основном железа. Крепежные детали транспортных средств, различных металлических конструкций покрывают кадмием с целью

защиты их от коррозии. Кадмиевые электроды применяют в аккумуляторах и ртутно-кадмиевых гальванических элементах. Помимо этого кадмий используется для изготовления батареек многоразового использования, например, для мобильных телефонов. Широкое применение находят также соли кадмия. Так, стеарат кадмия служит в качестве термостабилизатора в поливинилхлоридных пластмассах. Сульфид и сульфоселенид кадмия применяются как желтый и красный красители, соответственно, в производстве пластмасс и красок. Сульфид кадмия употребляется также в фотоэлементах и солнечных батареях. Хлорид кадмия применяют в пиротехнике (для цветowych эффектов) и используют при окрашивании тканей. Краски на основе сульфита кадмия до сих пор используются в печати, росписи фарфора. Оксид кадмия входит в состав серебряных сплавов, люминесцентных покрытий, полупроводников и глазурей для стекла и керамики.

В организм человека кадмий поступает через легкие при вдыхании воздуха с повышенной концентрацией кадмиевой пыли и табачного дыма, а также через пищеварительный тракт с пищей и водой. Далее с током крови металл попадает в печень, а затем в почки, которые являются основными «депо» этого элемента и содержат от 30 до 60 % суммарного количества поступившего кадмия. Кадмий опасен для здоровья человека уже в относительно невысоких количествах (10 мкг в сутки). При повышении его содержания в организме возможны хронические отравления этим металлом, которые сопровождаются патологиями дыхательных путей, заболеваниями почек и печени, болями в мышцах, анемией. Отравление чрезмерной дозой кадмия вследствие употребления в пищу загрязненных металлом продуктов и воды приводит также к нарушению фосфорно-кальциевого обмена и снижению прочности костей. Пример массового хронического отравления кадмием с многочисленными смертельными исходами описан в конце 50-х гг. XX в. на территории Японии. У населения нескольких островов обнаружили случаи массового заболевания, которое местные жители прозвали «итай-итай» (дословно переводится «ой-ой, как больно!»). Симптомами болезни были необратимые поражения почек, сильные боли в мышцах, разрушение костной ткани. Оказалось, что повсеместное

распространение болезни и тяжелое ее протекание вызваны высокой загрязненностью кадмием территорий, на которых выращивали рис – основной источник питания населения. Заболевшие употребляли порядка 600 мкг кадмия ежедневно, тогда как уже 15 мкг этого металла достаточно для появления симптомов сильного отравления.

Опасность кадмия усугубляется еще и тем, что он медленно выводится из организма, поэтому его количество увеличивается с возрастом. Так, показано, что организм человека к пятидесяти годам способен накопить от 30 до 50 мг металла. При этом вызванные кадмием нарушения в организме человека необратимы и могут прогрессировать даже после прекращения контакта с ним.

1.2. Основные источники поступления кадмия в окружающую среду

В естественных условиях содержание кадмия в почве невелико, он попадает в природную среду в результате выщелачивания руд цветных металлов, а также разложения организмов, способных его накапливать. Встречаются и естественные геохимические аномалии, где почвы исходно обогащены кадмием, как например, в центральных районах Швеции.

Значительное же повышение его концентрации в окружающей среде является, как правило, результатом хозяйственной деятельности человека. В частности, основной источник поступления этого металла в почву и атмосферу – это производство полиметаллических руд, а также цветная металлургия, машиностроительная, электротехническая и химическая промышленности. Обнаружено, что на загрязненных почвах вблизи промышленных предприятий содержание кадмия может увеличиваться на 3–4 порядка и достигать тысячи и более мг/кг. Например, в почвах около одного из цинкоплавильных заводов в США концентрация кадмия достигает 1700 мг/кг почвы, тогда как по международным нормам ПДК для него составляет 10 мг/кг сухой массы почвы. Общее же мировое количество кадмия, поступающего в атмосферный воздух с выбросами предприятий, оценивается в 7–11 тыс. т/год. Большое

количество металла поступает в почву вместе со сточными водами промышленных предприятий.

Наряду с промышленностью, важным источником загрязнения окружающей среды кадмием является сельскохозяйственная деятельность, в частности агротехнические мероприятия, связанные с внесением минеральных удобрений. Содержание кадмия в фосфорных удобрениях колеблется от 0,3 до 179 мг/кг сухой массы, а ежегодное его поступление в почву составляет 10 г/га.

В организм человека кадмий поступает в основном с пищей. По данным Всемирной организации здравоохранения, суммарное суточное поступление металла составляет 10–50 мкг, половина которого – со злаковыми культурами. Помимо этого, накопление кадмия в организме человека связано с курением: одна сигарета содержит до 2 мкг металла.

В целом, содержание кадмия в окружающей среде обычно невелико. Основной же причиной возрастания его концентрации является хозяйственная деятельность человека. Поэтому в регионах с развитым промышленным и сельскохозяйственным производством, как правило, резко повышается опасность загрязнения окружающей среды избыточными количествами кадмия, что, в свою очередь, представляет собой серьезную угрозу здоровью человека и животных.

ГЛАВА 2

ПОСТУПЛЕНИЕ, ПЕРЕДВИЖЕНИЕ И АККУМУЛЯЦИЯ КАДМИЯ В РАСТЕНИЯХ

Кадмий является одним из наиболее подвижных тяжелых металлов. Он активно поглощается растениями, довольно быстро транспортируется в их надземные части, в том числе, в плоды и семена. Однако биологическая роль этого металла для высших растений пока не установлена.

2.1. Поступление кадмия в растения

Процесс поступления кадмия в клетки корня растений включает в себя: а) поступление металла из почвы или питательного раствора путем диффузии в свободное пространство клетки и адсорбцию катионов на клеточных стенках и б) передвижение ионов через плазмалемму в протопласт с участием АТФаз, транспортных белков и ионных каналов.

На интенсивность поступления кадмия большое влияние оказывают тип и свойства почвы: кислотность, содержание неорганических и органических веществ, наличие других ионов. Например, при снижении рН почвы с 7 до 5,5 содержание металла в корне райграсса возрастает в 4 раза. У всходов риса наибольшее его поглощение наблюдается в интервале рН 4,5–5,5. Кроме того, способность растений к поглощению кадмия во многом зависит от их видовых особенностей. В частности, среди культурных видов злаков в гораздо большей степени его поглощают рис, рожь и ячмень, и в меньшей степени – кукуруза и пшеница. Отметим, что способность к накоплению кадмия варьирует не только среди видов, но и среди сортов (генотипов). Так, достаточно большие различия в концентрации металла в надземных органах были обнаружены у разных сортов риса,

генотипов кукурузы, пшеницы, овса щетинистого и кроталярии ситниковой. Известно также, что линии твердой пшеницы аккумулируют больше кадмия, чем линии мягкой пшеницы.

Однако содержание кадмия в надземных частях растений зависит не только от активности поглощения металла клетками корня, но и скорости его транспорта по растению.

2.2. Транспорт кадмия по растению

Установлено, что транспорт кадмия по растению происходит довольно быстро. Например у риса, время, необходимое для радиального транспорта кадмия по тканям корня до ксилемы, составляет менее 10 минут с момента добавления металла в питательный раствор. Далее транспорт ионов в надземные органы осуществляется в составе ксилемного сока, в основном, в комплексе с органическими кислотами (цитратом и малатом) или аминокислотами (аспарагином, глутамином, гистидином). Передвижение металла по ксилеме является основным в корнях и листьях. При этом интенсивность процесса транспирации оказывает влияние как на поступление кадмия в растения, так и на скорость его передвижения по ксилеме.

Скорость движения кадмия из корня в побег также сравнительно высока. Например, радиоактивный Cd^{107} появляется в основании стебля риса уже через 1 час после помещения корней растений в питательный раствор, содержащий кадмий. Однако для поступления металла во влагиалища листьев и листовые пластинки необходимо более 36 часов от начала экспозиции, что связано с его задержкой в узлах стебля. Известно, что у злаков междоузлия стебля и узлы интенсивно накапливают кадмий. Кроме того, узлы стебля могут действовать в качестве так называемого направляющего пункта, способствуя перемещению ионов между ксилемой и флоэмой при их движении к флаговому листу или колосу.

Интересно, что кадмий является одним из немногих тяжелых металлов, способных к перемещению в генеративные органы злаков, что существенно увеличивает его опасность для человека и животных. При этом он может поступать в соцветие как по ксилеме из корня во время стадии созревания семян, так и по флоэме из

листьев (в большей степени из флагового листа) с потоком ассимилятов. Причем по флоэме в зерно, например у риса, поступает более 90 % кадмия.

В последнее десятилетие большой прогресс достигнут в понимании молекулярных механизмов транспорта кадмия в клетки растений. В частности, доказано, что через плазмалемму кадмий проходит при участии различных транспортных белков-переносчиков, протонных помп и ионных каналов, в том числе кальциевых и магниевых. Среди белков-переносчиков, осуществляющих транспорт кадмия в клетку у злаков, в частности у пшеницы, выявлены белки семейств Nramp (*Natural resistance associated macrophage protein*), ZIP (*Zinc iron permease*) и LCT (*Low-affinity cation transporter*).

Схематично поглощение и транспорт кадмия в растениях представлены на рис. 1.



Рис. 1. Поглощение и транспорт кадмия в растениях

2.3. Аккумуляция кадмия в органах растений

Большинство видов растений, в том числе представители семейства *Poaceae*, по классификации Бейкера (Baker, 1981) относятся к «исключателям», т. е. основное количество тяжелого металла, поступившего в растения, задерживается у них в корнях. Так, установлено, что содержание кадмия в корнях пшеницы в 20 раз выше, чем в побегах, и в 200 раз выше, чем в зерне. Эксперименты с дикорастущими видами злаков, с такими как кострец безостый, показали, что содержание кадмия в корнях в 5–20 раз выше, чем в побегах (рис. 2).

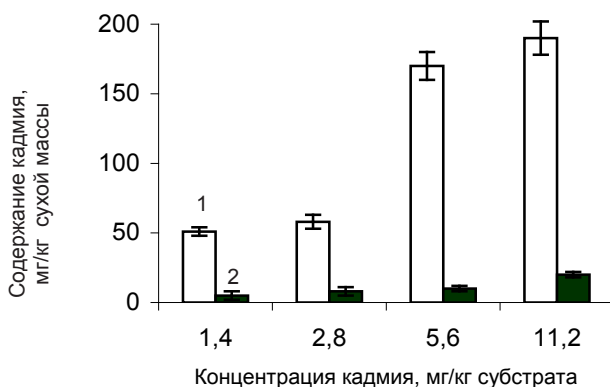


Рис. 2. Содержание кадмия в корнях (1) и побегах (2) растений костреца безостого в зависимости от его концентрации в почвенном субстрате (по: Лайдинен и др., 2011)

Преимущественное накопление кадмия в подземных органах обнаружено также и у других представителей культурных (кукуруза, пшеница, рожь, ячмень) и дикорастущих (ежа сборная, овсяница луговая, тимофеевка луговая) видов злаков. Тем не менее, с повышением концентрации металла в почве его содержание заметно увеличивается и в надземных органах.

Необходимо сказать, что проблема увеличения содержания кадмия в зерне хлебных злаков при выращивании 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. Однако при повышенных концентрациях металла в почве его содержание в зерне зачастую намного превышает этот показатель. Например, кадмий в гораздо больших количествах был обнаружен в зерне пшеницы, риса и ячменя при выращивании этих видов на почвах, содержащих металл. Предполагается, 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.

Вместе с тем установлено, что растения семейства *Poaceae* способны ограничивать поступление кадмия в надземные органы за счет ограничения загрузки токсичных ионов в ксилему как апопластическим, так и симпластическим путями. Замедление апопластического транспорта металла в ксилему возможно путем ускорения развития эндодермы и формирования поясков Каспари, а также образования слоя суберина (рис. 3) и лигнина в клетках эндодермы апекса корня.

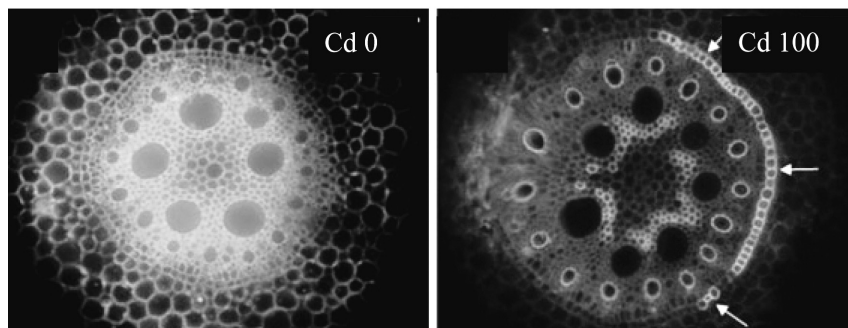


Рис. 3. Суберинизация клеток эндодермы корней кукурузы в присутствии кадмия (100 мкМ). Стрелками показан слой суберина (по: Lux et al., 2011)

Одним из важных барьеров на пути апопластического транспорта металла является клеточная стенка, которая способна снизить его проникновение в растения за счет связывания пектинами, увеличения ее суберинизации, изменения физико-химических свойств. Кроме того, клеточная стенка в присутствии кадмия может пропитываться силикатами, например у риса.

В целом поступление кадмия в растения представляет собой сложный и комплексный процесс, зависящий от многих факторов: почвенных, экологических, биологических. При этом растения, и в частности злаки, произрастающие на загрязненных кадмием почвах, несмотря на наличие целого ряда барьеров на пути транспорта металла, накапливают значительные его количества в подземных и надземных органах.

ГЛАВА 3

ВЛИЯНИЕ КАДМИЯ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Одним из основных и визуально сравнительно легко регистрируемых проявлений фитотоксичности кадмия является торможение роста растений и замедление их развития.

3.1. Прорастание семян

Первые фазы роста растений, в частности, фаза набухания семени и проклевывания корешка, менее чувствительны к присутствию кадмия, чем последующий рост проростков. Это связано с тем, что оболочка семян практически не проницаема для металла, и его проникновение в зародыш возможно только на заключительной стадии набухания семени, когда семенные покровы нарушаются. Есть данные, что относительно низкие концентрации металла не оказывают негативного действия на прорастание семян многих видов растений, однако, в присутствии высоких концентраций металла процесс прорастания существенно замедляется (например, для дикорастущих видов злаков при 10^{-3} М) или даже полностью останавливается (при 10^{-2} М) (табл. 1), что связано с непосредственным действием металла на процесс деления и растяжения клеток.

Таблица 1

Влияние кадмия на всхожесть семян (в %) дикорастущих видов семейства *Poaceae* (по: Титов и др., 2007)

| Вид | Контроль | Концентрация металла, М | | | |
|--------------------|----------|-------------------------|-----------|-----------|-----------|
| | | 10^{-5} | 10^{-4} | 10^{-3} | 10^{-2} |
| Кострец безостый | 89 ± 2,9 | 94 ± 1,2 | 87 ± 2,9 | 18 ± 4,6* | 0 |
| Пырей ползучий | 67 ± 2,9 | 70 ± 0,5 | 68 ± 0,5 | 37 ± 8,7* | 0 |
| Тимофеевка луговая | 94 ± 0,1 | 96 ± 1,2 | 90 ± 1,2* | 31 ± 4,0* | 0 |
| Щетинник зеленый | 85 ± 1,7 | 94 ± 1,2* | 91 ± 0,6 | 52 ± 1,2* | 0 |

Примечание. *Различия по отношению к контролю достоверны при $P < 0,05$.

Необходимо отметить, что способность семян прорасти в присутствии высоких концентраций кадмия является одним из критериев отбора видов растений для их использования в фитомелиорации (очистки с помощью растений) загрязненных металлом земель.

3.2. Рост корня и побега

У видов-«исключателей», к которым относятся и злаки, корень является самым важным барьером на пути транспорта кадмия по растению. Именно в корне инактивируется большая часть поступившего в растение металла, что считается основным механизмом их металлоустойчивости. Однако при повышении концентрации кадмия в корнеобитаемой зоне у растений тормозится рост корней: уменьшается их длина, количество боковых корней, отмирают корневые волоски, снижается биомасса. Подобные изменения в присутствии высоких концентраций металла отмечены как у представителей культурных видов злаков (кукурузы, овса, пшеницы, риса, ячменя), так и у дикорастущих видов (ежи сборной, костра японского, пырея ползучего, щетинника зеленого).

Как показывают исследования, торможение роста корня в присутствии кадмия связано с его непосредственным действием на деление и растяжение клеток. У растений замедляется интенсивность клеточных делений, уменьшается количество клеток на всех фазах митоза, увеличивается продолжительность фаз и всего митотического цикла. В основе отмеченных выше нарушений лежит высокое сродство ионов кадмия к сульфгидрильным группам белков веретена и ферментов, ответственных за прохождение митоза. Замедление в присутствии металла роста растяжением вызвано снижением эластичности клеточных стенок, обусловленным связыванием ионов металла с белками, входящими в состав клеточной стенки, повреждением структуры микротрубочек и нарушением водного режима клеток. Помимо этого, ингибирование кадмием роста растяжением может быть связано с нарушением проницаемости мембран вследствие возрастания перекисного окисления липидов и увеличения количества активных форм кислорода.

Отмеченные изменения в клетках корней приводят к снижению поглощения питательных веществ и воды, что негативно отражается

на росте, развитии и формировании продуктивности растений, а при высоких концентрациях металла может приводить к их гибели.

Наряду с торможением роста корня токсическое действие кадмия проявляется и в угнетении роста надземной части растений. При повышении содержания кадмия у злаков наблюдается уменьшение размеров стебля, сокращение числа междоузлий, снижение сырой и сухой биомассы, а также уменьшение размеров соцветия. Ингибирующее влияние тяжелых металлов на рост надземной части растений связывают как с непосредственным их воздействием на клеточное деление и растяжение, так и с нарушением общего метаболизма растений, подавлением деятельности корневой системы, нарушением минерального питания, а также с изменением гормонального баланса, в частности, с увеличением количества абсцизовой кислоты (АБК).

Повышение содержания кадмия в окружающей среде приводит к значительному уменьшению площади листовой пластинки, что является одной из причин снижения интенсивности фотосинтеза и транспирации. Заметное снижение размеров листьев в присутствии высоких концентраций кадмия обнаружено практически у всех видов растений, с которыми проводились подобные исследования. При этом с увеличением концентрации металла в корнеобитаемой среде уменьшаются (по сравнению с контролем) длина, ширина и площадь листовой пластинки, причем независимо от яруса листа (рис. 4).

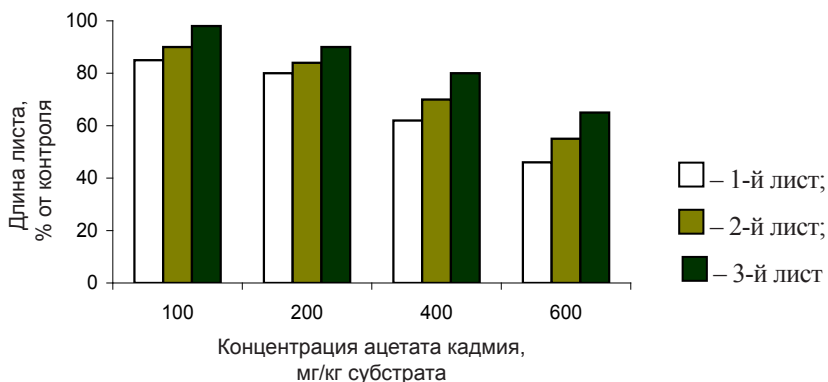


Рис. 4. Влияние кадмия на рост листьев у растений ячменя (по: Титов и др., 2007)

Как известно, рост листовой пластинки у злаков осуществляется благодаря функционированию интеркалярной меристемы, расположенной в основании листа. Доказано, что кадмий оказывает отрицательное действие на деление клеток интеркалярной меристемы, увеличивая в них частоту цитогенетических нарушений. Например, под влиянием металла (50 мг/кг субстрата) в клетках интеркалярной меристемы ячменя увеличивается количество аберрантных клеток и общее число аберраций.

В целом, кадмий оказывает сильное негативное влияние на рост растений семейства *Poaceae*, особенно выраженное в отношении корней, что является одной из главных причин снижения их продуктивности. При этом степень ингибирующего действия металла на показатели роста зависит от концентрации кадмия, продолжительности его воздействия и вида растений (табл. 2).

Таблица 2

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

| Вид | Концентрация металла, мкМ | Экспозиция, сут | Показатели роста, % от контроля |
|------------|---------------------------|-----------------|---------------------------------|
| Рост корня | | | |
| Кукуруза | 10 | 3 | 58 |
| | 50 | 14 | 40 |
| | 100 | 6 | 28 |
| | 100 | 14 | 38 |
| | 100 | 30 | 76 |
| | 250 | 14 | 10 |
| Пшеница | 50 | 14 | 60 |
| | 100 | 30 | 87 |
| | 250 | 14 | 25 |
| | 500 | 7 | 47 |
| | 1000 | 30 | 56 |
| Рожь | 50 | 14 | 55 |
| | 250 | 14 | 15 |
| Ячмень | 10 | 14 | 80 |
| | 54 | 12 | 64 |
| | 500 | 5 | 60 |
| | 1000 | 30 | 30 |

| Рост побега | | | |
|-------------|-----|----|----|
| Кукуруза | 10 | 3 | 48 |
| | 25 | 14 | 65 |
| Пшеница | 50 | 24 | 60 |
| | 100 | 7 | 60 |
| | 500 | 7 | 55 |
| Рожь | 100 | 11 | 77 |
| Ячмень | 10 | 14 | 80 |
| | 54 | 12 | 70 |
| | 500 | 5 | 67 |

3.3. Фенологическое развитие растений и органогенез

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 растение вообще не в состоянии перейти к генеративному развитию.

Однако влияние кадмия на фенологическое развитие растений обнаруживается лишь на довольно поздних фазах онтогенеза. На ранних фазах более четкую картину его негативного действия можно получить, наблюдая за органообразовательными процессами, проходящими в апикальных меристемах стебля.

Способность растения к постоянному росту связана с функционированием апикальных меристем корня и стебля. Именно в апикальных меристемах происходят процессы, определяющие дальнейший рост и морфогенез органов. Апикальная меристема стебля (конус нарастания, апекс) – часть верхушки побега до основания примордия, расположенного выше первого дифференцированного листового зачатка. У однолетних злаков рост растяжением начинается только после образования в конусе нарастания всех структурных элементов будущего растения. В силу этого, состояние меристемы уже на первых этапах развития отражает потенциальную продуктивность растений. Использование морфофизиологического метода исследований

(Куперман, 1968), основанного на изучении развития растений по состоянию апикальных меристем стебля, позволяет обнаружить негативное влияние кадмия на органогенез однолетних злаков, причем уже на ранних фазах онтогенеза. В частности, с увеличением концентрации ацетата кадмия до 200 мг/кг субстрата и выше заметно уменьшаются размеры апикальной меристемы и замедляются темпы органогенеза (рис. 5),

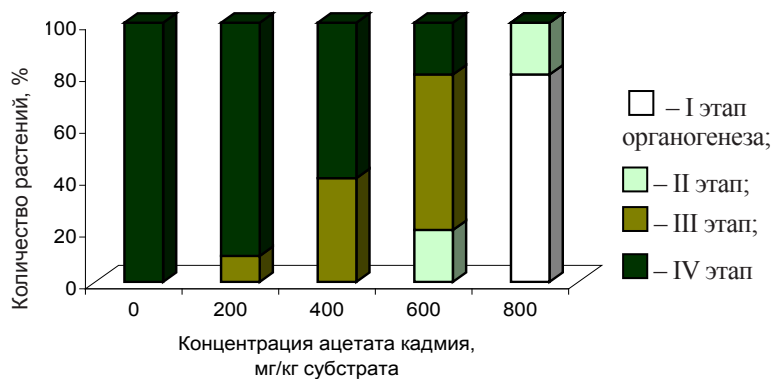


Рис. 5. Влияние кадмия на органогенез растений ячменя (по: Казнина и др., 2006)

что приводит к уменьшению количества закладываемых на конусе колосковых бугорков и, в дальнейшем, может снизить семенную продуктивность злаков.

Возможными причинами замедления роста и дифференциации апикальных меристем стебля в присутствии кадмия могут выступать как непосредственное воздействие металла на клеточное деление, так и его опосредованное влияние, связанное с уменьшением снабжения элементами минерального питания или нарушениями в фотосинтетическом аппарате растений. Потеря способности апикальной меристемы переходить в генеративное состояние в присутствии высоких концентраций кадмия обусловлена полным прекращением деления клеток.

ГЛАВА 4

ВЛИЯНИЕ КАДМИЯ НА ФОТОСИНТЕЗ РАСТЕНИЙ

Ключевым звеном в процессе формирования продуктивности растений является фотосинтез. Известно, что этот процесс отличается очень высокой чувствительностью к действию кадмия. Обнаружено сильное негативное действие металла на интенсивность фотосинтеза у разных видов растений, в том числе у представителей семейства *Poaceae* (табл. 3).

Таблица 3

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

| Вид | Концентрация металла, мкМ | Экспозиция, сут | Показатели, % от контроля |
|-----------------------------------|---------------------------|-----------------|---------------------------|
| Содержание хлорофиллов, $(a + b)$ | | | |
| Кукуруза | 25 | 14 | 52 |
| | 100 | 7 | 70 |
| Овес | 100 | 7 | 73 |
| | 100 | 14 | 75 |
| Пшеница | 100 | 30 | 91 |
| | 400 | 30 | 80 |
| | 500 | 4 | 66 |
| Рис | 500 | 7 | 50 |
| | 500 | 3 | 36 |
| Рожь | 100 | 11 | 63 |
| | 500 | 7 | 50 |
| Ячмень | 50 | 4 | 68 |
| | 54 | 12 | 80 |
| | 100 | 4 | 92 |
| | 250 | 10 | 90 |
| | 500 | 5 | 65 |
| | 500 | 10 | 82 |

| Интенсивность фотосинтеза | | | |
|---------------------------|-----|----|----|
| Кукуруза | 25 | 14 | 70 |
| Овес | 100 | 14 | 82 |
| Пшеница | 50 | 9 | 70 |
| | 100 | 30 | 91 |
| | 400 | 30 | 66 |
| | 500 | 4 | 80 |
| Ячмень | 10 | 3 | 60 |
| | 100 | 4 | 69 |
| | 250 | 10 | 94 |
| | 500 | 10 | 89 |

При этом показано, что снижение ассимиляции CO_2 связано как со структурными, так и функциональными изменениями в фотосинтетическом аппарате (ФСА) растений.

4.1. Содержание фотосинтетических пигментов

Одним из видимых симптомов кадмиевой токсичности в отношении ФСА растений выступает хлороз листьев. Появление хлороза связано в первую очередь с негативным действием кадмия на содержание зеленых пигментов. Снижение количества хлорофиллов *a* и *b* в присутствии металла отмечается в листьях многих культурных (см. табл. 3) и дикорастущих видов злаков. При этом 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 (рис. 6). Уменьшение количества зеленых пигментов в листьях растений в присутствии кадмия связано с подавлением биосинтеза хлорофилла, нарушением ультраструктуры хлоропластов, с изменениями в минеральном питании растений, главным образом с дефицитом железа.

Отрицательное влияние кадмия на фотосинтез проявляется и в снижении количества каротиноидов. Например, содержание этих пигментов заметно уменьшается в присутствии металла у растений ржи и ячменя. Кроме того, металл оказывает ингибирующее действие

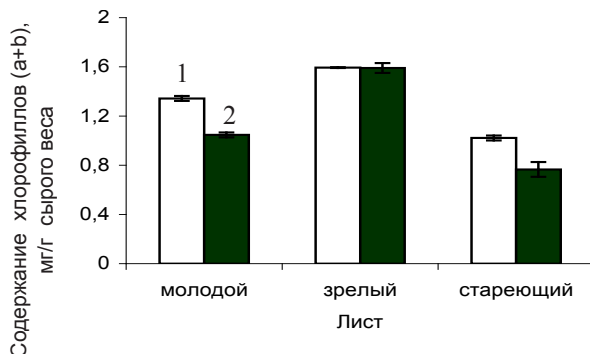


Рис. 6. Влияние кадмия (100 мкМ) на содержание хлорофиллов в листьях растений ячменя разного возраста:

1 – контроль; 2 – Cd²⁺

на антенную функцию каротиноидов вследствие нарушения структуры белков в светособирающих комплексах фотосистемы. Вместе с тем, в целом ряде исследований показано, что каротиноиды в листьях злаков менее подвержены токсическому воздействию кадмия по сравнению с зелеными пигментами.

4.2. Световая и темновая фазы фотосинтеза

Ингибирующее влияние кадмия на интенсивность фотосинтеза объясняется также его воздействием на световые реакции. В частности, в присутствии высоких концентраций металла снижается эффективность работы фотосистемы II (ФС II). Например, кадмий снижает квантовую эффективность ФС II (F_v/F_m) и скорость электронного транспорта (ETR) у растений кукурузы, пшеницы и риса. Считается, что одной из главных причин ингибирования кадмием ФС II является изменение состава липидов мембран тилакоидов. Имеются сведения и о повреждении кадмием светособирающих антенных комплексов реакционных центров ФС I и ФС II. У растений ячменя и щетинника зеленого в присутствии кадмия в концентрациях 80 и 160 мг/кг субстрата замедляется ETR, уменьшается коэффициент фотохимического тушения хлорофилла и несколько

возрастает коэффициент нефотохимического тушения (табл. 4). Вместе с тем величина F_v/F_m сохраняется практически неизменной, что свидетельствует об относительно высокой устойчивости ФСА этих злаков к кадмию.

Таблица 4

Влияние кадмия на активность фотосистемы II (по показателям флуоресценции хлорофилла) у растений ячменя и щетинника
(по: Титов и др., 2007)

| Концентрация кадмия, мг/кг субстрата | Показатели флуоресценции хлорофилла | | | |
|--------------------------------------|-------------------------------------|-------------|--------------|--------------|
| | F_v/F_m | ETR | qP | qN |
| Ячмень | | | | |
| 0 | 0,75 ± 0,01 | 104,2 ± 5,5 | 1,49 ± 0,29 | 0,60 ± 0,05 |
| 20 | 0,76 ± 0,01 | 110,7 ± 3,6 | 1,25 ± 0,10 | 0,54 ± 0,06 |
| 40 | 0,74 ± 0,01 | 108,2 ± 2,7 | 1,07 ± 0,01* | 0,57 ± 0,04 |
| 80 | 0,74 ± 0,01 | 88,4 ± 1,7* | 1,00 ± 0,03* | 0,76 ± 0,04 |
| 160 | 0,70 ± 0,02 | 78,6 ± 5,8* | 1,00 ± 0,04* | 0,73 ± 0,06* |
| Щетинник | | | | |
| 0 | 0,72 ± 0,005 | 63,7 ± 2,7 | 2,04 ± 0,31 | 0,90 ± 0,03 |
| 20 | 0,72 ± 0,01 | 59,7 ± 4,9 | 2,34 ± 0,15 | 0,92 ± 0,02 |
| 40 | 0,73 ± 0,01 | 65,3 ± 3,6 | 1,42 ± 0,11 | 0,96 ± 0,02 |
| 80 | 0,66 ± 0,02 | 50,2 ± 2,8* | 0,21 ± 0,07* | 1,43 ± 0,20* |
| 160 | 0,60 ± 0,04 | 26,3 ± 3,8* | 0,40 ± 0,01* | 1,27 ± 0,10* |

Примечание. F_v/F_m – квантовая эффективность фотосистемы II; ETR – скорость электронного транспорта; qP – фотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла; qN – нефотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла. *Различия по отношению к контролю достоверны при $P < 0,05$.

Отрицательное влияние кадмия на темновые реакции фотосинтеза связано, прежде всего, с его ингибирующим действием на активность ферментов цикла Кальвина. В частности, в присутствии металла снижается активность основного фермента цикла – рибулозобисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы, а также триозофосфатдегидрогеназы, что вызвано нарушением четвертичной структуры белков в результате взаимодействия металла с SH-группами. Кроме того, негативное влияние кадмия на скорость реакций темновой фазы может быть обусловлено ингибированием синтеза ряда ферментов.

Косвенное влияние кадмия на интенсивность фотосинтеза связано с закрыванием устьиц и уменьшением поступления в клетки CO_2 , замедлением дыхания, нарушениями в водном обмене и минеральном питании.

В целом негативное действие кадмия на фотосинтез в значительной степени зависит от вида растения и концентрации металла в корнеобитаемой среде. При этом снижение интенсивности фотосинтетического процесса связано с влиянием кадмия на разные его составляющие, что усиливает отрицательное действие металла. Этот феномен известен как «эффект увеличения» или «эффект умножения» (Круга, Baszynski, 1995).

ГЛАВА 5

ВЛИЯНИЕ КАДМИЯ НА ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

В отличие от роста и фотосинтеза, влияние кадмия на процесс дыхания изучено пока довольно слабо. Хотя обнаружено, что при относительно невысоких концентрациях металла интенсивность дыхания может возрастать. Например, обработка корней кукурузы кадмием в концентрации 1 и 10 мкМ приводит к увеличению интенсивности их дыхания. У ячменя и овса в присутствии кадмия в концентрации 400 мг/кг увеличивается интенсивность дыхания листьев (рис. 7).

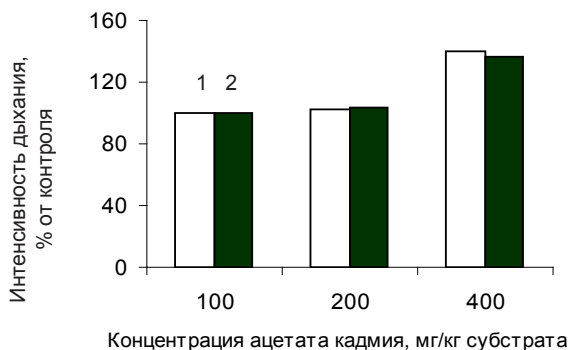


Рис. 7. Влияние кадмия на интенсивность дыхания растений ячменя (1) и овса (2) (по: Казнина, 2003)

Имеются сведения, что к повышению скорости этого процесса приводит также увеличение продолжительности обработки металлом. Рост интенсивности дыхания связан, в первую очередь, с активацией кадмием активности ряда дыхательных ферментов. Например, в корнях кукурузы под влиянием металла увеличивается активность малатдегидрогеназы, в корнях и побегах пшеницы возрастает количество и активность изоцитратдегидрогеназы (ферменты цикла Кребса).

В отличие от этого, высокие концентрации кадмия ингибируют активность ферментов дыхания и, соответственно, снижают интенсивность процесса. Так, обнаружено уменьшение активности ферментов гликолиза (гексокиназы), пентозофосфатного пути (глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, 6-фосфоглюконат-дегидрогеназы) и цикла Кребса (малатдегидрогеназы). Низкая активность ферментов при действии металла вызвана изменениями в их структуре вследствие взаимодействия ионов кадмия с SH-группами молекул белков, а также замедлением синтеза этих белков *de novo*. Помимо этого, снижение дыхания в присутствии кадмия может быть связано с необратимой деполяризацией мембран, ингибированием активности H⁺-АТФазы плазмалеммы и с редукцией запасания АТФ.

Однако в целом дыхание является одним из наиболее устойчивых к действию кадмия физиологическим процессом.

ГЛАВА 6

ВЛИЯНИЕ КАДМИЯ НА ВОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ

Важную роль в жизнедеятельности растений играет водный режим, нарушение которого может приводить к угнетению всех других физиологических процессов. Кроме того, поддержание в клетках и тканях необходимого растению водного баланса является обязательным условием его устойчивости к неблагоприятным факторам внешней среды.

6.1. Содержание воды в клетках и тканях

Видимым симптомом нарушения водного обмена растений является уменьшение оводненности тканей и снижение тургора листьев. Известно, что при неблагоприятных условиях среды содержание воды в тканях листа, как правило, держится относительно стабильно на высоком уровне, поскольку значительный водный запас необходим растению для нормального протекания большинства метаболических процессов. Поэтому даже сравнительно небольшие на первый взгляд колебания оводненности тканей зачастую оказывают сильное действие на другие физиологические процессы растений. В присутствии кадмия в довольно широком диапазоне концентраций (например, для ячменя – до 200 мг/кг субстрата) оводненность тканей листа практически не изменяется, что связано с увеличением устьичного сопротивления и/или снижением транспирации. При дальнейшем повышении концентрации металла (для ячменя – 200 мг/кг субстрата и выше) отмечается снижение оводненности тканей листа и увеличение доли сухого вещества. Подобный эффект является результатом замедления роста корня и уменьшения числа корневых волосков, что снижает всасывающую поверхность корней. Кроме того, в присутствии кадмия уменьшаются число и диаметр сосудов ксилемы и флоэмы, снижается проницаемость мембран.

6.2. Транспирация

Одной из важных причин ингибирующего действия кадмия на водный обмен растений является замедление в его присутствии скорости транспирации. Подобный эффект был обнаружен, например, в листьях кукурузы, овса, пшеницы и ячменя (табл. 5).

Таблица 5

**Влияние кадмия на интенсивность транспирации
некоторых видов культурных злаков**

| Вид | Концентрация металла, мкМ | Экспозиция, сут | Интенсивность транспирации, % от контроля |
|----------|---------------------------|-----------------|---|
| Кукуруза | 450 | 2 ч | 75 |
| Овес | 18 | 1 | 92 |
| | 500 | 3 | 50 |
| Пшеница | 40 | 2 ч | 43 |
| | 50 | 9 | 62 |
| | 500 | 4 | 87 |
| Ячмень | 10 | 3 | 45 |
| | 54 | 12 | 87 |
| | 100 | 4 | 76 |
| | 250 | 10 | 88 |
| | 500 | 10 | 77 |

Поскольку уровень транспирации коррелирует с устьичной проводимостью, то его уменьшение при действии кадмия является в первую очередь результатом закрытия устьиц. 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 K^+ -каналов. Закрытие устьиц может приводить и к другим отрицательным последствиям, в частности, к снижению ассимиляции CO_2 и индукции окислительного стресса.

Замедление транспирации у растений, произрастающих на почвах с высоким уровнем загрязнения кадмием, связано также с уменьшением числа и размеров сформированных устьиц. В частности, обнаружено, что под влиянием кадмия у растений ячменя и щетинника

зеленого на нижнем эпидермисе листа, развернувшегося в присутствии металла, образуется меньшее число устьиц, уменьшаются длина замыкающих клеток устьиц и ширина устьичной щели (табл. 6).

Таблица 6

Влияние кадмия (100 мкМ) на показатели водного режима растений ячменя и щетинника после 4-дневной экспозиции на растворе с металлом (по: Казнина и др., 2011)

| Показатель | Ячмень | | Щетинник | |
|---|--------------|------------------|--------------|------------------|
| | контроль | Cd ²⁺ | контроль | Cd ²⁺ |
| Кол-во устьиц, шт./мм ² | 278,0 ± 4,6 | 219,6 ± 4,9* | 123,0 ± 3,7 | 107,5 ± 2,9* |
| Длина замыкающих клеток устьиц, мкм | 50,38 ± 0,79 | 41,88 ± 0,79* | 51,39 ± 1,20 | 40,02 ± 0,69* |
| Ширина устьичной щели, мкм | 11,31 ± 0,17 | 7,03 ± 0,18* | 13,5 ± 0,39 | 11,71 ± 0,42* |
| Интенсивность транспирации, мм/м ² • с | 1,44 ± 0,10 | 1,07 ± 0,07* | 0,69 ± 0,05 | 0,56 ± 0,01* |
| Устьичная проводимость, мм/м ² • с | 98,3 ± 7,6 | 72,02 ± 1,63* | 30,21 ± 1,59 | 18,7 ± 1,26* |

Примечание. *Различия по отношению к контролю достоверны при P < 0,05.

Указанные изменения в устьичном аппарате, а также уменьшение площади листа в присутствии кадмия приводят к снижению устьичной проводимости и интенсивности транспирации (рис. 8).

Конкретный механизм влияния кадмия на формирование устьичного аппарата к настоящему времени пока не изучен. Высказано лишь предположение о его воздействии на деление протодермальных клеток-предшественниц на две замыкающие клетки.

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, увеличение растяжимости клеточных стенок, активное накопление осмолитов в клетках листа.

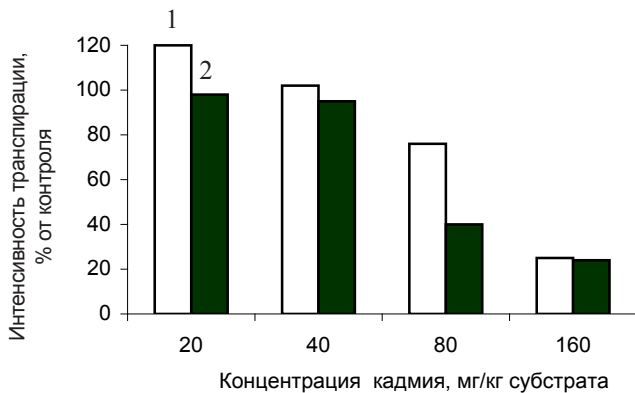


Рис. 8. Влияние кадмия на интенсивность транспирации растений ячменя (1) и щетинника (2) (по: Казнина и др., 2009)

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

ГЛАВА 7

ВЛИЯНИЕ КАДМИЯ НА МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

В присутствии повышенного содержания кадмия в окружающей среде концентрация многих элементов, необходимых для растения, существенно изменяется. С одной стороны, кадмий ингибирует поступление целого ряда элементов в надземные и подземные органы растений, а с другой – служит причиной повышения уровня того или иного элемента, что также может негативно отражаться на жизнедеятельности растения.

7.1. Содержание макроэлементов в растениях

Влияние кадмия на изменение содержания макроэлементов в растениях изучено пока слабо. Однако известно, что более низкие концентрации металла могут приводить к увеличению содержания азота, фосфора, калия, кальция, магния и серы в злаках.

Азот и фосфор. У растений овса, риса и ячменя в присутствии кадмия в низких концентрациях повышается содержание азота в корнях и листьях, что связано с активацией ферментов, участвующих в его метаболизме. Например, обнаружено увеличение активности глутаминсинтетазы – одного из основных ферментов, катализирующих реакции ассимиляции аммония. В корнях кукурузы и пшеницы при обработке кадмием значительно увеличивается содержание фосфора в клетках корней, причем в вакуолях клеток количество фосфора повышается гораздо сильнее, чем в цитозоле.

Высокие концентрации кадмия, наоборот, приводят к уменьшению количества азота и фосфора в растениях. В частности, обнаружено негативное влияние металла на азотный метаболизм, что связано, во-первых, с конкуренцией ионов металлов с ионами NH_4^+ за

мембранные переносчики, а во-вторых, со снижением активности некоторых ферментов, принимающих участие в метаболизме азота (нитритредуктазы, глутаматсинтазы и аминотрансферазы). Снижение содержания фосфора в присутствии металла возможно из-за нарушения процесса его перемещения из корня в надземные органы.

Калий и кальций. Четко выраженной концентрационной зависимости между содержанием кадмия в субстрате и количеством калия и кальция в органах растений не обнаружено. К примеру, в листьях пшеницы при повышении в субстрате концентрации кадмия до 1 мМ содержание калия и кальция уменьшается. Снижение содержания калия, как полагают, связано с изменением активности АТФазы плазмалеммы, а кальция – с конкурентными отношениями между ионами металлов за переносчиков. Помимо этого, снижение содержания калия и кальция в клетках может быть вызвано нарушениями структуры клеточных мембран и утечкой ионов из клеток. Поскольку кальций необходим для образования клеточных стенок и поддержания нормальной структуры мембран, то кадмий, таким образом, способен влиять на многие физиологические процессы у растений.

При действии кадмия в концентрации 500 мкМ содержание калия и кальция в корне и стебле овса и кукурузы, а также в надземных органах ярового ячменя, наоборот, увеличивается. Считается, что повышение содержания этих элементов при возрастании уровня кадмия в среде играет защитную роль в адаптации растений к неблагоприятным почвенным условиям, однако, механизм этого явления пока не известен.

Сера. Кадмий оказывает отрицательное влияние на метаболизм серы, снижая активность некоторых ферментов, например, АТФ-сульфурилазы у растений кукурузы и овса. Вместе с тем, активность такого фермента как О-ацетил-серинлиаза, который участвует в реакции образования цистеина, наоборот, увеличивается. Поскольку цистеин является предшественником глутатиона и фитохелатинов – основных связывающих тяжелые металлы соединений клетки, то повышение активности этого фермента в присутствии кадмия можно считать адаптивным механизмом.

Магний. Сведений относительно влияния кадмия на содержание магния в растениях очень мало. Отмечено, в частности, что в

присутствии металла уменьшается его содержание в корне и стебле овса и кукурузы. Вместе с тем, при определенных концентрациях кадмия количество магния в органах может и повышаться, как например, это отмечено в листьях ячменя и пшеницы. Основной причиной снижения концентрации данного элемента в растениях является, очевидно, замедление его поглощения из почвы. Повышение же содержания магния в листьях при более низких концентрациях кадмия может быть связано с перераспределением элемента и его оттоком в фотосинтезирующие органы.

7.2. Содержание некоторых микроэлементов в растениях

Как показывают исследования, при действии кадмия содержание микроэлементов в органах растений изменяется. При этом влияние металла на микроэлементный состав растений во многом зависит от содержания металла в почве, вида и органа растения, а также от вида химического элемента, что связано с синергическими или антагонистическими отношениями кадмия с другими элементами.

Одним из симптомов действия металлов на растения является хлороз листьев, который обусловлен значительным снижением содержания *железа* в клетках. К дефициту этого элемента приводят: уменьшение размеров корневой системы, повреждение клеточных мембран корня, а также снижение активности **Fe-редуктазы** – фермента, необходимого для восстановления ионов Fe^{3+} в Fe^{2+} .

Известно также, что кадмий находится в антагонизме с *цинком*. Поэтому в присутствии кадмия содержание этого элемента в растениях заметно снижается. Кадмий по химическим характеристикам сходен с цинком и способен его замещать во многих биохимических процессах. Однако выполнять функции цинка кадмий не может, поэтому вызывает цинковую недостаточность.

В литературе также указывается на негативное действие кадмия на содержание в корнях и листьях растений *марганца, молибдена, меди, кобальта и бора*.

В целом, изменение минерального состава растений в присутствии кадмия вызвано замедлением роста корней и уменьшением размеров корневой системы, анатомо-морфологическими измене-

ниями проводящих тканей ксилемы, оттоком ионов из корней вследствие повреждения клеточных мембран, нарушениями ближнего и дальнего транспорта ионов и др.

Необходимо также отметить, что макро- и микроэлементы, в свою очередь, также влияют на уровень кадмия в растении и его органах. Например, медь и железо замедляют его передвижение по тканям корня, а высокие концентрации кальция, магния и цинка снижают содержание металла в надземных частях растений.

ГЛАВА 8

ВЛИЯНИЕ КАДМИЯ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ

Результатом негативного действия кадмия на физиологические процессы растений является снижение их продуктивности. В первую очередь нарушения в нормальной жизнедеятельности растений проявляются в уменьшении накопления биомассы. Так, у многих культурных видов злаков отмечено снижение биомассы надземной части растений при их выращивании в условиях повышенного содержания кадмия в корнеобитаемой зоне (табл. 7).

Таблица 7

Влияние кадмия на накопление биомассы побега у некоторых культурных видов злаков

| Вид | Концентрация, мкМ | Экспозиция, сут | Биомасса побега, % от контроля |
|----------------|-------------------|-----------------|--------------------------------|
| Сырая биомасса | | | |
| Кукуруза | 25 | 14 | 76 |
| | 50 | 14 | 45 |
| | 100 | 30 | 64 |
| | 100 | 14 | 33 |
| | 250 | 14 | 15 |
| Овес | 100 | 7 | 70 |
| Пшеница | 50 | 14 | 63 |
| | 250 | 14 | 30 |
| | 500 | 7 | 58 |
| Рожь | 50 | 14 | 50 |
| | 250 | 14 | 22 |
| Ячмень | 50 | 7 | 56 |
| | 100 | 10 | 53 |
| Сырая биомасса | | | |
| Кукуруза | 100 | 30 | 67 |
| Овес | 100 | 7 | 80 |

| | | | |
|---------|-----|----|----|
| Пшеница | 50 | 24 | 60 |
| Рис | 100 | 4 | 50 |
| | 500 | 2 | 90 |
| Ячмень | 10 | 14 | 87 |
| | 100 | 30 | 56 |
| | 500 | 5 | 66 |

В присутствии еще более высоких концентраций снижается биомасса и у многолетних дикорастущих видов злаков – ежи сборной, костра японского, плевела многолетнего, пырея ползучего, райграсса высокого.

Важной причиной снижения продуктивности надземной биомассы у злаков является отрицательное влияние 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. 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. В присутствии металла уменьшается число боковых побегов у озимого ячменя, овса и ярового ячменя. В отличие от этого, у дикорастущих видов, например у щетинника зеленого, оно, наоборот, увеличивается, что может рассматриваться как своего рода компенсаторная реакция растений в ответ на уменьшение размеров колоса и свидетельствовать о более высокой металлоустойчивости этого вида.

Влияние кадмия на семенную продуктивность злаков в настоящее время изучено в гораздо меньшей степени, чем его действие на накопление биомассы. Тем не менее, известно, что в присутствии повышенных концентраций металла в субстрате значительно

уменьшается число семян в колосе у пшеницы, озимого ячменя и в метелке у риса, снижается их биомасса. С повышением концентрации кадмия в субстрате у ярового ячменя уменьшается длина и биомасса колоса, снижается также количество колосков в колосе (табл. 8), что отрицательно сказывается как на потенциальной, так и на реальной семенной продуктивности растений.

Таблица 8

Влияние кадмия на семенную продуктивность главного побега растений ячменя в фазе цветения (по: Титов и др., 2002)

| Концентрация ацетата кадмия, мг/кг субстрата | Элементы семенной продуктивности, % к контролю | | |
|--|--|----------------|-----------------|
| | длина колоса | число колосков | биомасса колоса |
| 200 | 90 | 94 | 98 |
| 400 | 88* | 81* | 63* |
| 600 | 66* | 67* | 40* |

Примечание. *Различия по отношению к контролю достоверны при $P < 0,05$.

Высокие концентрации кадмия не только снижают надземную биомассу и урожай семян злаков, но и ухудшают качество урожая, уменьшая количество важных питательных элементов, незаменимых аминокислот, витаминов, снижают содержание белка. Кроме того, металл, поступая в растения, накапливается в листьях и зерне, что создает потенциальную угрозу здоровью человека и животных.

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

ГЛАВА 9

ОСНОВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ДЕТОКСИКАЦИИ КАДМИЯ В РАСТЕНИЯХ

Для выживания в условиях повышенного содержания кадмия у растений имеется целый ряд механизмов, которые могут не допускать или ограничивать поступление металла в растение, а также снижать или даже полностью нейтрализовывать его токсическое влияние.

9.1. Связывание кадмия в корневой зоне

Для уменьшения поступления кадмия в клетки корня, растения выделяют слизи, содержащие в своем составе связывающие токсичные ионы соединения, называемые хелаторами. Среди них – органические кислоты, аминокислоты, фенолы и др. В результате поступление ионов кадмия в растения или полностью блокируется, или ионы поступают уже в связанном, а значит в гораздо менее опасном для растений виде. У злаков, в отличие от других видов растений, синтезируются еще и фитосидерофоры – низкомолекулярные соединения, относящиеся к аминокислотам, которые обеспечивают поглощение железа (Fe^{3+}) за счет хелатирования его ионов и транспорта хелатных комплексов по растению. Эти соединения участвуют и в связывании кадмия в почве.

Наконец, к уменьшению количества кадмия, поступившего в корни, приводит и закисление ризосферы, которое обнаружено у некоторых (овес, рис) культурных видов злаков.

9.2. Связывание кадмия в клеточной стенке и иммобилизация в плазмалемме

Одним из наиболее важных способов предотвращения поступления ионов кадмия в клетку является его иммобилизация в клеточной стенке. Например, в клетках корня риса концентрация кадмия в клеточных

стенках приблизительно в 5 раз превышает его содержание в цитозоле. Возможны два типа иммобилизации: 1) накопление ионов металла в межмолекулярном пространстве клеточной стенки; 2) связывание ионов металла специфическими участками клеточной стенки. В первую очередь, детоксикацию высоких концентраций ионов кадмия обеспечивает образование прочного комплекса металла с пектинами клеточной стенки, хотя в литературе отмечается возможность аккумуляции металла и за счет его связывания с белками и силикатами.

Опыты показывают, что уже через 20 минут экспозиции на растворе, содержащем кадмий, в корнях кукурузы 4–7 % поступившего в корни металла оказывается связанным с клеточными стенками, а в корнях дикорастущего вида полевицы гигантской – 11–15 %.

Важную роль в формировании устойчивости растений к кадмию играет поверхностная клеточная мембрана (плазмалемма), которая может полностью блокировать поступление токсичных ионов в клетку или значительно снизить уровень их пассивного трансмембранного транспорта. Такая функция плазмалеммы обеспечивается изменением структуры мембраны, в частности, уменьшением содержания ненасыщенных жирных кислот, снижением текучести мембраны и/или уменьшением числа мембранных мишеней для ионов металла, например, SH-групп на ее внешней поверхности. Имеются также сведения о том, что под влиянием кадмия может повышаться упорядоченность липидного бислоя плазмалеммы, что, в свою очередь, также способствует меньшей ее чувствительности к прямому действию металла.

9.3. Хелатирование кадмия в цитозоле клетки и его транспорт в вакуоль

С повышением концентрации кадмия в окружающей среде до определенных критических величин, клеточная оболочка перестает сдерживать поток токсичных ионов и металл попадает в цитозоль клетки. В цитозоле ионы кадмия связываются различными хелатирующими соединениями, часть из которых в составе комплексов затем удаляется в вакуоль.

Хелатирование кадмия в цитозоле клетки. В цитозоле кадмий связывается органическими кислотами и аминокислотами, например,

цитратом, малатом или оксалатом. Так, в корнях луговика дернистого в хелатировании кадмия участвует цитрат, а у растений риса – малат. Показано, что наиболее важную роль в детоксикации кадмия эти кислоты играют в кислой среде, тогда как в щелочной и близкой к нейтральной основными связывающими металл молекулами являются непротеиновые тиолы (глутатион и фитохелатины).

Непротеиновые тиолы содержат в своем составе большое количество SH-групп, и их защитное действие основано на сильном сродстве с ними ионов кадмия.

Глутатион (GSH) – трипептид, состоящий из остатков глутаминовой кислоты, цистеина и глицина. Он синтезируется в двух последовательных реакциях из глутамата и цистеина, катализируемых γ -глутамилцистеинсинтетазой и глутатионсинтетазой. Под влиянием кадмия на растения содержание GSH обычно сначала падает, что связано с расходом его молекул на образование фитохелатинов (ФХ). При увеличении же времени воздействия металла количество GSH может снова повышаться, свидетельствуя о его усиленном синтезе в клетке. Подобные эффекты были обнаружены в клетках корня и листа растений кукурузы, пшеницы, риса и ячменя.

Повышение концентрации GSH является важным механизмом защиты растений, в том числе, злаков, от токсического действия кадмия. Помимо хелатирующей функции, глутатион обеспечивает антиоксидантную защиту клеток и увеличивает концентрацию тиолов не только в цитоплазме, но и в хлоропластах, что способствует сохранению активности ФСА в условиях повышенного содержания кадмия в среде.

Несмотря на то, что GSH может самостоятельно связывать ионы кадмия в цитоплазме и транспортировать их в вакуоль, он примерно в 1000 раз менее эффективен в плане защиты от действия этого металла, чем фитохелатины.

Фитохелатины (ФХ) – низкомолекулярные богатые цистеином пептиды, синтезирующиеся из двух молекул глутатиона с участием фермента фитохелатинсинтазы (общая формула – $(\gamma\text{-Glu-Cys})_n\text{-Gly}$). Синтез ФХ активируется целым рядом тяжелых металлов, но именно кадмий является наиболее активным их индуктором. В цитозоле клетки ионы кадмия образуют с ФХ низкомолекулярные комплексы, которые транспортируются в вакуоль. Увеличение содержания этих

пептидов под влиянием кадмия обнаружено в корнях и листьях кукурузы, риса и ячменя.

Помимо ФХ в корнях и побегах некоторых злаков, например, овса, пшеницы, ржи и риса, обнаружены дополнительные пептиды, способные связывать кадмий – изофитохелатины-Ser (общая формула – $(\gamma\text{-Glu-Cys})_n\text{-Ser}$), а также десглицифитохелатины (desGly-PC).

Связывание кадмия непротеиновыми тиолами считается у растений одним из самых важных механизмов его детоксикации в клетке. Хотя следует отметить, что существуют довольно сильно выраженные видовые различия в степени участия непротеиновых тиолов в связывании токсичных ионов. Например, в корнях кукурузы тиоловые пептиды связывают 60–100 % кадмия, тогда как в корнях пшеницы – 3–25 % металла, а в корнях ржи – только 0,45–4,5 %.

В цитозоле ионы кадмия связываются также низкомолекулярными, цистеин-богатыми белками – **металлотионеинами** (МТ). Ранее полагали, что эти белки являются специфичными и синтезируются в клетках растений только в ответ на воздействие тяжелых металлов. Однако исследования последних лет показали, что синтез МТ происходит при действии и других неблагоприятных факторов, в частности, высокой температуры и недостатке минерального питания. МТ – это продукты экспрессии генов, их синтез осуществляется на рибосомах. Существует 4 типа МТ, различающихся по строению молекулы, а именно, по расположению цистеиновых остатков. При этом установлено, что МТ1 и МТ2 преимущественно синтезируются в клетках корня и листа, МТ3 – в листьях (рис. 9) и плодах, а МТ4 – в зрелых семенах и в клетках зародыша.

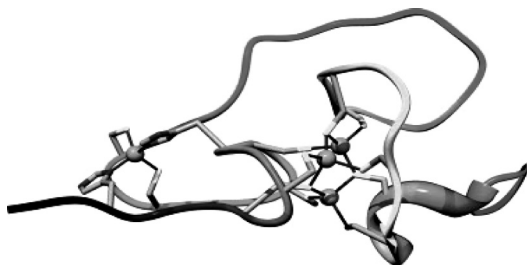


Рис. 9. 3D-структура белка металлотионеина III из листа пшеницы при действии на растения кадмия (по: Blindauer, Leszczyszyn, 2010)

В обобщенном виде внутриклеточное связывание кадмия представлено на рис. 10.

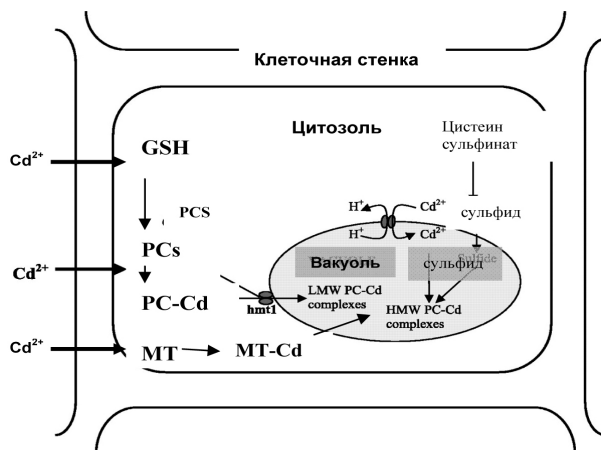


Рис. 10. Внутриклеточное связывание кадмия
(по: Hall, 2002; Nocito et al., 2008)

Компартментация кадмия в вакуоли. Одним из важнейших механизмов устойчивости растений к действию кадмия является их компартментация в вакуоли. По современным представлениям в транспорте металла через мембрану вакуоли (тонопласт) участвуют $\text{Cd}^{2+}/\text{H}^{+}$ антипорт, а также транспортеры АВС-типа (*ATP-binding cassette*), которые переносят комплексы металла с органическими кислотами, непротеиновыми тиолами и металлотионеинами. Ввиду того, что значение рН вакуолярного сока в норме значительно ниже, чем цитоплазмы, комплексы хелатов с кадмием диссоциируют, образуя свободные ионы Cd^{2+} , которые связываются с органическими кислотами и аминокислотами, присутствующими в вакуолярном соке, и таким образом они инактивируются. Пептиды же, сыграв роль транспортного механизма, подвергаются деградации вакуолярными протеазами и покидают вакуоль.

Необходимо также отметить, что внутриклеточная локализация кадмия может заметно различаться в клетках разных тканей. Например, в меристематических клетках апекса корня злаков вакуоли занимают лишь 2–6 % от всего объема клетки, поэтому в этих клетках

детоксикация металла осуществляется за счет хелаторов, расположенных в цитозоле, тогда как в зрелых клетках корня – кадмий локализуется преимущественно в вакуолях.

В целом, благодаря действию различных механизмов детоксикации кадмия, функционирующих вне и внутри клеток, токсичность ионов металла для растений заметно снижается, что позволяет им не только сохранять жизнеспособность, но и расти и развиваться в условиях повышенных концентраций кадмия в почве.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Семейство *Poaceae* занимает среди цветковых растений особое положение, которое определяется не только его огромной хозяйственной ценностью, но и важной ценотической ролью в формировании травянистых фитоценозов практически во всех климатических зонах. Поэтому изучение устойчивости культурных и дикорастущих представителей данного семейства к одному из наиболее токсичных тяжелых металлов – кадмию – является крайне важной и актуальной научно-практической задачей.

В основе токсического действия кадмия на растения лежит его высокое сродство к сульфгидрильным группам клеточных белков. Встраиваясь в молекулу структурного белка или фермента, кадмий вызывает замедление клеточного деления, изменяет структуру и проницаемость мембран, снижает активность ферментов. В результате происходят многочисленные изменения физиологических процессов. В частности, ингибируются многие фотосинтетические реакции, изменяется интенсивность дыхания, нарушается водный обмен и минеральное питание. Эти и другие изменения основных физиологических процессов приводят к торможению роста и развития растений и, в конечном счете, к значительному снижению их продуктивности, а в отдельных случаях даже к гибели растений (рис. 11).

Степень влияния кадмия, как и других тяжелых металлов, на 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 могут происходить необратимые структурные и функциональные нарушения, наблюдается рассогласование отдельных биохимических реакций и физиологических процессов, вследствие чего рост и развитие растений прекращаются и во многих случаях подобные события ведут к летальному исходу.



Рис. 11. Токсическое действие кадмия на растения

Среди других крупных семейств цветковых растений семейство Злаки обладает относительно высокой устойчивостью к кадмию, которая обеспечивается как хорошо известными механизмами адаптации, характерными для большинства других видов растений, так и некоторыми специфическими, свойственными только представителям этого семейства (рис. 12). Например, выделение корнями злаков фитосидерофоров и пропитывание силикатами клеточных стенок эндодермы способствует снижению поступления токсичных ионов в растение. 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. Следует указать и еще один весьма 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 – это усиление в присутствии металла процесса побегообразования.



Рис. 12. Механизмы устойчивости растений семейства *Poaceae* к кадмию

Необходимо также отметить, что и среди представителей семейства *Poaceae* наблюдаются значительные межвидовые различия по устойчивости к кадмию. Дикорастущие многолетние виды, как правило, характеризуются заметно более высокой устойчивостью по сравнению с культурными. Способность этих видов расти и развиваться в условиях повышенного содержания кадмия в почве вызывает большой интерес с точки зрения их возможного использования для фиторемедиации (очистка с помощью растений) загрязненных металлом территорий – технологии, основанной на способности растений поддерживать относительно низкую концентрацию металлов в почве за счет их активного поглощения корнями.

В целом, можно констатировать, что исследования устойчивости растений к кадмию в настоящее время не только сохраняют свою актуальность, но и приобретают особую важность, поскольку способствуют решению проблемы защиты окружающей среды и здоровья человека, а также сохранению биологического разнообразия.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Башмаков Д. И., Лукаткин А. С. Эколого-физиологические аспекты аккумуляции и распределения тяжелых металлов у высших растений. Саранск: Изд-во Мордовского университета, 2009. 236 с.

Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 440 с.

Кошкин Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных растений. М.: Дрофа, 2010. 638 с.

Кузнецов Вл. В., Дмитриева Г. А. Физиология растений: учебник. М.: Высшая школа, 2011. 784 с.

Микроэлементы в окружающей среде: биогеохимия, биотехнология и биоремедиация / Под ред. М. Н. Прасада, К. С. Саджвана, Р. Найду. М.: ФИЗМАТЛИТ, 2009. 816 с.

Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М. Физиологические основы устойчивости растений к тяжелым металлам: учебное пособие. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. 77 с.

Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 172 с.

Чиркова Т. В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2002. 240 с.

Дополнительная литература

Гармаш Е. В., Головкин Т. К. Влияние кадмия на рост и дыхание ячменя при двух температурных режимах выращивания // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 3. С. 382–387.

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, 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 водный обмен растений ячменя // Труды КарНЦ РАН. 2011. № 3. С. 57–61.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф. и др. Устойчивость щетинника зеленого к повышенным концентрациям кадмия // Междунар. науч. конф. «Физико-химические механизмы адаптации растений к антропогенному загрязнению в условиях Крайнего Севера». Годичное собрание ОФР. Апатиты, 2009. С. 144–146.

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.

Куперман Ф. М. Морфофизиология 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 // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 5. С. 768–780.

Серегин И. В., Иванов В. Б. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 4. С. 606–630.

Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Казнина Н. М. Влияние высоких концентраций кадмия на рост и развитие ячменя и овса на ранних этапах онтогенеза // Агрохимия. 2002. № 9. С. 61–65.

Ягодин Б. А., Виноградова С. Б., Говорина В. В. Кадмий в системе почва-удобрения-растения-животные организмы и человек // Агрохимия. 1989. № 5. С. 118–130.

Baker A. J. M. Accumulators and excluders strategies in the response of plants to heavy metals // J. Plant Nutr. 1981. V. 3, N 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.

Blindauer C. A., Leszczyszyn O. I. Metallothioneins: unparalleled diversity in structures and functions for metal ion homeostasis and more // Nat. Prod. Rep. 2010. V. 27. P. 720–741.

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, N 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. Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants // *Biochemie*. 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.

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.

Hall J. L. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance // *J. Exp. Bot.* 2002. V. 53, N 366. P. 1–11.

Hall J. L., Williams L. E. Transition metal transporters in plants // *J. Exp. Bot.* 2003. V. 54. P. 2601–2613.

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, N 4. P. 791–794.

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, N 5. P. 867–874.

Krupa Z., Baszyński T. Some aspects of heavy metals toxicity towards photosynthetic apparatus – direct and indirect effects on light and dark reactions // *Acta Physiol. Plant.* 1995. V. 17. P. 177–190.

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.

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. 42, N 1. P. 119–123.

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.

Lux A., Martinka M., Vaculík M., White P. J. Root responses to cadmium in the rhizosphere: a review // *J. Exp. Bot.* 2011. V. 62, N 1. P. 21–37.

Mihailović N. Growth and ion uptake in maize plants exposed to Pb, Cd and Ni depend on NO₃⁻/NH₄⁺ ratio // *Bot. Serbica*. 2010. V. 34, N. 1. P. 15–20.

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 ultra-structural effects of cadmium on wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves // *Environ. Contamin. Toxicol.* 1997. V. 32, N 2. P. 154–160.

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.

Prasad M. N. Cadmium toxicity and tolerance in vascular plants // *Environ. Exp. Bot.* 1995. V. 35. P. 525–545.

Puertas-Mejia M. A., Ruiz-Díez 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.

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 soil nutrients by graminaceous species // *J. Plant Nutr.* 2000. V. 23. P. 1857–1866.

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, N 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.

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, N 11. P. 1923–1931.

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, N 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, N 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, N 9. P. 2677–2688.

Vassilev A. Physiological and agroecological aspects of cadmium interactions with barley plants: an overview // *J. Central European Agriculture.* 2002. V. 4, N 1. P. 65–74.

Wójcik M., Tukiendorf A. Cadmium uptake, localization and detoxification in *Zea mays* // *Biol. Plant.* 2005. V. 49, N 2. P. 237–245.

СПИСОК ВИДОВ РАСТЕНИЙ

- Ежа сборная – *Dactylis glomerata*
Костер японский – *Bromus japonicus*
Кроталария ситниковая – *Crotalaria juncea*
Кукуруза обыкновенная – *Zea mays*
Луговик дернистый – *Deschampsia caespitosa*
Овес посевной – *Avena sativa*
Овес щетинистый – *Avena strigosa*
Овсяница луговая – *Festuca pratensis*
Плевел многоцветковый – *Lolium multiflorum*
Полевица гигантская – *Agrostis gigantea*
Пшеница мягкая – *Triticum aestivum*
Пырей ползучий – *Agropyron repens*
Райграс высокий – *Arrhenatherum elatius*
Тимофеевка луговая – *Phleum pratense*
Щетинник зеленый – *Setaria viridis*
Ячмень обыкновенный – *Hordeum vulgare*

Научное издание

А. Ф. Титов, Н. М. Казнина, В. В. Таланова

**УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К КАДМИЮ
(НА ПРИМЕРЕ СЕМЕЙСТВА ЗЛАКОВ)**

Учебное пособие

*Утверждено к печати Ученым советом
Института биологии Карельского научного центра РАН*

Редактор М. А. Радостина
Оригинал-макет М. И. Федорова

Сдано в печать 22.10.2012 г. Формат 60x84^{1/16}.
Бумага офсетная. Гарнитура Times. Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 2,7. Усл. печ. л. 3,25. Тираж 200. Изд. № 326. Заказ № 83

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50