

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

**А.Ф. Титов, В.В. Таланова,
Н.М. Казнина, Г.Ф. Лайдинен**

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ТЯЖЕЛЫМ МЕТАЛЛАМ

Петрозаводск 2007

УДК 581.1

А.Ф. Титов, В.В. Таланова, Н.М. Казнина, Г.Ф. Лайдинен Устойчивость растений к тяжелым металлам [отв. ред. Н.Н. Немова]; Институт биологии КарНЦ РАН. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 172 с.

В монографии обобщены литературные данные и результаты собственных исследований авторов, касающиеся различных аспектов реакции растений на действие тяжелых металлов. Рассмотрены особенности поступления в растения тяжелых металлов, их распределения в органах, тканях и клетках, накопления и гипераккумуляции. Представлены данные о влиянии тяжелых металлов на основные физиологические процессы растений (фотосинтез, дыхание, водный обмен, рост, развитие, минеральное питание). Особое внимание уделено клеточным и молекулярным механизмам устойчивости растений к действию тяжелых металлов.

Для научных работников, преподавателей, аспирантов и студентов вузов.

Ответственный редактор
член-корреспондент РАН **Н.Н. НЕМОВА**

Рецензенты:
доктор биологических наук **Л.В. Ветчинникова**,
кандидат биологических наук **О.Н. Лебедева**

ISBN 978-5-9274-0268-7

© Карельский научный центр РАН, 2007
© Институт биологии КарНЦ РАН, 2007

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия в связи с быстрым развитием промышленности во всем мире усиливается загрязнение окружающей среды тяжелыми металлами в масштабах, которые не свойственны природе. В силу этого возрастание их содержания в окружающей среде становится серьезной экологической проблемой современности (Добровольский, 1987; 1992; Башкин, Касимов, 2004). К тяжелым металлам относят химические элементы, имеющие плотность более 5 г/см^3 и атомную массу свыше 40 Да, обладающие свойствами металлов (Кузнецов, Дмитриева, 2006). Среди них имеются элементы, необходимые для жизнедеятельности растений (Cu, Zn, Co, Cr, Mn и др.), а также элементы (Cd, Hg, Pb и др.), функциональная роль которых в настоящее время неизвестна. Во всех международных документах, посвященных проблемам загрязнения окружающей среды, более 10 тяжелых металлов признаны опасными для живых организмов, а самыми токсичными из них являются ртуть, свинец и кадмий (Алексеев, 1987; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Несмотря на то что многие тяжелые металлы не являются необходимыми для растений, они могут ими активно поглощаться, накапливаться и по пищевым цепям поступать в организм человека (Нестерова, 1989; Ильин, 1991; Grant et al., 1998). Опасность металлов усугубляется еще и тем, что они обладают кумулятивным действием и сохраняют токсические свойства в течение длительного времени (Минеев и др., 1981; Ягодин и др., 1989).

Значительное увеличение содержания тяжелых металлов в окружающей среде сопровождается их накоплением в растениях, что оказывает негативное влияние на рост, развитие и продуктивность. В связи с этим изучение реакции растений на действие тяжелых металлов вызывает не только большой научный, но и практический интерес. Круг вопросов, посвященных этой проблеме, весьма

широк. В частности, активно исследуются поглощение, транспорт и аккумуляция тяжелых металлов в тканях и органах растений, их влияние на основные физиологические процессы (рост, развитие, фотосинтез, водный обмен, минеральное питание), а также механизмы металлоустойчивости растений (Косицин, Алексеева-Попова, 1983; Рудакова и др., 1988; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Нестерова, 1989; Barcelò, Poschenrieder, 1990; Мельничук, 1990; Ильин, 1991; Гуральчук, 1994; Prasad, 1995; Siedleska, 1995; Феник и др., 1995; Das et al., 1997; Барсукова, 1997; Серегин, Иванов, 1997а, б; 1998, 2001; Grant et al., 1998; Sanità di Toppi, Gabbrielli, 1999; Rauser, 1999; Clemens, 2001; Hall, 2002 и др.).

Неослабевающий интерес к исследованиям в этой области обусловлен также прикладными задачами, связанными с экологией и охраной окружающей среды. В частности, в последнее время повышенное внимание ученых направлено на изучение способности различных видов растений к сверхнакоплению тяжелых металлов и возможности их использования для очистки загрязненных почв (Cunningham, Ow, 1996; Brooks, 1998; Assunção, 2003; Прасад, 2003; Meharg, 2005; Серегин, Кожевникова, 2006). Причем по сравнению с существующими химическими и физическими методами мелиорации почвы очистка при помощи растений экономичнее и наносит меньший ущерб окружающей среде (Прасад, 2003). Предпринимаются серьезные попытки создания устойчивых к избытку тяжелых металлов растений с использованием биотехнологических подходов, включая генную инженерию, а также клонирование и селекцию металлоустойчивых генотипов (Chaney et al., 1997; Kärenlampi et al., 2000).

К настоящему времени накоплен довольно большой фактический материал, в значительной степени позволяющий оценить и понять физиологические аспекты реакции растений на действие тяжелых металлов и механизмы их устойчивости. В данной работе представлены и обобщены имеющиеся в литературе сведения, а также результаты собственных исследований, касающиеся поглощения, транспорта, накопления и распределения тяжелых металлов в растениях, их влияния на различные физиологические процессы. Рассмотрены и проанализированы наиболее важные

механизмы устойчивости растений к повышенному содержанию тяжелых металлов в окружающей среде.

Авторы выражают благодарность сотрудникам лаборатории экологической физиологии растений Института биологии Карельского научного центра РАН кандидату биологических наук А.В. Таланову и кандидату биологических наук Ю.В. Венжик, а также Н.П. Боевой, принимавшим в разное время участие в проведении исследований, результаты которых представлены в работе. Авторы также искренне признательны научному редактору монографии члену-корреспонденту РАН, доктору биологических наук, профессору Н.Н. Немовой и рецензентам – доктору биологических наук Л.В. Ветчинниковой и кандидату биологических наук О.Н. Лебедевой.

*Работа выполнена при частичной финансовой поддержке
Программы фундаментальных исследований Президиума РАН
«Биоразнообразие и динамика генофондов».*

ГЛАВА 1

ТЯЖЕЛЫЕ МЕТАЛЛЫ В ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ И РАСТЕНИЯХ

1.1. Содержание тяжелых металлов в почвах, воде, воздухе

Среди многочисленных загрязнителей окружающей среды особое место занимают тяжелые металлы. Считается, что именно тяжелые металлы являются наиболее токсичными для живых организмов, в том числе для растений (Foy et al., 1978). Их токсичность обусловлена определенными физическими и химическими особенностями: электронной конфигурацией, электроотрицательностью, ионизацией, величиной окислительно-восстановительного потенциала, сродством к отдельным химическим группам, а также способностью проникать через клеточную оболочку и образовывать прочные соединения на поверхности и внутри клетки (Кожанова, Дмитриева, 1989). Среди тяжелых металлов более 10 признаны приоритетными загрязнителями биосферы из-за их высокой токсичности, широкой распространенности и способности накапливаться в пищевых цепях (Добровольский, 1983; Гуральчук, 1994; Башкин, Касимов, 2004).

Для тяжелых металлов характерно весьма неравномерное распределение в природных средах. При сравнительно невысоком естественном содержании тяжелых металлов в окружающей среде в районах рудных месторождений концентрации некоторых из них (Cu, Pb, Zn, Mo, Ni и др.) могут в сотни раз превышать фоновые значения (Косицин, Алексеева-Попова, 1983; Башкин, Касимов, 2004). Кроме того, необходимо иметь в виду, что интенсивное развитие современной промышленности и сельского хозяйства неизбежно сопровождается искусственным возрастанием их содержания в окружающей среде (Ягодин и др., 1989; Prasad, 1995; Sanità di Toppi, Gabbrielli, 1999). Важно отметить, что тяжелые металлы относятся преимущественно к рассеянными химическим элементам, поэтому загрязнению ими под-

вергается не только земная поверхность, в частности, почвенный покров, но и гидросфера и атмосфера (Добровольский, 1983, 2004). В силу этого повышение концентрации тяжелых металлов в окружающей среде, наблюдаемое в последние десятилетия, носит не только локальный, но и глобальный характер.

Основные источники поступления любого металла в окружающую среду можно разделить на природные (естественные) и техногенные (Алексеев, 1987; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Prasad, 1995), что показано в представленной нами схеме (рис. 1). Причем нередко поступление таких тяжелых металлов, как Zn, Cd, Pb, в окружающую среду, связанное с хозяйственной деятельностью человека, значительно превышает природное (Ильин, 1991; Цибульский, Яценко-Хмелевская, 2004).



Рис. 1. Основные источники поступления тяжелых металлов в окружающую среду

Природные источники тяжелых металлов. К естественным источникам тяжелых металлов в первую очередь относятся горные породы, из продуктов выветривания которых сформировался почвенный покров (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Богдановский, 1994). В земной коре тяжелые металлы приурочены к определенной группе минералов и образуют большое количество природных химических соединений – сульфатов, сульфидов, фосфатов, карбонатов и др. Количество минералов, в состав которых входят тяжелые металлы, колеблется от 16 (Hg) до 200 (Pb, Cu). Причем многие из металлов встречаются совместно в залежах полиметаллических руд. Например, в число рудных компонентов месторождений свинца входят Zn, Cu, Ag, Cd, Se, Hg, Bi, Au и ряд других элементов. В свою очередь свинец является постоянным элементом-спутником в рудах многих других металлов – Cu, Mo, Sn, W, U, Au (Адамян и др., 1987). Средние концентрации некоторых тяжелых металлов в земной коре представлены в табл. 1. При выветривании горных пород простые и комплексные ионы тяжелых металлов могут входить в глинистые минералы, связываться органическим веществом почвы, а также поступать в воздух, поверхностные и грунтовые воды.

Таблица 1

Фоновые значения тяжелых металлов в окружающей среде
(по: Перельман, Касимов, 1999; Ровинский и др., 1982*)

Среда	Среднее содержание		
	Кадмий	Свинец	Цинк
Земная кора, %	$1.3 \cdot 10^{-5}$	$1.6 \cdot 10^{-3}$	$8.3 \cdot 10^{-3}$
Атмосферный воздух, нг/м ³	0.3–1.3	0.1–20	2–70*
Атмосферные осадки, мкг/л	0.2–2.0	1–30	10–40*
Почвы (валовое содержание), мг/кг	0.3–0.5	10–25	20–80

Важным естественным источником поступления тяжелых металлов в атмосферу являются вулканы. В частности, масса свинца, выбрасываемая при извержениях вулканов, обычно составляет от $30 \cdot 10^6$ до $300 \cdot 10^6$ т/год, а цинка – около $216 \cdot 10^3$ т/год (Buart, Arnold, 1978). Из газовой фазы тяжелые металлы адсорбируются дисперсными твердыми продуктами выбросов и переносятся воздушными потоками. Кроме вулканов природными источниками за-

грязнения воздуха тяжелыми металлами могут быть: дым лесных пожаров, космическая пыль, эрозия почв, испарения с поверхности морей и океанов, а также выделение этих элементов растительностью (Расуна, 1986; Добровольский, 1987, 1992). При этом концентрации свинца и цинка в воздухе над территориями, свободными от техногенного воздействия, варьируют в большей степени, чем кадмия (табл. 1).

Значительная часть металлов, поступающих в атмосферу, переносится воздушным путем в твердом или водорастворимом виде на большие расстояния (Novmand et al., 1983). В зависимости от размера и веса частиц, направления и силы ветра, а также других метеорологических факторов пыль, содержащая металлы, оседает на подстилающую поверхность и участвует в загрязнении компонентов биосферы – воды, почвы, растительности. Содержание тяжелых металлов в атмосферных осадках определяется многими факторами: дисперсностью аэрозольных частиц, интенсивностью их поступления в атмосферу, растворимостью химических соединений. Обычно естественные концентрации тяжелых металлов в атмосферных осадках колеблются незначительно (табл. 1) (Перельман, Касимов, 1999). Однако некоторые авторы (Учватов, 1987) приводят данные о значительном их варьировании, что обусловлено как природными, так и техногенными факторами. Например, содержание свинца в атмосферных (жидких и твердых) осадках в различных районах мира составляет от 0.008 до 69 мкг/л, т.е. различается примерно в 9 тысяч раз, что связано с интенсивностью антропогенного воздействия на биосферу. При этом наименьшие концентрации свинца в осадках обнаружены в центральной части Антарктиды, а наибольшие – в атмосферных осадках Западной Европы.

Естественные уровни тяжелых металлов в почвах также подвержены определенным колебаниям и зависят от их содержания в минералах и почвообразующих породах, от рельефа и климата. Причем состав почвообразующих пород является главным фактором, определяющим содержание свинца, кадмия и цинка в почвах (Обухов, Лобанова, 1987; Обухов и др., 1992). Процессы выветривания и почвообразования, естественные потоки тяжелых металлов в ландшафтах и неоднородность растительного покрова также могут оказывать влияние на их количество в почвах. Однако фоновое со-

держание металлов в почвах в целом варьирует незначительно (табл. 1).

Техногенные источники тяжелых металлов. Основной источник поступления тяжелых металлов в окружающую среду – техногенный, связанный с интенсивным развитием современной промышленности: угледобывающей, металлургической, химической, энергетической (Ягодин и др., 1989; Ильин, 1991; Merrington, Alloway, 1994; Снакин, 1998). Загрязнение воздуха происходит при сжигании угля и других горючих ископаемых, а также вызвано выбросами промышленных предприятий. Причем, если загрязнение от промышленных предприятий, как правило, носит локальный характер, выбросы при сжигании топлива распространяются повсеместно (Барсукова, 1997). Основная часть (60–80%) от выбросов в атмосферу кадмия, цинка и меди приходится на предприятия по переработке руд (табл. 2). Содержание некоторых тяжелых металлов в атмосфере, таких как Pb, Cd, Sn, Te, может более чем в 1000 раз превышать их обычные концентрации в воздухе. Например, в пыли ряда машиностроительных предприятий обнаружено до 2800 мг/кг свинца, а при производстве цемента – до 1400 мг/кг (Сагет, 1982).

Таблица 2

Долевое участие техногенных источников загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами (по: Расуна, Hanssen, 1984)

Источники загрязнения	Вклад в общий выброс, %			
	Zn	Cu	Pb	Cd
Производство цветных металлов	60	50	22	83
Производство стали, железа	13	11	11	0
Сжигание топлива	0	22	60*	10
Сжигание древесины	6	11	1	0
Сжигание отходов	17	0	0	3
Прочие	4	6	6	4

* Сжигание бензина.

Транспортные средства также являются одним из главных источников загрязнения почв и растений тяжелыми металлами. В частности, около 60–70% всех выбросов в атмосферу свинца связано

с использованием свинецсодержащего бензина (Минеев и др., 1981; Снакин, 1998). Вдоль дорог с активным движением автотранспорта свинцом загрязняется полоса земли шириной 50–100, реже 300 м (Савицкене и др., 1993). Основное же его количество оседает на почву в пределах 10–15 м и концентрируется в слое глубиной до 10 см. Исследованиями также установлено, что содержание свинца в почвах вблизи автомагистралей в десятки, а иногда и в сотни раз превышает фоновые значения (Лепнева, Обухов, 1987; Сает, 1987; Amrhein et al., 1994). Помимо свинца с выхлопными газами автотранспорта выбрасываются кадмий, кобальт, хром, медь, цинк, железо, молибден, стронций (Парибок, 1983).

При длительном техногенном поступлении тяжелых металлов в окружающую среду содержание их в почве может быть очень высоким. Причем в почвах, загрязняемых металлургическими предприятиями, накапливаются не только профилирующий, но и другие металлы, сопутствующие ему в рудах. Например, в почве около одного из цинкоплавильных заводов в Польше на глубине 1–5 см содержалось цинка 13800, свинца – 249–2480, кадмия – 15–270 мг/кг (Greszta et al., 1985).

Среди антропогенных источников поступления тяжелых металлов в почву определенную роль играют и агротехнические мероприятия: внесение удобрений, пестицидов и орошение (Алексеев, 1987; Nicholson et al., 1994; Grant et al., 1998; Никифорова, 2003). В частности, при использовании минеральных удобрений в почву вносится свинца от 7 до 225 мг/кг сухой массы почвы, при применении органических удобрений – от 6 до 15 мг/кг (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Содержание кадмия в минеральных удобрениях колеблется от 0.3 до 179 мг/кг сухой массы (Williams, David, 1977). Даже при относительно небольшом содержании кадмия в фосфорных удобрениях его ежегодное поступление в почву составляет 10 г/га (Sauerheck, Rictz, 1981). Сточные воды, используемые в сельском хозяйстве, также являются источником загрязнения почв тяжелыми металлами. Кадмий, цинк и некоторые другие элементы чаще всего становятся основными токсикантами, ограничивающими применение осадков сточных вод в качестве удобрения. Например, содержание кадмия в осадках сточных вод достигает 90, а цинка – 6000 мг/кг сухой массы (Касатиков и др., 1990),

что в 1.5–3.0 раза превышает принятые нормы ПДК. Длительное использование стоков при орошении повышает также уровень содержания в почвах Zn, Cu, Ni, Cr, Pb, Cd и Hg.

Таким образом, естественное (фоновое) содержание тяжелых металлов в окружающей среде, как правило, незначительное. Основной причиной увеличения их концентрации является хозяйственная деятельность человека. В регионах с развитым промышленным и сельскохозяйственным производством резко возрастает вероятность загрязнения воздуха, воды и почвы избыточными количествами тяжелых металлов, что в свою очередь создает опасность повышенного поступления их в живые организмы, включая растения.

1.2. Пути поступления тяжелых металлов в растения

Важное место при исследовании влияния тяжелых металлов на растения занимает изучение процессов их поглощения и передвижения. Растения способны поглощать из окружающей среды в больших или меньших количествах практически все химические элементы. Однако с позиции минерального питания тяжелые металлы можно разделить на две группы: 1) необходимые в незначительных концентрациях для метаболизма растений (Fe, Cu, Zn, Mn, Mo), которые становятся токсичными, если их содержание превышает определенный уровень; 2) металлы, не участвующие в метаболизме растений (Pb, Cd, Hg), которые токсичны даже в очень низких концентрациях (Siedlecka, 1995).

Поступление тяжелых металлов через корни. Наземные растения могут поглощать тяжелые металлы из двух источников – почвы и воздуха (Парибок и др., 1981; Виноградов, 1985). Механизмы поступления металлов в растения корневым путем включают как пассивный (неметаболический) перенос ионов в клетку в соответствии с градиентом их концентрации, так и активный (метаболический) процесс поглощения клеткой против градиента концентрации (Godbold, 1991; Costa, Morel, 1993, 1994). Первые этапы поглощения тяжелых металлов корневой системой неселективны, неспецифичны. Они осуществляются посредством физико-химической адсорбции, а также за счет необратимого неметаболического связывания ионов металлов активными участками клеточной стен-

ки и апопласта (Lasat et al., 1996; Hart et al., 1998). С участием обменной адсорбции в корни поступают Cd, Zn, Cu, Hg и другие металлы (Petit, Van de Geijn, 1978). Последующие этапы поглощения металлов связаны с затратой энергии и сопровождаются избирательным поглощением их из раствора с участием ионных каналов и переносчиков (Hart et al., 1998; Hall, Williams, 2003). Например, предполагают, что процесс поглощения кадмия и свинца растениями может осуществляться с помощью тех же переносчиков, что и других двухвалентных катионов, таких как Zn^{2+} , Cu^{2+} , Fe^{2+} или через катионные каналы Ca^{2+} и Mg^{2+} (Azari et al., 1999; Clemens, 2001).

Соотношение пассивного и активного механизмов поступления тяжелых металлов в растения во многом зависит от их концентрации в почве. Отмечено, что при содержании металлов в микроколичествах (в пределах фонового уровня) основной вклад вносит активное метаболическое поглощение (Cataldo et al., 1983; Godbold, 1991). При наличии же во внешней среде высоких концентраций металлов поглощение носит преимущественно неметаболический характер и является результатом их диффузии в свободное пространство корня (Culter, Rains, 1974).

Установлено, что чрезвычайно легко поглощаются растениями ионы Cd, Br, Cs, тогда как Ba, Ti, Zr, Sc, Se – слабо (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Pb медленнее других тяжелых металлов поступает в растения и транспортируется в надземные органы (Foroughi et al., 1982; Серегин, Иванов, 1998).

Способность растений поглощать металлы из почвы характеризуется коэффициентом биологического поглощения (КБП), представляющим собой отношение содержания металла в растении к его содержанию в почве. По данным С.Ф. Покровской (1995), КБП свинца для многих растений (овес, кукуруза, горох и т.д.) составляет 0,001–0,005, а кадмия для этих же культур – 0,01–0,5. Отсюда следует, что одни и те же виды растений поглощают значительно больше кадмия, чем свинца.

Большое влияние на поступление металлов в растения оказывают физико-химические свойства почвы, на которой они растут: тип почвы, ее химический и механический составы, pH, содержание органического вещества, обменная катионная способность,

микрофлора и др. (Ильин, 1991; Sanità di Toppi, Gabbrielli, 1999; Rauser, 1999). Почвенные факторы могут избирательно увеличивать или уменьшать поступление тяжелых металлов в растения. Для многих металлов увеличение их поглощения растениями может быть обусловлено понижением pH почвы, добавлением хелатирующих веществ, использованием удобрений и др. (Cunningham, Ow, 1996). Например, по данным Гуннарссона (Gunnarsson, 1983), при снижении pH почвы с 7 до 5.5 содержание кадмия в тканях райграса возрастало в 4 раза. Внесение хелатора этилендиаминтетрауксусной кислоты (ЭДТА) в почву или питательный раствор увеличивало доступность кадмия и свинца для растений (Huang et al., 1997; Vassil et al., 1998). В большинстве случаев поглощение ионов тяжелых металлов растениями находится в прямой зависимости от их доступного содержания в почве или почвенном растворе, например, в виде свободных ионов (Wagner, 1993).

Существенное влияние на поступление тяжелых металлов в растения оказывают другие ионы (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). При этом наибольший антагонизм проявляют элементы-аналоги и гомологи (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989), а также катионы одинаковой валентности, способные образовывать сходные комплексы (Cataldo et al., 1983; Wierzbicka, 1987; Hart et al., 1998). В частности, свинец подавляет поглощение и передвижение в побеги Fe, Mn, Zn, нарушая процессы связывания ионов их носителями (Kannan, Keppler, 1976). Поглощение кадмия корнями растений снижается при добавлении в раствор Ca, Zn, Mn, Cu и Fe (Cataldo et al., 1983; Costa, Morel, 1993; Jalil et al., 1994; Gussarsson et al., 1995). Выявлен ингибирующий эффект кадмия на поглощение и аккумуляцию Zn, Cu, Mn и Ca (Wong et al., 1984; Yang et al., 1996; Metwally et al., 2005). Вместе с тем установлен синергизм при поступлении и транспорте ионов цинка и кадмия (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Yang et al., 2004). Так, показано, что при наличии в растворе цинка в концентрации 500 мкм/л и кадмия 50–100 мкм/л значительно увеличивается содержание кадмия в побегах и корнях растений *Sedum alfredii* (Yang et al., 2004).

Поступление тяжелых металлов в растения корневым путем может регулироваться механизмами, которые уменьшают их концентрацию на наружной поверхности мембраны клеток корня, в ре-

зультате чего меньшее количество металлов попадает в клетку. Например, связывание Cd^{2+} слизию, выделяемой кончиками корней кукурузы, снижало его концентрацию в плазмалемме (Morel et al., 1986).

Транспорт тяжелых металлов в растении. Основной путь ионов тяжелых металлов в корнях можно представить следующим образом: двухэтапное поглощение, транспорт по апопласту и симпласту до эндодермы и в базальные участки корня (Wierzbicka, 1987; Нестерова, 1989; Серегин, Иванов, 1997б, 2001). Проникновение их в центральный цилиндр происходит через молодую эндодерму со слабо развитыми поясками Каспари, а также частично через избирательно проницаемые мембраны протопласта в эндодерме. Из корней металлы транспортируются в выше расположенные органы по сосудам ксилемы с транспирационным током (Salt et al., 1995; Hart et al., 1998). Некоторые авторы предполагают общий механизм транспорта по ксилеме для ионов Cd, Ca, Cu, Zn, Mn, Fe (Cataldo et al., 1983) и Pb, Zn, Co, Mg (Wierzbicka, 1987). Показано, что Mn, Co, Zn и Cd перемещаются по ксилеме в катионной, а Fe – в анионной форме (Salt et al., 1995). Считается, что тяжелые металлы могут транспортироваться в растении как в виде катионов (Leita et al., 1996; Salt et al., 1999), так и в виде комплексов с аминокислотами (аспарагином, глутамином, гистидином) (Petit, Van de Geijn, 1978) или органическими кислотами (лимонной, фумаровой, малоновой) (Senden et al., 1992; Rauser, 1999; Sarret et al., 2002).

Исследованиями установлено, что дальний транспорт тяжелых металлов у растений может происходить и по сосудам флоэмы в системе органов донор – акцептор (Herren, Feller, 1996, 1997; Hart et al., 1998; Cakmak et al., 2000). С использованием радиографических методов у растений пшеницы зафиксирован флоэмный транспорт изотопов ^{109}Cd и ^{65}Zn из листьев в цветки и плоды (Yang et al., 1995; Herren, Feller, 1996; Popelka et al., 1996; Harris, Taylor, 2001), а также от листа к листу или к корню (Cakmak et al., 2000; Harris, Taylor, 2001; Page, Feller, 2005). Кадмий и цинк являются химически сходными элементами (Das et al., 1997), поэтому они могут транспортироваться в растении одинаковыми путями (Grant et al., 1998), однако подвижность цинка в сосудах флоэмы выше, чем кадмия (Page, Feller, 2005). Во флоэмном соке растений выявлены

различные типы лигандов (металлосвязывающие белки, никотинамины, цитраты), которые, очевидно, участвуют в транспорте ионов тяжелых металлов (Welch, 1995).

Скорости поглощения и транспорта металлов могут различаться у растений разных видов, и это является одной из причин, определяющих особенности их накопления и распределения (Coughtrey, Martin, 1978; Yang et al., 1995). Например, у растений райграса выявлена невысокая скорость передвижения ионов кадмия из корней в побеги, тогда как у клевера скорости и поглощения, и транспорта этого металла были высокими (Yang et al., 1995).

Необходимо отметить, что корневая система является мощным барьером на пути транспорта тяжелых металлов в надземные органы растений. При этом барьер апопластического транспорта включает в себя слой клеток протодермы с прилегающими клетками меристемы и эндодерму, а барьер симпластического транспорта составляют клетки центральной части апикальной меристемы (Wierzbicka, 1987; Enstone, Peterson, 1992; Серегин, Иванов, 1997б). Помимо корневого у растений существуют еще, как минимум, два физиологических барьера, где возможно связывание тяжелых металлов: на границе корень – стебель и стебель – соцветие (Ковда и др., 1979; Скрипниченко, Золотарева, 1981; Ильин, 1991).

Поступление тяжелых металлов в растения через листья. Значительное воздействие на растения может оказывать и поступление тяжелых металлов через листья. Так, например, в экспериментах с ячменем, морковью, капустой, пшеницей и рожью установлено, что 20–60% от общего содержания кадмия в растении поступало через лист из загрязненных металлом атмосферных осадков (Hovmand et al., 1983). Поглощение кадмия и цинка листьями (особенно вблизи промышленных предприятий) может даже превышать их корневое поступление в растения (Нестерова, 1989; Плеханова, Обухов, 1992). Механизм поглощения ионов тяжелых металлов листьями состоит из двух фаз: 1) неметаболического проникновения через кутикулу (которое рассматривается как главный путь поступления) и 2) метаболического переноса ионов через плазматические мембраны и протопласт клеток, т.е. их накопление против градиента концентрации (Kannan, 1980). Ионы металлов поступают в лист в основном через

устьица или кутикулу и транспортируются в корни и/или выше расположенные органы (Парибок, 1983; Welch et al., 1999; Cakmak et al., 2000; Harris, Taylor, 2001).

Доля внекорневого поступления тяжелых металлов в растения зависит от концентрации металла в воздухе и осадках, анатомо-морфологических особенностей листьев растений и других факторов. Например, свинец в отличие от некоторых других металлов при незначительных концентрациях плохо проникает в лист и почти не передвигается в нем (Little, 1973). Видимо, барьером для него выступают эпидермис и особенно кутикула. Напротив, в условиях сильного загрязнения через листья в растения может попадать до 50% свинца, содержащегося в воздухе (Лепнева, Обухов, 1987).

Способность листьев поглощать тяжелые металлы зависит также от их анатомических особенностей. В частности, чем сильнее опушенность или шероховатость листьев, тем интенсивнее поступают в них металлы из воздуха (Godzik, 1993). Существующие различия между растениями по поглощению тяжелых металлов листьями в значительной степени определяются видовыми особенностями строения и биохимического состава кутикулы и эпидермы (Picchioni et al., 1995; Cakmak et al., 2000).

Соединения металлов в составе аэрозолей и пыли, попадающие из воздуха на лист, удерживаются на нем в виде поверхностных отложений, а часть их может быть вымыта дождевой водой (Козаренко, Козаренко, 1996). Для разных элементов характерна неодинаковая эффективность вымывания. Например, свинец по сравнению с кадмием легко удаляется атмосферными осадками с поверхности листа (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989).

Точно определить конкретный вклад корневого и листового поглощения в повышение содержания тяжелых металлов в растительных тканях довольно трудно, так как прямой зависимости между их концентрацией в окружающей среде и в растениях, как правило, не существует.

В целом поступление тяжелых металлов в растения представляет собой сложный и комплексный процесс, зависящий от многих факторов: почвенных, экологических, биологических. Возможность поглощения металлов двумя путями (через корни и листья) повышает их содержание в растениях, усиливая тем самым опас-

ность загрязнения как для самого растения, так и для других живых организмов, включая человека.

1.3. Накопление и распределение тяжелых металлов в органах, тканях и клетках растений

При изучении влияния тяжелых металлов на растения большой интерес представляют сведения об их накоплении и содержании в растениях, а также распределении в органах, тканях и клетках.

Накопление тяжелых металлов растениями. По способности накапливать тяжелые металлы растения можно разделить на три группы: 1) аккумуляторы, накапливающие металлы главным образом в надземных органах как при низком, так и высоком содержании их в почве; 2) индикаторы, в которых концентрация металла отражает его содержание в окружающей среде и 3) исключители, у которых поступление металлов в побеги ограничено, несмотря на их высокую концентрацию в окружающей среде и накопление в корнях (Baker, 1981; Antosiewicz, 1992).

Растения, относящиеся к разным семействам, заметно различаются по способности накапливать тяжелые металлы (табл. 3). В зависимости от вида растений содержание в них тяжелых металлов может изменяться во много раз (до 100 и более) (Покровская, 1995). Причем для культурных растений, как правило, характерно более низкое накопление металлов, чем для дикорастущих видов тех же семейств (Козаренко, 1987). Более того, разные виды растений, а также сорта (линии) одного вида различаются по способности накапливать тяжелые металлы даже при одной и той же их концентрации в почве (Kuboi et al., 1986; Yang et al., 1995; Grant et al., 1998). Например, в условиях аэротехногенного загрязнения у лиственных пород деревьев (береза, рябина) содержание цинка, кадмия и свинца во всех органах растений значительно выше, чем у хвойных (сосна) (Федорова, Одинцова, 2005). При выращивании овощных культур на загрязненных кадмием почвах концентрация металла в листьях салата, шпината, сельдерея и капусты оказалась выше, чем в листьях томата, кукурузы, бобов и гороха (Davis, White, 1981). Выявлены существенные различия в содержании кадмия во всех органах (в том числе в клубнях) двух сортов картофеля (Dunbar et al., 2003) и в зерне изогенных линий твердой пшеницы (Harris, Taylor, 2001).

Таблица 3

**Способность высших растений различных семейств
к накоплению тяжелых металлов**

Металл	Степень накопления		
	Низкая	Средняя	Высокая
Кадмий*	Fabaceae	Apiaceae Cucurbitaceae Liliaceae Poaceae	Asteraceae Brassicaceae Chenopodiaceae Solanaceae
Свинец**	Apiaceae Brassicaceae Chenopodiaceae Fabaceae Ranunculaceae Salicaceae Saxifragaceae	Ericaceae Cyperaceae Poaceae	Asteraceae Betulaceae Fagaceae Rosaceae
Цинк***			Brassicaceae Caryophyllaceae Plumbaginaceae Violaceae

* По: Kuboi et al., 1986. ** По: Козаренко, 1987. *** По: Петрунина, 1974.

На накопление тяжелых металлов оказывает влияние и возраст растений (Мельничук, 1990). В экспериментах И.И. Скрипниченко и Б.Н. Золотаревой (1981) установлено, что содержание свинца в надземных органах 30-дневных растений овса по сравнению с 7-дневными существенно уменьшалось (в 1.5–14 раз в зависимости от концентрации металла в корнеобитаемой среде). В отличие от этого у растений бобов отмечено увеличение содержания цинка и кадмия в корнях и побегах от фазы 4-х листьев к фазе созревания семян. У пшеницы же с возрастом растений содержание цинка в надземной биомассе повышалось, а кадмия – снижалось (Гармаш, 1989).

Накопление тяжелых металлов в растениях может также зависеть от сезона и погодных условий года. Например, у растений бука концентрация кадмия в ксилемном соке резко повышалась в апреле и ранней осенью, а в летние месяцы сохранялась на сравнительно низком уровне (Glavac et al., 1990). Аналогичные результаты получены и в отношении травянистых растений: наименьшее содержание

кадмия и свинца в фитомассе пастбищных растений отмечено в летние месяцы, а ранней весной и поздней осенью оно повышалось (Vetter, 1982 – цит. по: Ильин, 1991). Полагают, что это обусловлено несовпадением темпов прироста биомассы растений (которые летом достигают максимума) с более или менее равномерным поступлением тяжелых металлов из почвы (Ильин, 1991).

Наконец, накопление тяжелых металлов в растениях зависит и от условий эксперимента: содержание кадмия и цинка в растениях-аккумуляторах было значительно выше при выращивании их на питательном растворе с добавлением этих элементов, чем на почвах, загрязненных ими (Brown et al., 1995; Pollard, Baker, 1996; Shen et al., 1997).

Распределение тяжелых металлов по органам растений. В отличие от накопления характер распределения тяжелых металлов по органам и тканям в большинстве случаев не зависит от эдафических и сезонных факторов и определяется главным образом свойствами металлов и видовыми особенностями растений (Choudhary et al., 1994; Yang et al., 1995). Кроме того, по мнению некоторых авторов (Florjijn, Van Beusichem, 1993b), распределение тяжелых металлов в растениях в большей степени определяется генотипом, чем их накопление.

Некоторые исследователи (Hara et al., 1976; Jastrow, Коеппе, 1980 – цит. по: Siedlecka, 1995) группируют тяжелые металлы по накоплению в органах растений следующим образом: 1) Cd, Fe, Cu, Co, Mo и 2) Pb, Sn, Ti, Ag, Cr, Zr, V – уровень аккумуляции в корнях высокий, а в побегах – средний и низкий соответственно; 3) Zn, Mn, Ni – уровень накопления в корнях и в побегах средний (рис. 2).

Виды растений, а также сорта могут заметно различаться по распределению тяжелых металлов по органам, что связано с особенностями поглощения ионов металлов корнями и их перемещения из корней в побеги (Florjijn, Van Beusichem, 1993a; Guo et al., 1995; Hart et al., 1998). Типичное распределение металлов в растениях на примере кадмия показано на рис. 3. В целом по содержанию тяжелых металлов в органах растений образуется следующий ряд (по убыванию): корень > стебель > листья > плоды или семена (Ильин, Степанова, 1981; Wagner, 1993; Grant et al., 1998).

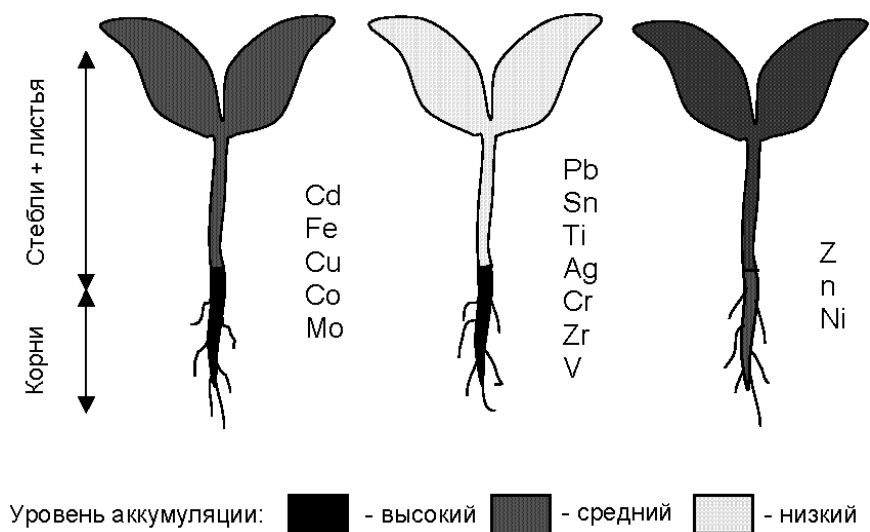


Рис. 2. Накопление тяжелых металлов в подземных и надземных органах растений (Siedleska, 1995)

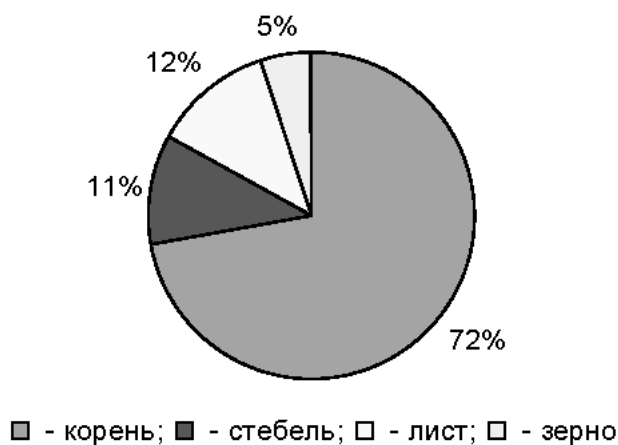


Рис. 3. Распределение кадмия в различных органах растений ячменя (по: Vassilev et al., 1998b)

Для разных видов этот порядок может несколько различаться (Козаренко, 1987; Antosiewicz, 1992). Устойчивые к тяжелым металлам виды растений накапливают их в корнях (исключители) или побегах (аккумуляторы).

Большинство видов растений накапливает тяжелые металлы (кадмий, свинец, цинк) преимущественно в корнях (Нестерова, 1989; Ильин, 1991; Ernst et al., 1992; Lozano-Rodríguez et al., 1997; Vassilev et al., 1998b; Серегин, Иванов, 2001; Kevrešan et al., 2003). Так, доля кадмия в корнях однолетних злаков составляет 54–91% от его общего содержания в растении (Brune et al., 1995; Vassilev et al., 1998b; Wójcik, Tukiendorf, 1999, 2005). Вместе с тем между видами растений имеются существенные различия в способности накапливать тяжелые металлы в корнях. В частности, в корнях ржи и пшеницы аккумулируется значительно больше кадмия, чем в корнях кукурузы (Wójcik, Tukiendorf, 1999). Полученные нами данные (табл. 4) о содержании свинца у некоторых видов растений семейства Poaceae также показывают, что в корнях *Phleum pratense*, *Bromopsis inermis* и *Setaria viridis* накапливается значительно больше металла, чем в побегах. Например, при использовании нитрата свинца в концентрации 200 мг/кг субстрата количество металла в корнях изученных злаков было в 11–19 раз (в зависимости от вида растения) выше, чем в побегах. Однако независимо от концентрации металла в корнеобитаемой среде доля свинца в корнях *P. pratense* и *B. inermis* оказалась несколько выше (94–97% от общего содержания в растении), чем у *S. viridis* (85–92%).

Способность корней задерживать тяжелые металлы снижает их транспорт в надземные органы растений (Wagner, 1993; Grant et al., 1998). В то же время многочисленными опытами установлено, что с увеличением концентрации тяжелых металлов во внешней среде наряду с возрастанием их содержания в корнях повышается количество металлов и в надземных органах – стеблях и листьях. Это говорит о том, что защитные механизмы и барьеры, функционирующие на уровне клеток и тканей корня, не в состоянии полностью предотвратить попадание тяжелых металлов в побеги растений. В среднем надземные органы содержат в 10–15 раз (Крупа, Bażynski, 1995; Kovačević et al., 1999), а по некоторым данным в 200 раз меньше тяжелых металлов (Шевякова и др., 2003), чем

корни. Установлено, что доля кадмия, свинца и цинка в побегах однолетних растений варьирует от 6 до 35%, а в некоторых случаях – до 46% от общего содержания в растении (Скрипниченко, Золотарева, 1981; Ильин и др., 1985; Brune et al., 1995; Wójcik, Tukiendorf, 1999, 2005; Ramos et al., 2002).

Таблица 4

**Накопление свинца в подземных и надземных органах
60-дневных растений злаков в зависимости от его концентрации
в корнеобитаемой среде**

Вид	Концентрация нитрата свинца, мг/кг субстрата	Содержание свинца, мг/кг сухого вещества	
		Корень	Побег
<i>Phleum pratense</i>	200	802.8	43.4
	300	1091.4	75.8
	400	1533.8	81.2
<i>Bromopsis inermis</i>	200	445.0	26.3
	300	1109.4	38.1
	400	1483.6	81.2
<i>Setaria viridis</i>	200	736.1	67.5
	300	694.4	93.0
	400	1581.4	271.5
	800	2801.9	386.3

При анализе данных о распределении кадмия у многолетних (*Phleum pratense*, *Bromopsis inermis*) и однолетнего (*Setaria viridis*) видов злаков нами установлено, что содержание металла в побегах растений в 4–36 раз ниже (в зависимости от вида и концентрации металла), чем в корнях (табл. 5). Причем в побегах *S. viridis* накапливается значительно больше кадмия (10–20% от общего содержания в растении) по сравнению с *P. pratense* и *B. inermis* (3–8%).

Исследования многих авторов свидетельствуют о том, что некоторые тяжелые металлы способны к перемещению в генеративные органы и семена (Ильин и др., 1985; Hart et al., 1998). В частности, кадмий обнаружен в семенах кукурузы, овса и гречихи (Захарова, 1985), пшеницы (Первунина и др., 1987; Harris, Taylor, 2001), ячменя (Покровская, 1995; Vassilev et al., 1998b). Однако содержание тяжелых металлов в генеративных органах, как правило, невелико (Ильин 1991; Grant et al., 1998). Например, концентрация свинца в зерне у 20 сортов риса оказалась на 1–2 порядка ниже, чем в

листьях, стеблях и корнях и варьировала от 0.46 до 2.68 мг/кг сухой массы (Liu et al., 2003). Это имеет не только большое биологическое значение (сохранение способности к репродукции), но и представляет практический интерес (возможность выбора культур с менее загрязняемой товарной продукцией) (Ильин и др., 1985). При значительном повышении уровня металлов в почве их содержание в семенах и плодах увеличивается. Так, при выращивании 17 сортов сои концентрация кадмия в семенах была в 3–5 раз больше при высоком уровне металла в корнеобитаемой среде по сравнению со средним (Arao et al., 2003).

Таблица 5

**Накопление кадмия в подземных и надземных органах
60-дневных растений злаков в зависимости от его концентрации
в корнеобитаемой среде**

Вид	Концентрация сульфата кадмия, мг/кг субстрата	Содержание кадмия, мг/кг сухого вещества	
		Корень	Побег
<i>Phleum pratense</i>	3.2	69.0	3.7
	6.4	148.5	5.7
	12.8	177.8	5.0
	25.6	629.7	28.7
<i>Bromopsis inermis</i>	3.2	54.6	3.5
	6.4	65.1	5.8
	12.8	172.8	10.2
	25.6	190.3	12.6
<i>Setaria viridis</i>	3.2	81.9	20.8
	6.4	116.1	26.9
	12.8	137.6	26.4
	25.6	289.4	31.5

Наименьшее содержание тяжелых металлов в репродуктивных органах растений связано, как полагают, с функционированием защитных механизмов, препятствующих их проникновению в эти органы (Ильин, 1991; Moral et al., 1994). Хотя существует и иная точка зрения. Так, Аустенфелд (Austenfeld, 1979) считает, что содержание тяжелых металлов в плодах минимально потому, что репродуктивная фаза наступает относительно поздно, и плоды соответственно меньше (по времени), чем вегетативные органы, подвергаясь воздействию избыточной концентрации металлов.

Следует заметить, что до определенного уровня, неодинакового для разных видов, накопление тяжелых металлов в надземных органах не оказывает токсического действия на растения. При сильном загрязнении окружающей среды содержание тяжелых металлов в них значительно увеличивается, что вызывает сильно выраженное угнетение роста и развития растений, нарушение основных физиологических процессов (Vassilev et al., 1995).

Распределение тяжелых металлов в тканях. При изучении распределения тяжелых металлов в тканях корня установлено, что большая их часть локализована в ризодерме и коре (Серегин, Иванов, 1997а; Wójcik, Tukiendorf, 1999). Структурные особенности клеток эндодермы и центрального цилиндра ограничивают поступление металлов в сосуды ксилемы, а следовательно, и в надземные органы растения (Серегин, Иванов, 2001). Однако с повышением концентрации металла в среде увеличивается его содержание и в эндодерме (Leblowa et al., 1986; Punz, Sieghardt, 1993; Wójcik, Tukiendorf, 2005). Например, с помощью радиографических и гистохимических методов показано накопление большого количества кадмия и свинца у растений в эндодерме корня и частичное попадание его в стель (Нестерова, 1989; Серегин, Иванов, 1997б; Wójcik, Tukiendorf, 2005). Эти данные, а также исследования с применением электронной микроскопии подтвердили преимущественное перемещение тяжелых металлов (в частности, кадмия и свинца) в коре корня по апопласту (Нестерова, 1989; Серегин, Иванов, 2001), а в стеле их распределение носит внутриклеточный характер (Wójcik, Tukiendorf, 2005).

Сравнительно слабо изучено проникновение металлов в меристемы корней. С использованием радиографического и спектрометрического анализов установлено присутствие ^{65}Zn и ^{106}Cd в апикальной меристеме как главного, так и боковых корней пшеницы (Haslett et al., 2001; Page, Feller, 2005). По данным некоторых авторов (Lane, Martin, 1982; Wierzbicka, 1987), свинец практически отсутствует в области покоящегося центра, возможно, из-за барьеров в апопласте (Lane, Martin, 1982).

Сведений о распределении тяжелых металлов в тканях листьев и стебля растений сравнительно немного. Выявлено значительное накопление цинка и кадмия в клетках эпидермиса листьев ячменя

(Brune et al., 1994, 1995) и кукурузы (Wójcik, Tukiendorf, 2005), а также у чувствительных экотипов *Silene vulgaris* (Chardonnens et al., 1998). Вместе с тем, если в клетках мезофилла листа растений *S. vulgaris* отмечено очень низкое содержание кадмия по сравнению с эпидермальными клетками (Chardonnens et al., 1998), содержание цинка и кадмия в клетках мезофилла и эпидермиса листа ячменя было практически равным (Brune et al., 1995). Брун и соавт. (Brune et al., 1994), изучая аккумуляцию цинка в тканях листа ячменя, установили, что при низкой концентрации металла в питательном растворе (0.002 мМ/л) более 80% цинка (от общего содержания в листе) находилось в протопласте клеток мезофилла листа (табл. 6). Авторы полагают, что это связано с тем, что цинк необходим для нормального роста растений. При высокой концентрации цинка (0.4 мМ/л) в питательном растворе содержание цинка в клетках эпидермиса увеличилось в 19 раз, хотя его содержание в клетках мезофилла возрастало при этом только в 2.5 раза. Аналогично изменялось содержание кадмия в тканях листа ячменя при увеличении его концентрации в растворе (Brune et al., 1995). Такое распределение металлов в тканях листа рассматривается в качестве способа защиты хлоропластов и, следовательно, процесса фотосинтеза от их токсического действия (Krupa et al., 1993; Thomas, Singh, 1996).

Таблица 6

**Содержание цинка (нмоль/г сырого веса)
в тканях листа растений ячменя (по: Brune et al., 1994)**

Ткань листа	Концентрация цинка в растворе, мМ/л	
	0.002	0.4
Мезофилл	60	149
Эпидермис	8	151
Ксилема	0.7	22

Небольшое количество тяжелых металлов было обнаружено в проводящих тканях первого листа: цинка у ячменя (Brune et al., 1994), а кадмия и свинца – у кукурузы (Серегин, Иванов, 19976).

Распределение тяжелых металлов в клетке весьма неравномерно. Значительная часть поступившего металла задерживается в клеточной оболочке (Рудакова и др., 1988; Taylor, 1991; Сере-

гин, Иванов, 1997б; 2001). Связывание тяжелых металлов клеточной стенкой выявлено как для клеток корня (Wagner, 1993; Lozano-Rodríguez et al., 1997; Grant et al., 1998; Cakmak et al., 2000), так и листа (Brune et al., 1994; Lozano-Rodríguez et al., 1997; Ramos et al., 2002). Например, доля кадмия, локализованного в клеточной стенке листьев салата, составила 64% от его общего содержания в клетке (Ramos et al., 2002), а доля цинка, прочно связанного в клеточной стенке листьев ячменя, оказалась еще выше – 77% (Brune et al., 1994). Иммобилизация тяжелых металлов клеточной стенкой считается одним из наиболее важных защитных механизмов от их токсического действия (Рудакова и др., 1988; Davies et al., 1991).

При высоких концентрациях металла в корнеобитаемой среде его ионы проникают через клеточную стенку и плазмалемму в цитоплазму клеток. При этом избыток ионов металлов из цитозоля удаляется в вакуоль. Существуют многочисленные доказательства вакуолярной изоляции ионов металлов в клетках корня и побега (Vogeli-Lange, Wagner, 1990; Sanità di Toppi, Gabbrielli, 1999; Navari-Izzo, Quartacci, 2001). Например, значительное количество цинка и кадмия (63% и 73% от общего содержания в клетке соответственно) обнаружено в вакуоли клеток листа ячменя (Brune et al., 1994, 1995). Особенно высокие концентрации кадмия, аккумулирующиеся в виде аморфных кристаллов размером до 150 мкм, выявлены в вакуолях трихом (эпидермальных волосков) (Salt et al., 1995; Küpper et al., 2000; Choi et al., 2001). Иммобилизация ионов тяжелых металлов в вакуоли помогает исключить их из метаболически активных компартментов клетки (Carrier et al., 2003).

Незначительное количество тяжелых металлов было выявлено в хлоропластах, митохондриях и ядре (Khan et al., 1984; Wierzbiska, 1987; Carrier et al., 2003). Так, в исследованиях Брун с соавт. (Brune et al., 1994) показано, что при повышении концентрации цинка в гидропонной среде в 200 раз его содержание в хлоропластах клеток листа ячменя практически не меняется (табл. 7). В хлоропластах клеток листа салата количество кадмия оказалось также невысоким (Ramos et al., 2002). Очевидно, ионы тяжелых металлов в хлоропластах не накапливаются, несмотря на то, что в их мем-

бранах обнаружена Cd/Zn транспортирующая АТФаза, указывающая на возможность поступления металлов в эти органеллы (Ferro et al., 2003). В отличие от этого у морских водорослей, лишенных клеточной стенки (*Chlamidomonas rienhardtii*) и вакуоли (*Euglena gracilis*), в хлоропластах содержится около 50–60% поглощенного кадмия (Nagel et al., 1996; Mendosa-Cózalt, Moreno-Sánchez, 2005). Эти результаты показывают, что хлоропласты способны накапливать тяжелые металлы в том случае, когда в растительной клетке отсутствуют клеточная стенка и вакуоль.

Таблица 7

Содержание цинка (нмоль/г сырого веса) и его распределение в клетке листа растений ячменя (по: Brune et al., 1994)

Клеточный компартмент	Содержание цинка в растворе, мМ/л	
	0.002	0.4
Протопласт мезофилла	60	149
Вакуоль	4	95
Хлоропласт	28	30
Цитоплазма	55	54

Имеются также сведения, что определенное количество тяжелых металлов накапливается в других клеточных органеллах. К примеру, опыты с радиоактивно меченым цинком выявили его нахождение в рибосомальной, ядерной и митохондриальной фракциях клеток корня и листа конских бобов (Polar, 1976). Присутствие свинца обнаружено в ядрах и митохондриях клеток корней проростков редьки (Lane, Matrin, 1982).

Таким образом, растения способны поглощать и накапливать не только ионы металлов, необходимых для их жизнедеятельности, но и металлов, функциональная роль которых пока не выяснена. На уровне целого растения градиент концентрации тяжелых металлов уменьшается от корня к соцветиям, что ограничивает их поступление в репродуктивные органы (соцветия, плоды, семена). На уровне тканей значительное количество металлов локализуется в ризодерме, коре и эпидермисе. На клеточном уровне избыток металлов аккумулируется в связанном малоактивном состоянии в клеточной стенке и вакуоли, в результате чего снижается их токсическое действие на цитоплазму клетки.

1.4. Гипераккумуляция тяжелых металлов растениями и возможности их использования для восстановления загрязненных почв

Как показывают исследования, некоторые виды растений могут успешно расти на почвах с повышенным естественным уровнем содержания тяжелых металлов или загрязненных в результате хозяйственной деятельности человека и накапливать значительное количество металлов в надземных органах (Baker et al., 1994a; McGrath et al., 1997; Palmer et al., 2001). Аккумуляция тяжелых металлов растениями хорошо известна и к настоящему времени описаны различные «стратегии», используемые в таких случаях высшими растениями (Прасад, 2003).

Гипераккумуляция (сверхнакопление) представляет собой одну из стратегий устойчивости растений к металлам, связанную со способностью концентрировать их в тканях надземных органов (Baker, Whiting, 2002). Термин «гипераккумулятор» (сверхнакопитель) относится к растениям, накапливающим металлы в побегах до концентраций, которые на 1–3 порядка превышают концентрации металлов в тканях рядом растущих «нормальных» растений (Baker, Brooks, 1989). Сверхнакопление показано для Pb, Ni, Co, Cu, Zn, Cd, Se, As (табл. 8). Минимальные концентрации для ряда металлов, позволяющие относить растения к гипераккумуляторам,

Таблица 8

Содержание тяжелых металлов в некоторых растениях-гипераккумуляторах, произрастающих на загрязненных почвах
(* по: Baker, Walker, 1990; ** по: Brown et al., 1994)

Металл	Вид	Концентрация металла в побеге, мг/кг сухой массы
Cd	<i>Thlaspi caerulescens</i>	1800*
Cu	<i>Ipomea alpina</i>	12300*
Co	<i>Haumaniastrum robertii</i>	10200*
Pb	<i>Thlaspi rotundifolium</i>	8200*
Mn	<i>Macadamia neurophylla</i>	51800*
Ni	<i>Psychotria douarrei</i>	47500*
Zn	<i>Thlaspi caerulescens</i>	51600**

представлены в табл. 9. Уровни накопления металла в тканях побега растений могут быть значительно выше, чем его содержание в почве или питательном растворе, и различаться даже у одного вида в зависимости от концентрации элемента в корнеобитаемой среде (табл. 10). Некоторые виды-сверхнакопители способны аккумулировать тяжелые металлы в корнях и побегах (Cunningham et al., 1995; Salt et al., 1998; Clemens et al., 1999).

Таблица 9

Минимальные концентрации различных металлов в надземных органах растений, позволяющих относить их к гипераккумуляторам
(по: Brooks, 1998; * по: Baker, Brooks, 1989)

Накапливаемый металл	Содержание металла, мкг/г сухой массы
Cd, As	100
Co, Cu, Cr, Ni, Pb	1000
Mn, Zn*	10000

Таблица 10

Содержание тяжелых металлов в надземных органах растений-гипераккумуляторов

Вид	Металл	Концентрация металла		Источник
		в среде	в побеге, мг/кг сухой массы	
<i>Brassica juncea</i>	Pb	10 ⁻³ М/л	4700*	Jiang et al., 2000
<i>Thlaspi caerulescens</i>	Zn	500 мМ/м ³	28000	Shen et al., 1997
	Zn	1000–4000 мкг/г субстрата	5000–20000	Küpper et al., 1999
<i>Arabidopsis halleri</i>	Cd	10 мкМ/л	150	Bert et al., 2003
	Zn	250–1000 мкМ/л	10000–32000	Zhao et al., 2000
<i>Sedum alfredii</i>	Cd	12.5–400 мкМ/л	2000–6500** 1000–9000***	Yang et al., 2004

* В гипокотиле. ** В стебле. *** В листе.

Число растений-сверхнакопителей ограничено, поэтому поиск видов растений, накапливающих избыток тяжелых металлов, привлекает внимание многих исследователей (Kumar et al., 1995; Brown et al., 1995; Robinson et al., 1998; Yang et al., 2004; Холодо-

ва и др., 2005; Серегин, Кожевникова, 2006). К настоящему времени выявлено более 400 видов растений-гипераккумуляторов, относящихся к 45 семействам. Причем среди них около 300 (почти 75%) видов растений являются накопителями никеля и только 20–30 видов аккумулируют цинк, медь, кобальт (Baker, Brooks, 1989; Vázquez et al., 1994; Прасад, 2003; Серегин, Кожевникова, 2006). Список растений-гипераккумуляторов цинка (табл. 11) включает около 20 видов, представленных преимущественно растениями семейства Brassicaceae (11 видов рода *Thlaspi* и 1 вид рода *Arabidopsis*), а также относящихся к другим семействам и родам (*Silene*, *Armeria*, *Viola*) (Петрунина, 1974; Baker, Brooks, 1989). Сверхнакопление кадмия и свинца – еще более редкое явление среди высших растений. Например, о способности к накоплению кадмия

Таблица 11

Некоторые виды растений, способные к гипераккумуляции тяжелых металлов (по: Петрунина, 1974; Прасад, 2003; Серегин, Кожевникова, 2006)

Род, вид	Накапливаемый металл
<i>Alyssum</i> (около 50 видов)	Ni
<i>Arabidopsis halleri</i>	Cd, Zn
<i>Armeria maritima</i>	Pb, Zn
<i>Armeria plantaginea</i>	Zn
<i>Brassica juncea</i>	Cd, Cu, Ni, Pb, Se, Zn
<i>Helianthus annuus</i>	Pb
<i>Leucocroton</i> (около 30 видов)	Ni
<i>Minuartia verna</i>	Ni, Zn
<i>Thlaspi</i> (более 20 видов)	Ni
<i>Thlaspi alpestre</i>	Zn
<i>Thlaspi caerulescens</i>	Cd, Pb, Zn,
<i>Thlaspi calaminarie</i>	Zn
<i>Thlaspi cepeaefolium</i>	Zn
<i>Thlaspi goesingense</i>	Cd, Ni
<i>Thlaspi rotundifolium</i>	Pb
<i>Sedum alfredii</i>	Cd, Zn
<i>Silene cucubalus</i>	Zn
<i>Phyllanthus</i> (более 40 видов)	Ni
<i>Polycarpea glabra</i>	Pb, Zn
<i>Viola calaminaria</i>	Zn

указывалось только в отношении растений-гипераккумуляторов цинка – *Thlaspi caerulescens* и *Arabidopsis halleri* (Vázquez et al., 1992; Brown et al., 1995; Knight et al., 1997; Küpper et al., 2000; Lombi et al., 2001) и гипераккумулятора никеля – *T. goesingense* (Lombi et al., 2000). Среди растений-сверхнакопителей выявлены представители семейства Brassicaceae, которые накапливают свинец (*Thlaspi*). Причем некоторые растения, в частности *Brassica juncea*, способны аккумулировать не один, а несколько тяжелых металлов – Cd, Cu, Ni, Zn, Pb и Se (Kumar et al., 1995; Salt et al., 1995; Blaylock et al., 1997; Raskin et al., 1997), что имеет важное значение, поскольку загрязнение почв редко ограничивается одним металлом.

Гипераккумулялирующие генотипы являются основой для фиторемедиации (от греческого «фитон» – растение и латинского «ремедиум» – восстанавливать) – современной технологии очистки загрязненных почв с использованием зеленых растений (рис. 4) (Cunningham, Ow, 1996; Chaney et al., 1997; Salt et al., 1998; Long et al., 2002). Фиторемедиацию признали эффективным и экономически выгодным методом очистки почв после того, как была выявлена и изучена способность ряда растений накапливать в побегах в десятки – сотни раз больше тяжелых металлов по сравнению с другими растениями (Baker et al., 1994a, b; Salt et al., 1996; McGrath, et al., 2002).

По мнению некоторых исследователей (Kärenlampi et al., 2000; Прасад, 2003), растения, идеально подходящие для целей фиторемедиации, должны обладать следующими свойствами: 1) способностью аккумулировать металл (ы) преимущественно в надземных органах; 2) устойчивостью к накапливаемому металлу; 3) быстрыми темпами роста и большой биомассой; 4) высокой способностью к отрастанию после скашивания. При этом гипераккумуляция и металлоустойчивость являются наиболее важными свойствами растений для фиторемедиации (Chaney et al., 1997).

В настоящее время идентифицировано свыше 200 наземных видов растений, которые характеризуются высоким естественным (приобретенным в процессе эволюции) уровнем устойчивости к определенному металлу (например, Zn, Ni, Co, Cu) и обладают способностью аккумулировать высокие уровни этих металлов в

побегах (Baker, Brooks, 1989; Chaney et al., 1997). Это указывает на наличие определенного видового разнообразия растений для применения их в целях фиторемедиации. Однако большинство видов растений-гипераккумуляторов сравнительно небольшие по размерам и медленно растут, что ограничивает возможности их использования для широкомасштабной очистки загрязненных почв (Ebbs et al., 1997; Прасад, 2003).

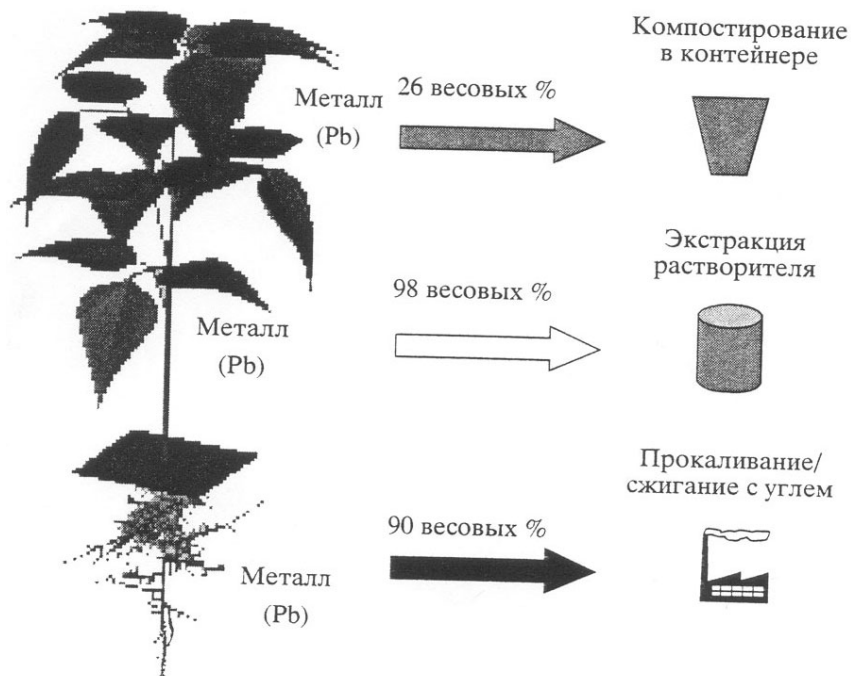


Рис. 4. Извлечение металлов (на примере свинца) при помощи растений из почвы (Прасад, 2003)

Для концентрирования свинца используют сжигание растительной биомассы с углем или компостирование. Часть убранной биомассы сжигают с углем в топке тепловой электростанции, другую часть компостируют в контейнерах, а третью – экстрагируют раствором хелатирующего агента. Сжигание с углем привело к накоплению Pb в виде мелких частичек золы, что уменьшило степень загрязнения растительного материала на 90%, компостирование – на 26%, а две последовательных экстракции удаляли 98% свинца

Выявление новых видов растений, способных к сверхнакоплению тяжелых металлов, имеет важное значение для успешной фиторемедиации почв. В частности, недавно был обнаружен сверхнакопитель цинка *Sedum alfredii* (Yang et al., 2001). При его выращивании в присутствии цинка (80 мг/л питательного раствора) концентрация металла в побегах была выше 20000 мг/кг сухой массы (Yang et al., 2002). Как оказалось, растения этого вида способны также к сверхнакоплению кадмия (Yang et al., 2004). Например, при использовании кадмия в концентрации 400 мкМ/л питательного раствора содержание его в листьях и побегах растений *S. alfredii* составило 9000 и 6500 мг/кг сухой массы соответственно. Существенно, что растения *S. alfredii* не только способны к гипераккумуляции металлов в побегах, но и обладают биологическими характеристиками, важными для целей фиторемедиации – быстрыми темпами роста и накопления большой биомассы, способностью к вегетативному размножению и отрастанию после 3–4-разового скашивания за сезон.

В настоящее время существуют две стратегии использования растений для «извлечения» тяжелых металлов из почв (Salt et al., 1998; Прасад, 2003). Первая из них предполагает использование растений-сверхнакопителей, таких как *Thlaspi caerulescens* или *Alyssum bertolonii* (Baker et al., 1994a, b; Salt et al., 1996, 1998; Robinson et al., 1998). Эти растения специфично поглощают один или два металла, накопление у них небольшой биомассы коррелирует с очень высокими концентрациями металла в побегах (Baker, Brooks, 1989; Palmer et al., 2001). Вторая стратегия основана на использовании высокопродуктивных растений, которые не являются металлоспецифичными, формируют большую надземную биомассу, но количество тяжелых металлов в ней сравнительно невысокое (Greger, Landberg, 1999; Carrier et al., 2003).

Способность растений очищать почвы от ионов тяжелых металлов ограничена многими факторами. Среди них можно назвать: доступность металла в почве для поглощения корнями растений, скорость поглощения его корнями, транспорт металла из корня в побег, а также устойчивость растения (Прасад, 2003). Использование синтетических хелатов существенно увеличивает поглощение тяжелых металлов (Pb, Cd) и их перемещение из корней в побеги

(Blaylock et al., 1997; Huang et al., 1997). Создание трансгенных растений с определенными физиолого-биохимическими характеристиками, способствующими сверхнакоплению тяжелых металлов – один из возможных путей развития фиторемедиации как эффективной практической технологии (Brown et al., 1995; Chaney et al., 1997; Kärenlampi et al., 2000). Однако прогресс в этом направлении пока затруднен недостаточным пониманием физиологических, биохимических и молекулярных механизмов, лежащих в основе гипераккумуляции тяжелых металлов растениями.

В целом следует еще раз подчеркнуть, что усиливающееся техногенное загрязнение окружающей среды (воздуха, воды, почвы) тяжелыми металлами является в настоящее время серьезной экологической проблемой. Тяжелые металлы в высоких концентрациях чрезвычайно опасны для живых организмов, в том числе растений. Многие из металлов обладают высокой подвижностью, легко поглощаются растениями и накапливаются в них, а затем через пищевые цепи поступают в организм животных и человека. Возрастание содержания тяжелых металлов в окружающей среде сопровождается его увеличением в растениях и оказывает негативное влияние на их рост и развитие, что является показателем серьезных изменений и/или нарушений основных физиологических процессов.

ГЛАВА 2

ВЛИЯНИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА ОСНОВНЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ РАСТЕНИЙ

Изучение влияния тяжелых металлов на физиологические процессы растений началось еще в 70-е годы прошлого столетия. За годы исследований было выяснено, что тяжелые металлы не только тормозят рост и развитие растений, но и оказывают множественное негативное действие на фотосинтез, дыхание, водный обмен и минеральное питание. Последние достижения биохимии, молекулярной биологии и генетики позволили более глубоко проанализировать механизмы воздействия тяжелых металлов на эти процессы. Тем не менее приходится констатировать, что до сих пор многие аспекты их действия на растительный организм изучены недостаточно полно.

2.1. Рост

Исследованию воздействия тяжелых металлов на процессы роста растений посвящено довольно большое число публикаций (Bazzaz et al., 1974; Ковда и др., 1979; Первунина, Зырин, 1980; Stiborova et al., 1986; Нестерова, 1989; Алексеева-Попова, 1991; Breskle, 1991; Титов и др., 1995; Maksymiec, 1997; Vassilev, Iordanov, 1997; Prasad et al., 2001; Sandalio et al., 2001; Иванов и др., 2003; Демченко и др., 2005 и др.), в том числе целый ряд обзоров (Foy et al., 1978; Barceló, Poschenrieder, 1990; Мельничук, 1990; Гуральчук, 1994; Sanità di Toppi, Gabbrielli, 1999; Серегин, Иванов, 2001; Vassilev, 2002 и др.). Анализ этих работ показывает, что торможение роста является общим проявлением токсичности тяжелых металлов для растений, что связано в первую очередь с их прямым действием на деление и растяжение клеток.

Влияние тяжелых металлов на рост делением. Первые исследования влияния тяжелых металлов на ростовые процессы

касались только роста растяжением, поскольку считалось, что он более чувствителен к действию металлов (Jordan, 1975; Lane et al., 1978). Однако в дальнейшем было установлено, что ионы металлов оказывают сильное негативное воздействие и на клеточное деление. Известно, что интенсивное деление клеток происходит в апикальных меристемах корня и побега, и формирование всех органов растения связано в первую очередь с функционированием меристематических клеток (Полевой, Саламатова, 1991; Медведев, 2004). Поэтому исследования, касающиеся влияния тяжелых металлов на деление клеток, проводят в большинстве случаев с использованием меристем корня. Изучение митотической активности клеток меристемы корня у разных видов растений (гороха, лука, ячменя, *Crepis capillaries*, *Lathyrus odoratus*) показало, что в присутствии тяжелых металлов в высоких концентрациях замедляется интенсивность клеточных делений, уменьшается количество клеток на всех фазах митоза, увеличивается продолжительность отдельных фаз и всего митотического цикла (Ваулина и др., 1978; Мельничук и др., 1982; Powell et al., 1986; Breskle, 1991; Бессонова, 1991; Серегин, Иванов, 2001). Например, в экспериментах В.П. Бессоновой (1991) в присутствии цинка в концентрации 0.4 мМ (табл. 12) у растений *Lathyrus odoratus* отмечены снижение интенсивности деления клеток в меристеме корня, а также уменьшение общего числа образовавшихся в меристеме клеток и клеток, перешедших к растяжению. Вместе с тем продолжительность митоза, в частности метафазы, значительно увеличивалась.

Таблица 12

Клеточный анализ роста корней *Lathyrus odoratus* в присутствии цинка (0.4 мМ) (по: Бессонова, 1991)

Показатель	Контроль	Zn ²⁺
Интенсивность деления (число клеток, образующихся из тысячи за 1 ч), тыс.	58.1±4.2	35.2±3.1
Общее число клеток, образовавшихся в корне за 1 ч, тыс.	10.2±1.2	3.91±0.16
Продолжительность митоза, мин.	140.0±2.1	159.0±2.5
Продолжительность метафазы, мин.	30.0±1.2	43.0±5.1
Число клеток, перешедших к растяжению в течение 1 ч, тыс.	11.0±1.1	5.2±0.5

Помимо негативного влияния на митотическую активность клеток тяжелые металлы могут замедлять пресинтетический (G1) и постсинтетический (G2) этапы клеточного деления (Liso et al., 1984; Powell et al., 1986).

Следует также отметить, что повышенные концентрации тяжелых металлов могут вызывать в меристематических клетках корней различные цитогенетические нарушения. Например, при увеличении концентрации кадмия в субстрате у растений *Crepis capillaries* наблюдалась сильная спирализация хромосом во всех фазах клеточного деления, неравное расхождение хромосом к полюсам клетки или полное отсутствие расхождения, появление тетраплоидных клеток (Баулина и др., 1978). Аналогичные данные получены и в отношении других тяжелых металлов: цинка, никеля, свинца (Van Assche, Glijsters, 1990; Бессонова, 1991; Довгалюк и др., 2001; Демченко и др., 2005). Некоторые тяжелые металлы (кадмий, никель) вызывают также повреждение ядра (Liu et al., 2003/4), нарушают синтез РНК и ингибируют активность рибонуклеазы (Shan, Dubey, 1998).

В основе отмеченных выше нарушений клеточного деления лежит прежде всего способность связывания ионов металлов с сульфгидрильными группами белков веретена и ферментов, ответственных за прохождение митоза, в результате чего эти белки теряют свою активность (Бессонова, 1991; Иванов и др., 2003; Серегин, Кожевникова, 2006).

Сведений о влиянии тяжелых металлов на апикальные меристемы стебля высших растений в доступной нам литературе обнаружить не удалось. Вместе с тем вполне логично предполагать возможность такого влияния. В проведенных нами экспериментах по изучению воздействия свинца и кадмия на апикальные стеблевые меристемы (апекс, конус нарастания) однолетних злаков было обнаружено значительное уменьшение размера апекса (рис. 5) и снижение темпов заложения на нем вегетативных и репродуктивных органов даже в присутствии относительно невысоких концентраций металлов в субстрате (Казнина, 2003). Высокие же концентрации уксуснокислого кадмия (800 и более мг/кг субстрата) приводили к остановке роста и развития конуса нарастания, а также к нарушению органогенеза у растений (Казнина и др., 2006б). По всей

видимости, в основе отмеченного негативного действия тяжелых металлов на клетки стеблевой апикальной меристемы лежат механизмы, аналогичные тем, которые известны в отношении меристемы корня. Однако вопрос о том, связаны ли отмеченные эффекты в большей степени с прямым действием металлов на деление клеток апекса или вызваны иными причинами, остается открытым.

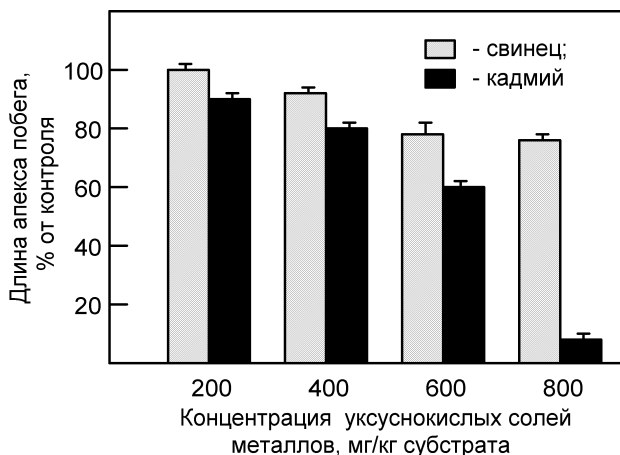


Рис. 5. Влияние свинца и кадмия на длину апекса побега растений овса

Необходимо также подчеркнуть, что тяжелые металлы обладают мутагенным действием и могут вызывать хромосомные aberrации. Например, в экспериментах А.Р. Рупошева (1976) обработка семян *Crepis capillaries* растворами азотнокислых солей кадмия, свинца и меди в концентрации 0.1 М приводила к увеличению числа хромосомных aberrаций в метафазе клеток (табл. 13). Причина подобного явления кроется во взаимодействии ионов металлов с молекулой ДНК, в результате чего уменьшается стабильность ее структуры (Рупошев, Гарина, 1976; Wierzicka, 1994).

Влияние тяжелых металлов на рост растяжением. Как уже было отмечено, тяжелые металлы оказывают негативное действие и на растяжение клеток. Так, кадмий в концентрации 50 мкМ ингибировал рост растяжением клеток корня у растений кукурузы, риса и

пшеницы (Wójcik, Tukendorf, 1999), а в концентрации 25 мкМ – клеток листа у растений *Brassica juncea* (Haag-Kerwer et al., 1999). Повышение содержания цинка в питательной среде до 32 мкМ замедляло рост клеток корня у овсяницы красной (Powell et al., 1986), а увеличение уровня свинца до 20 мкМ – клеток стебля у разных сортов риса (Yang et al., 2000). Механизм воздействия тяжелых металлов на рост растяжением связан в первую очередь со снижением эластичности клеточных стенок. Обладая большим сродством к SH-группам, ионы металлов образуют прочные связи с белками, входящими в состав клеточной стенки, тем самым препятствуя ее растяжению (Buzzyński, Jakobi, 1983). Уменьшение эластичности клеточных стенок в присутствии тяжелых металлов может быть обусловлено повреждением структуры микротрубочек (Иванов и др., 2003) и нарушением водного режима клеток (Poschenrieder et al., 1989). Кроме того, способствуя образованию активных форм кислорода и других свободных радикалов, металлы вызывают окисление компонентов клеточных стенок (Navas et al., 1994), что также негативно отражается на росте растяжением.

Таблица 13

Влияние тяжелых металлов (0.1 М) на частоту хромосомных aberrаций в клетках семян *Crepis capillaries* (по: Рупошев, 1976)

Металл	Контроль			Опыт		
	Число изученных метафаз	Хромосомные aberrации		Число изученных метафаз	Хромосомные aberrации	
		число	% от числа метафаз		число	% от числа метафаз
Cd ²⁺	759	6	0.79±0.32	1959	44	2.25±0.34
Pb ²⁺	682	3	0.44±0.26	553	15	2.71±0.70
Cu ²⁺	667	2	0.33±0.23	521	8	1.54±0.54

Помимо отмеченного выше непосредственного влияния тяжелых металлов на деление и растяжение клеток необходимо подчеркнуть их опосредованное действие, вызванное, например, нарушениями минерального питания (Алексеева-Попова, 1991), гормонального баланса (Prasad, 1995; Таланова и др., 1999), а также связанных с ингибированием процессов фотосинтеза и дыхания (Sandalio et al., 2001).

В обобщенном виде основные «мишени» воздействия тяжелых металлов на деление и растяжение клеток (на примере свинца и кадмия) представлены на следующей схеме (рис. 6).

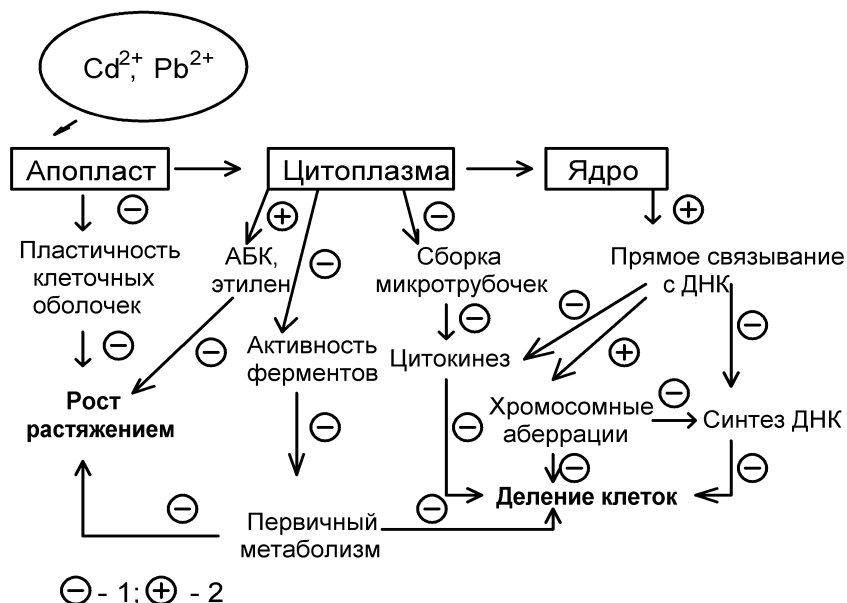


Рис. 6. Влияние свинца и кадмия на деление и растяжение клеток растений (по: Серегин, Иванов, 2001)

1 – ингибирование, уменьшение; 2 – активация, увеличение

Влияние тяжелых металлов на прорастание семян. Процесс прорастания семян является довольно устойчивым к действию тяжелых металлов (Shah, Dubey, 1998; Лянгузова, 1999; Холодова и др., 2005). Исследуя влияние возрастающих концентраций свинца, кадмия и цинка на всхожесть семян некоторых культурных и дикорастущих представителей семейства Роасеае, мы выявили, что семена всех изученных видов обладают высокой металлоустойчивостью, а прорастание происходит в широком диапазоне концентраций (от 10^{-6} до 10^{-3} М) (табл. 14). Лишь наиболее высокие концентрации (10^{-2} М) указанных металлов существенно замедляли или полностью блокировали процесс прорас-

тания. На основании полученных данных был составлен сравнительный ряд металлоустойчивости семян некоторых видов дикорастущих злаков (табл. 15). Отметим, что подобную задержку начальных этапов роста у разных видов растений (бобов, гороха, риса, *Crepis capillaries*; *Vaccinium myrtillus*) отмечали также и другие авторы (Ваулина, 1978; Алексеева-Попова, 1987; Мельничук, 1990; Shah, Dubey, 1998; Лянгузова, 1999; Sharma, Dubey, 2005; Елькина, 2006).

Таблица 14

Влияние тяжелых металлов на всхожесть семян растений семейства Poaceae (количество проросших семян, %)

Вид	Контроль	Концентрация ионов металла, М			
		10 ⁻⁵	10 ⁻⁴	10 ⁻³	10 ⁻²
Свинец					
<i>Agrostis alba</i>	68±1.1	87±0.6	95±1.7	67±6.0	0
<i>Bromopsis inermis</i>	89±2.9	94±1.2	98±0.9	95±0.6	0
<i>Elytrigia repens</i>	67±2.9	82±3.5	79±4.0	73±0.6	21±7.5
<i>Phleum pratense</i>	94±0.1	95±0.6	94±0.7	92±1.2	0
<i>Setaria viridis</i>	85±1.7	92±1.2	89±1.7	85±1.7	36±3.5
Кадмий					
<i>Agrostis alba</i>	68±1.1	82±0.6	80±0.7	7±2.9	0
<i>Bromopsis inermis</i>	89±2.9	94±1.2	87±2.9	18±4.6	0
<i>Elytrigia repens</i>	67±2.9	70±0.5	68±0.5	37±8.7	0
<i>Phleum pratense</i>	94±0.1	90±1.2	96±1.2	31±4.0	0
<i>Setaria viridis</i>	85±1.7	94±1.2	91±0.6	52±1.2	0
Цинк					
<i>Agrostis alba</i>	78±0	79±0.6	87±2.9	68±1.2	36±2.3
<i>Bromopsis inermis</i>	83±0.6	96±1.2	91±0.6	79±4.0	13±4.0
<i>Elytrigia repens</i>	54±0	69±0.6	77±0.6	73±0.6	70±2.3
<i>Phleum pratense</i>	96±2.3	91±2.5	98±1.0	98±0.1	65±0.5
<i>Setaria viridis</i>	95±0.6	85±5.0	80±1.5	84±1.2	78±1.2

Таблица 15

Металлоустойчивость семян дикорастущих злаков

Металл	Металлоустойчивость семян
Cd	Пырей > щетинник > тимopheевка > коострец > полевица
Pb	Пырей > щетинник > тимopheевка > коострец > полевица
Zn	Пырей > щетинник > тимopheевка > полевица > коострец
Cu	Пырей > щетинник > коострец > тимopheевка > полевица

При изучении механизма воздействия тяжелых металлов на прорастание семян обнаружено, что они проникают через семенную оболочку на заключительной стадии набухания (Wierzbicka, Obidzińska, 1998) и вызывают задержку прорастания за счет влияния на процессы деления и растяжения клеток (Ваулина и др., 1978; Бессонова, 1991). Однако в результате действия механизмов детоксикации, в частности, связывания избытка ионов металлов аминокислотами, поступающими из запасающих тканей зародыша, у корня и стебля появляется возможность для дальнейшего роста (Ntga, 1978; Динеева и др., 1993; Лапилов, Микрякова, 2001).

Влияние тяжелых металлов на рост корня. Хорошо известно, что возрастающие дозы тяжелых металлов вызывают у растений в первую очередь замедление роста корней (Нестерова, 1989; Мельничук, 1990; Vassilev et al., 1995; Titov et al., 1996; Yang et al., 2000 и др.). Это связано с тем, что корни являются первым барьером на пути транспорта металлов из почвы в растение, и именно корень берет на себя основную функцию по их аккумуляции и детоксикации (Нестерова, 1989; Punz, Sieghardt, 1993). Под влиянием тяжелых металлов уменьшаются длина главного корня и количество боковых корней, отмирают корневые волоски, снижается биомасса корней (Denny, Wilkins, 1987; Barceló, Poschenrieder, 1990; Ouzounidou et al., 1997; Серегин, Иванов, 1997а; Vassilev et al., 1998а и др.). Например, уменьшение длины и биомассы корня в присутствии кадмия отмечено у растений гороха (Sandalio et al., 2001), фасоли (Poschenrieder et al., 1989), подсолнечника (Azevedo et al., 2005а); при действии высоких концентраций цинка – у растений овсяницы красной (Powell et al., 1986), березы повислой (Denny, Wilkins, 1987), ячменя (Brune et al., 1994). В наших опытах с увеличением концентрации свинца и кадмия в субстрате наблюдалось значительное уменьшение (по сравнению с контролем) длины главного корня у ячменя и овса, а также снижение накопления ими подземной биомассы (рис. 7) (Казнина, 2003). Отмеченные изменения в корневой системе приводят к снижению поглощения питательных веществ и воды, что негативно отражается на росте и развитии всего растения, а при высоких концентрациях тяжелых металлов может вызвать и его гибель.

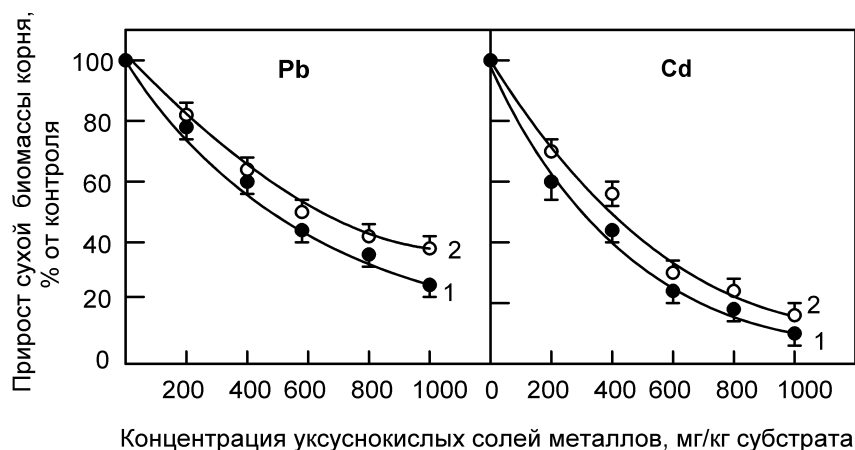


Рис. 7. Влияние свинца и кадмия на прирост сухой биомассы корня у растений ячменя (1) и овса (2)

Сравнивая ингибирующее действие разных тяжелых металлов на рост корней проростков кукурузы по суточному приросту корня (табл. 16), В.Б. Иванов с соавт. (Иванов и др., 2003) разделил металлы на три группы: сильнотоксичные (Cu, Ag), среднетоксичные (Cd и Hg) и слаботоксичные (Pb, Co, Zn). В целом тяжелые металлы, по мнению авторов, можно рассматривать как неспецифически действующие на рост корня вещества, а их токсичность зависит от способности ионов металлов образовывать прочные ковалентные связи и от устойчивости их соединений с SH-группами белков.

Таблица 16

Влияние солей тяжелых металлов (0.1 г/л) на суточный прирост главного корня (мм) проростков кукурузы (по: Иванов и др., 2003)

Соль	Продолжительность воздействия тяжелых металлов, ч					
	24		48		72	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
$\text{CuSO}_4 \times 5\text{H}_2\text{O}$	55±3	6±2	66±4	2±1	59±5	2±2
AgNO_3	51±4	7±1	58±2	0	56±6	0
$\text{Cd}(\text{NO}_3)_2 \times 4\text{H}_2\text{O}$	54±2	11±2	63±3	1±0	58±3	1±0
HgCl_2	52±3	12±3	61±4	3±2	61±5	7±3
$\text{CoCl}_2 \times 6\text{H}_2\text{O}$	55±2	42±2	61±3	30±3	62±5	21±3
$\text{ZnSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$	53±3	37±5	66±4	52±6	61±3	48±6
$\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$	57±3	47±3	59±3	48±1	64±4	43±7

Влияние тяжелых металлов на рост надземной части растений. Токсическое действие металлов проявляется также в угнетении роста надземной части растений, хотя и в меньшей степени, чем корней (Little, Martin, 1972; Ernst, 1976; Скрипниченко, Золотарева, 1981; Титов и др., 1995 и др). Нами было обнаружено значительное уменьшение (по отношению к контрольному варианту) высоты растений и снижение накопления биомассы надземных органов у некоторых видов семейства Poaceae при повышении в субстрате концентраций кадмия, цинка и свинца (рис. 8). Подобный эффект был отмечен также у растений из других семейств (например, Fabaceae, Compositae, Brassicaceae, Cucurbitaceae) в присутствии кадмия, цинка, меди и никеля (Barseló et al., 1986; Brune et al., 1994; Krupa, Moniak, 1998; Таланова и др., 1999; Караваев и др., 2001; Sandalio et al., 2001 и др.). Высокие концентрации тяжелых металлов не только ингибируют рост вегетативных органов, но также приводят к уменьшению размеров соцветий и биомассы плодов, снижению числа образовавшихся семян (Ильин и др., 1985; Vassilev et al., 1996; Khurana et al., 2006), а в некоторых случаях растение вообще может потерять способность к формированию органов генеративной сферы (Vassilev et al., 1995).

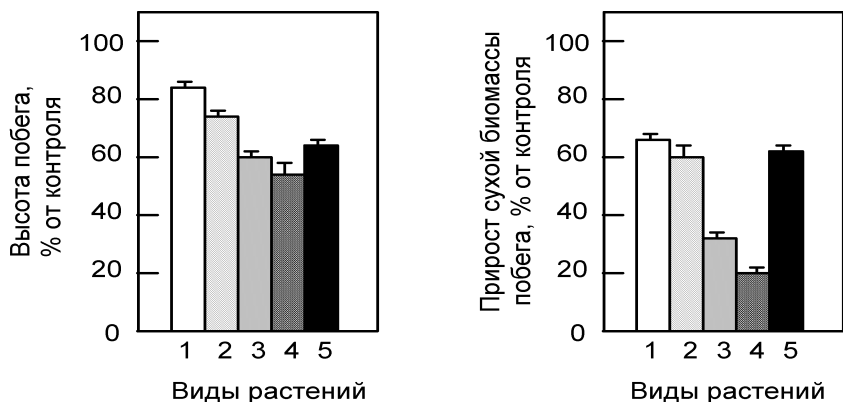


Рис. 8. Влияние ацетата свинца (800 мг/кг субстрата) на высоту побега и прирост сухой биомассы побега у дикорастущих злаков

1 – *Phleum pratense*; 2 – *Bromopsis inermis*; 3 – *Elytrigia repens*; 4 – *Agrostis alba*; 5 – *Setaria viridis*

Отдельно необходимо отметить действие тяжелых металлов на рост листа, поскольку лист является основным специализированным органом фотосинтеза (Мокроносков, 1981). Повышение концентрации тяжелых металлов в окружающей среде приводит к значительному уменьшению площади листовой пластинки (по отношению к контролю), что является одной из причин снижения интенсивности этого процесса (Ковда и др., 1979; Kačabova, Nátr, 1986; Krupa, Moniak, 1998; Vassilev et al., 1998a; Sandalio et al., 2001; Таланова и др., 2001a; Khudsar et al., 2004; Kosobrukhov et al., 2004). В проведенных нами экспериментах было обнаружено, что с увеличением концентрации кадмия и свинца в корнеобитаемой среде уменьшаются (по сравнению с контролем) длина, ширина и площадь листовой пластинки растений ячменя и овса, причем не только 1-го, но и последующих (2-го и 3-го) листьев (рис. 9), а также флагового листа (Лайдинен и др., 2004).

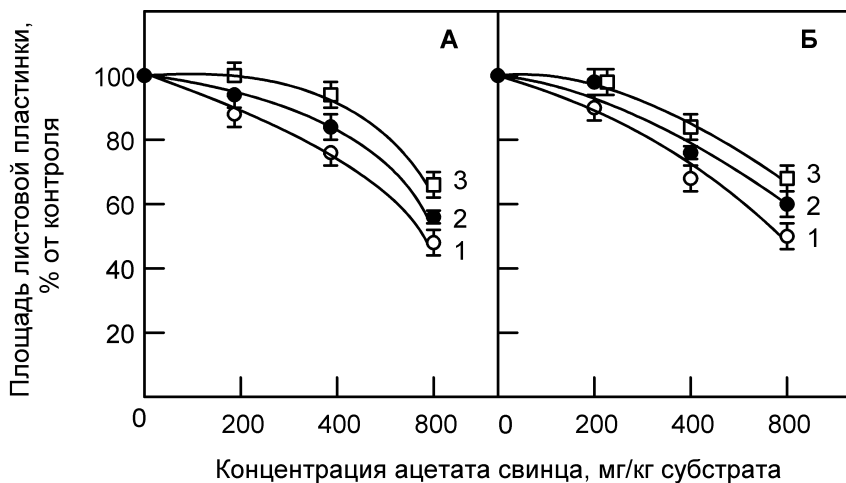


Рис. 9. Влияние свинца на площадь листовой пластинки у растений ячменя (А) и овса (Б)

1 – 1-й лист; 2 – 2-й лист; 3 – 3-й лист

Помимо уменьшения размеров, определенные изменения в присутствии тяжелых металлов наблюдаются и в анатомической структуре

листа. Так, Молас (Molas, 1997) при изучении влияния высоких концентраций никеля на растения капусты выявил уменьшение размеров клеток мезофилла, числа и размеров устьиц, размеров хлоропластов. Одновременно с этим количество клеток увеличивалось. Аналогичные изменения под действием кадмия, свинца и цинка были обнаружены также у растений ячменя (Woźny et al., 1995), пшеницы (Ouzounidou et al., 1997), *Myriophyllum spicatum* (Stoyanova, Tchakalova, 1997), *Plantago major* (Kosobrukhov et al., 2004) и др. Кроме того, в присутствии кадмия уменьшается (по сравнению с контролем) толщина клеточной стенки мезофилла у растений редиса (Vitória et al., 2003/4), а в присутствии никеля – у растений пшеницы (Kovačević et al., 1999).

Проведенный нами анализ мезоструктуры листа растений ячменя, произрастающих в условиях загрязнения кадмием, показал, что при действии металла в концентрациях от 20 мг/кг субстрата и выше клетки мезофилла листа становятся неправильной формы, уменьшается (по отношению к контролю) их высота и площадь (табл. 17), а также размеры хлоропластов, о чем свидетельствует снижение объема клетки, занимаемого одним хлоропластом (Мокроносов, Борзенкова, 1978). Вместе с тем число хлоропластов на единицу площади клетки возрастает в присутствии кадмия в концентрациях 10, 20 и 40 мг/кг субстрата и несколько снижается при дальнейшем повышении его концентрации (80 и 160 мг/кг субстрата) (Казнина и др., 2006а). Отмеченные нарушения структуры фотосинтетического аппарата могут являться причиной снижения скорости и продуктивности процесса фотосинтеза.

Таблица 17

Влияние кадмия на анатомо-морфологические показатели листа растений ячменя

Концентрация кадмия, мг/кг субстрата	Анатомо-морфологические показатели, % к контролю		
	площадь клетки	объем клетки, приходящийся на 1 хлоропласт	число хлоропластов на единицу площади клетки
10	98	92	113*
20	93*	86*	117*
40	90*	85*	121*
80	89*	85*	96
160	79*	80*	94

* Различия с контролем достоверны при $P \leq 0.05$.

В целом анализ литературных данных, а также результаты наших исследований указывают на наличие достаточно хорошо выраженной дозовой зависимости между содержанием тяжелых металлов в субстрате и отдельными ростовыми показателями (рис. 10). Однако в большинстве случаев подобные исследования проводятся с растениями, находящимися в фазе проростков, более поздние фазы развития не рассматриваются. Вместе с тем нами было отмечено (Титов и др., 2001; Казнина, 2003), что в процессе онтогенеза при однократном внесении солей тяжелых металлов в субстрат их ингибирующее действие в отношении ряда параметров

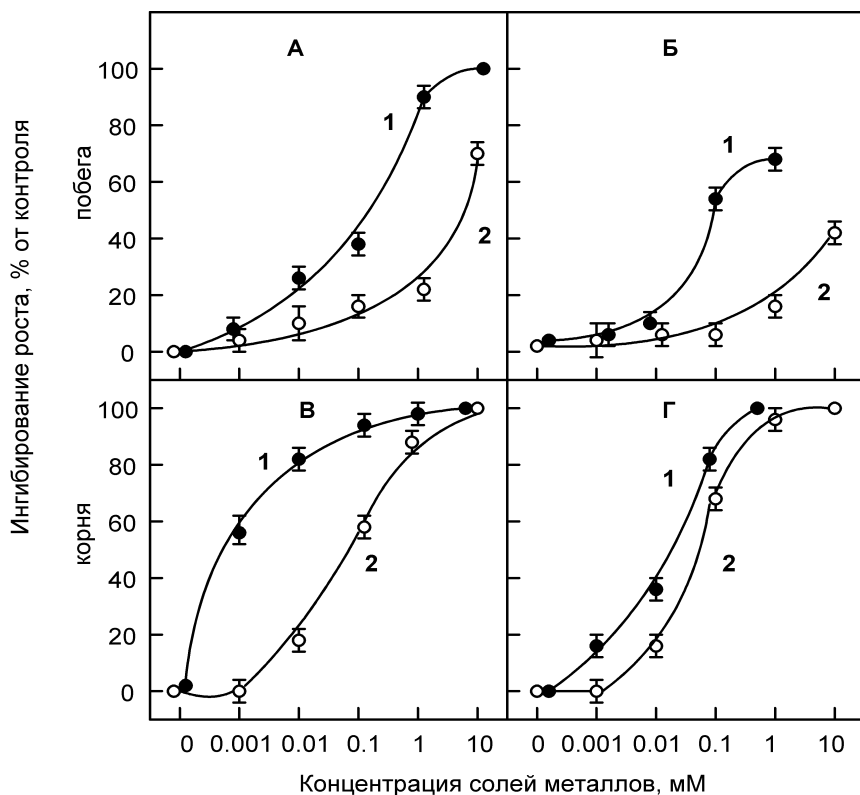


Рис. 10. Влияние кадмия и свинца на рост проростков пшеницы (А, В) и ячменя (Б, Г)

1 – бромид кадмия; 2 – нитрат свинца

роста уменьшается (рис. 11). Очевидно, это связано с действием различных механизмов детоксикации металлов (см. гл. 3). Лишь использование очень высоких концентраций (в наших экспериментах – уксуснокислого кадмия в концентрации 800 мг/кг субстрата) приводило к необратимому нарушению всех ростовых процессов у растений и в дальнейшем к их гибели.

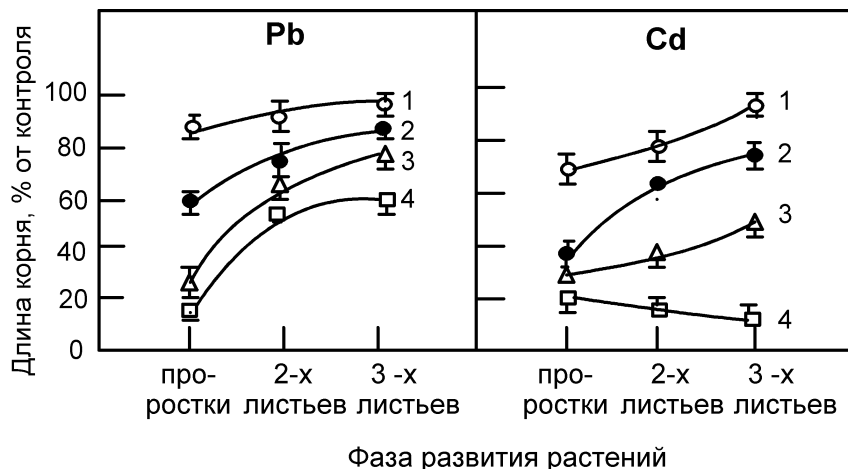


Рис. 11. Влияние свинца и кадмия на длину корня у растений ячменя на разных фазах развития

Концентрация уксуснокислых солей свинца и кадмия:
1 – 200; 2 – 400; 3 – 600; 4 – 800 мг/кг субстрата

Известно, что в условиях постепенного нарастания дозы какого-либо стресс-фактора (например, высокие и низкие температуры, засоление) у растений формируется устойчивость, заметно превосходящая уровень, достигаемый при действии на них постоянного по величине (интенсивности) стрессора. Подобные сведения о влиянии возрастающих концентраций тяжелых металлов на растения пока единичны. В частности, о способности растений адаптироваться к токсическому действию кадмия свидетельствуют эксперименты А.С. Соболева с соавт. (1982б), в которых замачивание семян гороха в течение 7 ч в растворе 3.8 мкМ CdCl_2 снижало токсическое действие краткосрочной (30 мин.) обработки проростков 25 мкМ CdCl_2 , проведенной через

48 ч от начала проращивания. В работе Брауна и Мартина (Brown, Martin, 1981) показано, что предобработка растений *Holcus lanatus* сульфатом кадмия в концентрации 0.2 мкг/мл приводила к повышению устойчивости корней к последующему действию более высокой концентрации (1 мкг/мл). Проведенные нами эксперименты с ячменем и пшеницей показали (табл. 18), что предобработка проростков солями свинца и кадмия в низкой концентрации (0.001 мМ) индуцирует повышение их устойчивости к металлам и позволяет в дальнейшем переносить без повреждения действие сублетальных (1 и 0.05 мМ соответственно) доз этих металлов. Полученные данные свидетельствуют о том, что при предобработке тяжелыми металлами в низких дозах у растений активизируются защитно-приспособительные механизмы, в результате чего формируется устойчивость, позволяющая им переносить без губительных последствий более высокие концентрации металлов (Таланова и др., 2001б).

Таблица 18

Влияние предобработки проростков ячменя солями свинца и кадмия в низкой концентрации на прирост биомассы при последующем действии (7 сут.) металлов в высокой концентрации

Продолжительность предобработки, сут.	Прирост сухой биомассы, мг			
	1 мМ Pb(NO ₃) ₂	1 мМ Pb(NO ₃) ₂ после предобработки 0.001 мМ Pb(NO ₃) ₂	0.05 мМ CdBr ₂	0.05 мМ CdBr ₂ после предобработки 0.001 мМ CdBr ₂
0	1.7 ± 0.6	—	2.5 ± 0.5	—
1	1.4 ± 0.5	7.3 ± 0.8	0.9 ± 0.3	7.0 ± 1.3
4	2.3 ± 0.3	3.8 ± 0.5	1.2 ± 0.4	5.1 ± 1.1
7	1.8 ± 0.5	4.1 ± 0.6	1.5 ± 0.5	5.0 ± 0.8

Нельзя не отметить также, что в небольших концентрациях тяжелые металлы могут оказывать стимулирующее влияние на ростовые процессы. Например, ионы кадмия повышали процент проросших семян у растений гороха (Мельничук, 1990). В присутствии свинца увеличивались высота растений, количество боковых побегов и длина колоса у растений пшеницы (Степанюк, 1998). В работах некоторых авторов показано стимулирующее действие тяжелых металлов (кадмия, цинка и свинца) на рост корней (Baker, Walker, 1990; Hart et al., 1998; Wojcik, Tukendorf, 1999 и др.). В наших экспериментах свинец в концентрации

200 мг/кг субстрата оказывал положительное влияние на высоту растений *Setaria viridis* и их надземную биомассу (рис. 12) (Лайдинен и др., 2004). Подобный эффект низких концентраций металлов может быть связан с активацией клеточного деления, а также с увеличением размеров клеток (Liu et al., 2003). В отношении кадмия высказано предположение, что его стимулирующее действие может быть вызвано изменением баланса гормонов, в частности гиббереллинов (Мельничук и др., 1991), а также усилением хелатирующей способности клеток растений для ионов этого металла (Meuwly, Rauser, 1992).

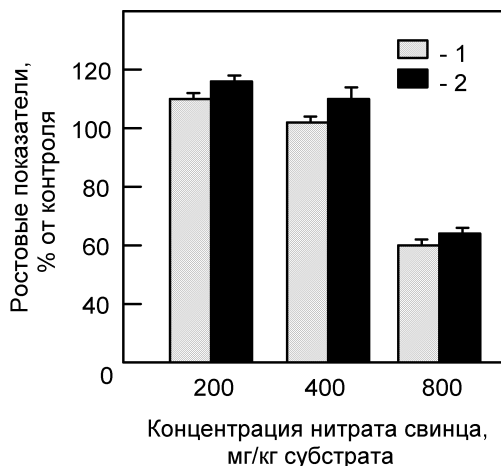


Рис. 12. Влияние свинца на высоту (1) и прирост сухой биомассы побега (2) у растений щетинника

Таким образом, характер и сила воздействия тяжелых металлов на рост растений определяются в первую очередь их содержанием в корнеобитаемой среде. В относительно низких концентрациях они могут стимулировать ростовые процессы, тогда как в присутствии высоких – ингибируют их. Негативное влияние тяжелых металлов на отдельные ростовые показатели связано прежде всего с их непосредственным действием на деление и растяжение клеток, обусловленным в первую очередь высоким сродством ионов металлов с SH-группами белков, а также с опосредованным влиянием на другие физиологические процессы. Кроме того, степень ингибирования металлами ростовых процессов зависит от токсичности конкретного металла для растений, продолжительности его действия, чувствительности вида (сорта, генотипа).

2.2. Развитие

Влияние тяжелых металлов на развитие растений изучено в гораздо меньшей степени, чем их воздействие на рост. В относительно немногочисленных работах, посвященных этому вопросу, о задержке или ускорении развития исследователи обычно судят по изменению скорости прохождения растениями отдельных фенологических фаз. Например, в опытах А. Вассилева с соавт. (Vassilev et al., 1998b) отмечено замедление развития у обработанных кадмием (в концентрации 45 мг/кг почвы) растений ячменя. Отставание в сроках наступления фенофаз было более выражено на ранних фазах развития (проростков, 3-х листьев), тогда как фаза цветения у опытных растений наступала почти одновременно с контрольными. Авторы также выявили, что под влиянием более высоких доз металла увеличивается продолжительность вегетационного периода, а иногда растение вообще не переходит к генеративному развитию. Значительную задержку фенологического развития отмечали также А.П. Ищенко и В.В. Бутник (1991) у растений пшеницы под действием кобальта и кадмия в высоких концентрациях. Вместе с тем при действии металлов в низких концентрациях у некоторых видов растений наблюдается даже ускорение развития. Например, Е.А. Гончарук с соавт. (2000) показал, что при концентрациях кадмия 10 мг/кг почвы происходит более быстрое прохождение фаз развития у растений льна-долгунца.

Изучая влияние свинца и кадмия на развитие однолетних злаков, мы обнаружили отставание в сроках наступления фенофаз у растений только при использовании очень высоких концентраций солей металлов (свинца – 1000 мг/кг субстрата и кадмия – 600 мг/кг субстрата и выше) (рис. 13). Проанализировав полученные результаты и данные литературы, считаем, что фенологические наблюдения далеко не всегда дают точное представление о воздействии тяжелых металлов на развитие растений. Как показали дальнейшие эксперименты, более четкую картину по этому вопросу можно получить, исследуя органообразовательные процессы, происходящие в апикальных меристемах стебля растений. С помощью морфофизиологического метода (Куперман, 1968) нами было установлено, что свинец и кадмий даже при относительно невысоком их содержании в субстрате вызывают явное замедление органогенеза однолетних злаков (рис. 14), а высокие концентрации кадмия приводят

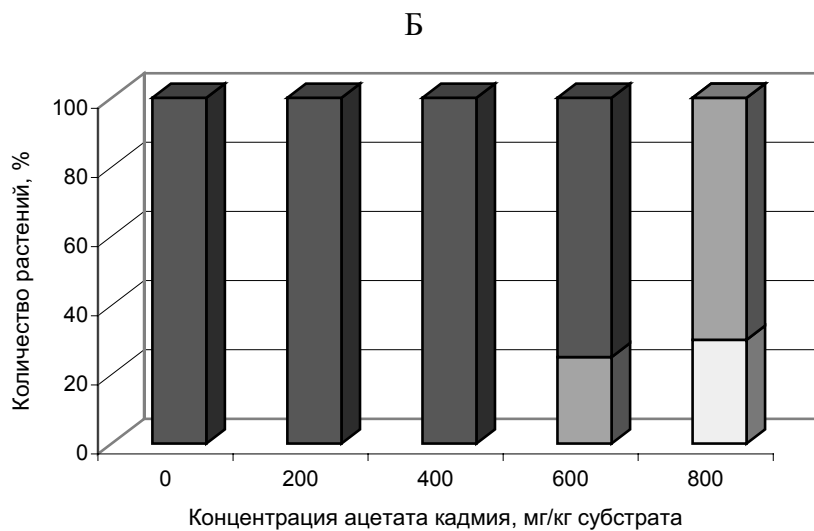
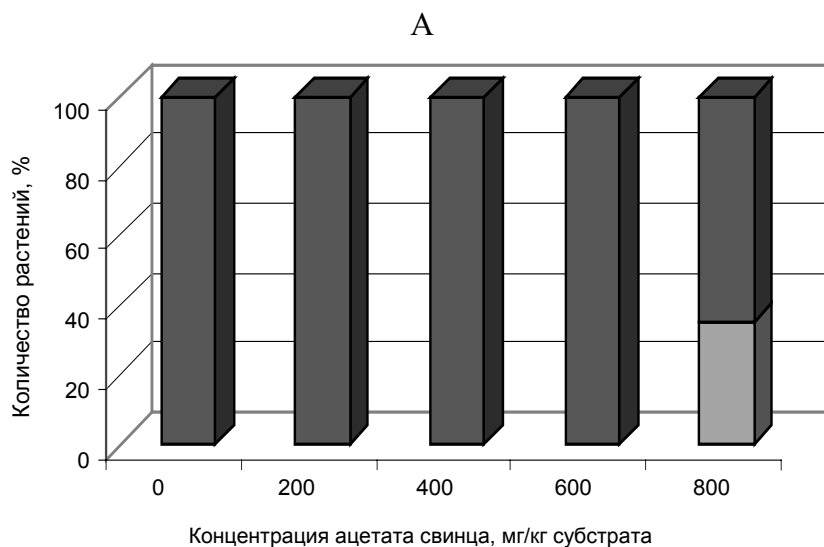


Рис. 13. Влияние свинца (А) и кадмия (Б) на фенологическое развитие растений ячменя (15-е сутки после посева)

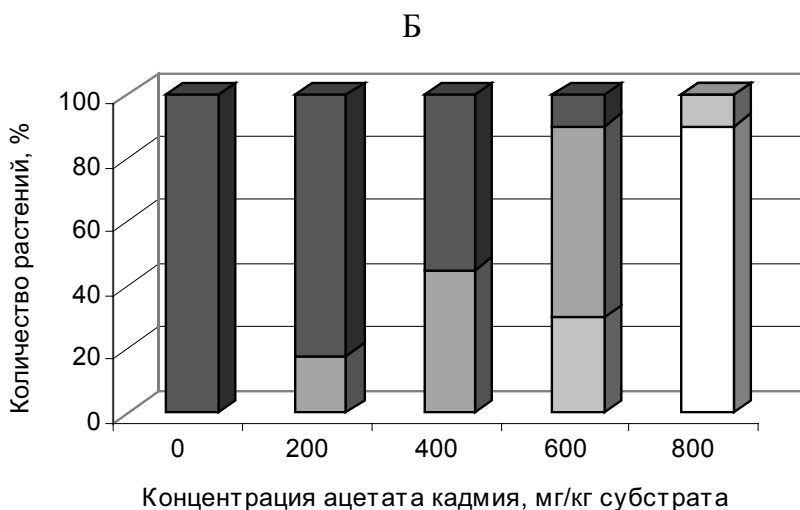
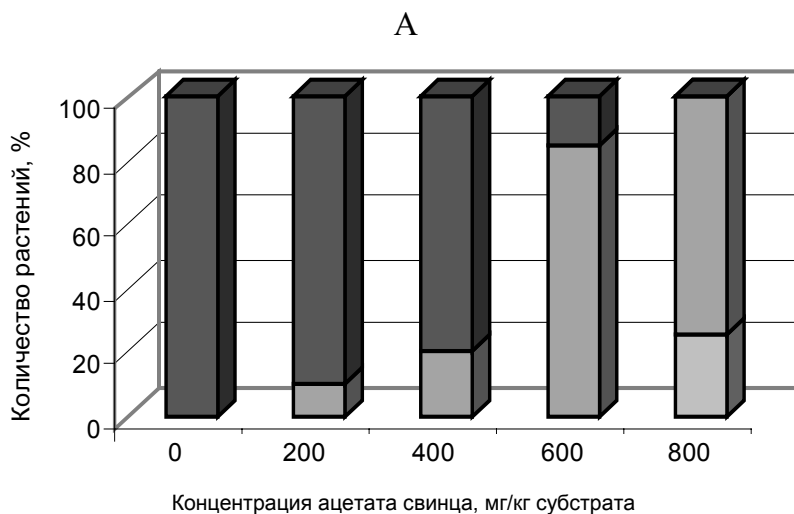


Рис. 14. Влияние свинца (А) и кадмия (Б) на органогенез растений ячменя (фаза 3-х листьев)

к полной остановке развития растений уже на I этапе органогенеза (Титов и др., 2002; Казнина, 2003). Отмеченное снижение темпов органогенеза в присутствии тяжелых металлов может быть связано с

замедлением скорости деления клеток апикальной меристемы стебля, в результате чего необходимый для перехода конуса нарастания к следующему этапу объем клеток достигается позднее, чем в обычных условиях роста. Нельзя исключить также, что задержка развития вызвана изменением клеточного метаболизма в верхушечных меристемах, а также нарушениями в минеральном питании и фотосинтезе растений. Однако для проверки этих предположений требуются специальные исследования.

Таким образом, тяжелые металлы в высоких концентрациях оказывают негативное действие на развитие растений. Повышение их содержания в корнеобитаемой среде приводит к отставанию сроков наступления очередных фенофаз, замедлению органогенеза, что с большой вероятностью отрицательно скажется в дальнейшем на общей продуктивности растений.

2.3. Фотосинтез

Среди физиологических процессов, определяющих рост и продуктивность растений, наиболее важным является фотосинтез. Не случайно в последнее время изучению влияния тяжелых металлов на фотосинтез посвящено довольно большое число исследований, затрагивающих разные стороны этого процесса (Clijsters, Van Assche, 1985; Stiborova et al., 1988; Greger, Ögren, 1991; Krupa, Baszyński, 1995; Вассилев и др., 1995; Siedleska, Krupa, 1996; Ali et al., 2000; Караваев и др., 2001 и др.). Анализ проведенных работ показывает, что фотосинтетический аппарат (ФСА) растений очень чувствителен к повышению содержания тяжелых металлов в окружающей среде, что проявляется в нарушении многих параметров его функционирования.

Влияние тяжелых металлов на содержание фотосинтетических пигментов. Многие авторы считают, что снижение уровня фотосинтеза у растений в присутствии тяжелых металлов связано в первую очередь с их негативным влиянием на фотосинтетические пигменты (Stobart et al., 1985; Krupa, 1988; Tukendorf, Baszynski, 1991; Khudsar et al., 2001 и др.). Хорошо известно, что основным неспецифическим признаком действия металлов на растения является хлороз листьев, свидетельствующий об уменьшении количества зеленых пигментов. Отмечено снижение содержания хлоро-

филлов «а» и «b» в листьях растений в присутствии высоких концентраций кадмия (Krupa, 1988), свинца (Woźny et al., 1995; Kosobrukho et al., 2004), меди (Burzyński, Kłobus, 2004), цинка (Panda et al., 2003; Khudsar et al., 2004). В наших опытах показано заметное уменьшение количества хлорофиллов в листьях ячменя при действии свинца и кадмия в высоких концентрациях (табл. 19), причем с увеличением длительности обработки (1-е, 4-е и 7-е сут.) отрицательное влияние тяжелых металлов на пигменты усиливалось (Титов и др., 2003). Кроме того, было выяснено (Казнина и др., 2005), что степень воздействия металлов на содержание пигментов зависит не только от токсичности металла, его концентрации и длительности обработки, но и от яруса листа (рис. 15). Так, в присутствии свинца и кадмия снижение содержания пигментов в листьях ячменя было выражено сильнее в 3-м листе, чем в 1-м и 2-м.

Таблица 19

Влияние свинца и кадмия на содержание хлорофиллов в листьях ячменя

Вариант	Содержание хлорофиллов, % к контролю		
	1-е сут.	4-е сут.	7-е сут.
Pb(NO ₃) ₂ , 0.001 мМ	117*	88*	83*
Pb(NO ₃) ₂ , 1 мМ	78*	71*	62*
CdBr ₂ , 0.001 мМ	106	87*	72*
CdBr ₂ , 0.05 мМ	87*	68*	43*

* Различия с контролем достоверны при $P \leq 0.05$.

Следует обратить внимание на то, что наряду с уменьшением суммарного количества зеленых пигментов в листьях растений, отношение хлорофиллов «а» и «b» сохраняется практически неизменным даже в присутствии высоких концентраций металлов (Vassilev et al., 1998a; Караваев и др., 2001). Известно, что хлорофилл «а» входит в состав реакционных центров и периферических антенных комплексов ФС I и ФС II, в то время как хлорофилл «b» преимущественно является компонентом светособирающего комплекса ФС II (Медведев, 2004). Таким образом, постоянство данного отношения указывает на неизменность стехиометрического соотношения между комплексами реакционных центров фотосистем и светособирающего комплекса ФС II.

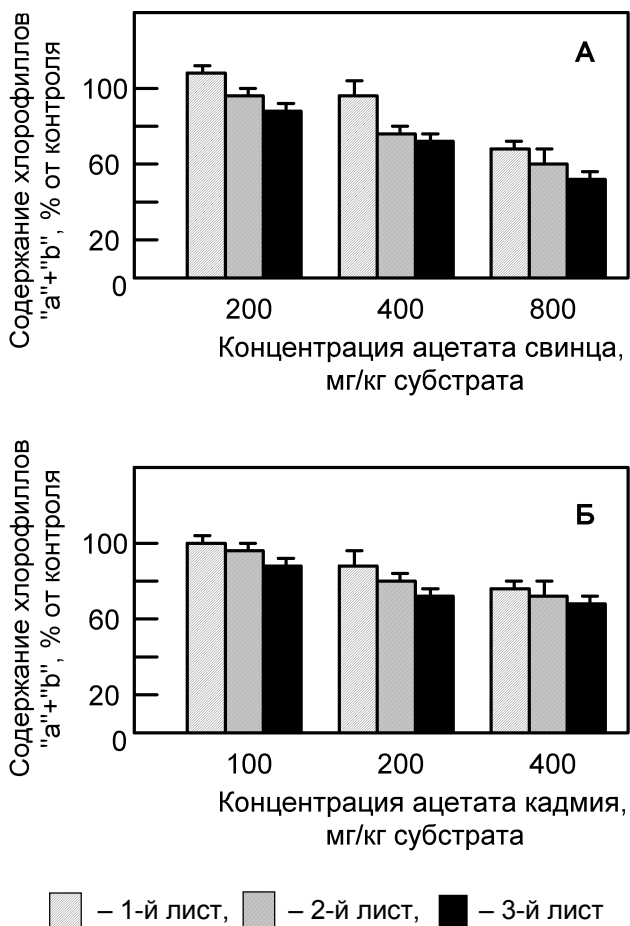


Рис. 15. Влияние свинца (А) и кадмия (Б) на содержание хлорофиллов в листьях ячменя

Главной причиной снижения содержания зеленых пигментов в присутствии тяжелых металлов является подавление биосинтеза хлорофилла (Burzyński, 1985; Horváth et al., 1996; Molas, 1997), что связано в первую очередь с непосредственным действием металлов на активность ферментов биосинтеза. Основными точками ингибирования при этом выступают образование фото-

активного хлорофиллидредуктазного комплекса и синтез δ -аминолевулиновой кислоты (Stobart et al., 1985). Например, свинец вызывает уменьшение синтезированной δ -аминолевулиновой кислоты в проростках огурца (рис.16) (Burzyński, 1985). Кадмий оказывает негативное влияние на активность дегидразы δ -аминолевулиновой кислоты при образовании порфобилиногена. Этот же металл снижает фотоактивность протохлорофиллида и протохлорофиллидоксидоредуктазы, взаимодействуя с сульфгидрильными группами белков (Stobart et al., 1985; Baryla et al., 2001; Schoefs, Franck, 2003; Myśliwa-Kurdziel et al., 2004). Кроме того, нарушение биосинтеза хлорофилла в присутствии кадмия, меди, никеля, свинца и цинка может быть вызвано вытеснением этими ионами Mg^{2+} из молекулы хлорофилла (Souza, Rauser, 2003). Некоторые металлы, например медь, в больших концентрациях замедляют связывание молекул хлорофиллов с белками в светособирающих комплексах фотосистем (Caspi et al., 1999). Опосредованное действие металлов на биосинтез хлорофилла связано, как полагают, с дефицитом железа (Greger, Ögren, 1991; Fodor et al., 1995).

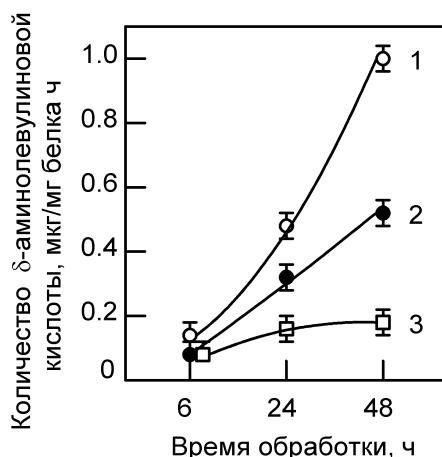


Рис. 16. Влияние свинца на содержание δ -аминолевулиновой кислоты в проростках огурца (по: Burzyński, 1985)

Концентрация хлорида свинца: 1 – 0 М; 2 – 0.1 М; 3 – 1.0 М

Есть сведения, что уменьшение содержания зеленых пигментов в условиях повышенного содержания тяжелых металлов может быть также вызвано активизацией процесса деградации хлорофилла (Мельничук, 1990; Somashekaraiah et al., 1992), однако точных экспериментальных данных по этому вопросу в литературе обнаружить не удалось.

Каротиноиды менее подвержены негативному действию тяжелых металлов по сравнению с хлорофиллами (Krupa, 1988; Вассилев и др., 1995; Khudsar et al., 2001; Таланова и др., 2001a). Учитывая, что каротиноиды рассматриваются как один из факторов, обеспечивающих устойчивость растений к различным видам стресса, можно предполагать, что сохранение их содержания на постоянном уровне связано с выполняемой ими защитной ролью (Таланова и др., 2001a).

Влияние тяжелых металлов на ультраструктуру хлоропластов. Нарушения в ультраструктуре хлоропластов в присутствии тяжелых металлов являются одной из важных причин снижения содержания пигментов у растений и в целом уменьшения интенсивности фотосинтеза (Molas, 1997). В мембранах хлоропластов обнаружены Zn/Cd белки-переносчики, что говорит о возможности попадания тяжелых металлов в эти органеллы (Ferro et al., 2003) и, следовательно, их непосредственном воздействии на ультраструктурную организацию хлоропластов (Barceló et al., 1988a; Padmaja et al., 1990; Molas, 2002; Carrier et al., 2003; Vassilev et al., 2004). В частности, в присутствии высоких концентраций кадмия изменяется структура внешней мембраны хлоропластов (Barceló et al., 1988a), а также мембран тилакоидов (Skórzyńska-Polit, Baszyński, 1997). Это может быть результатом гидролиза липидов и освобождения жирных кислот (Maksymiec et al., 1992). При действии кадмия (Prasad, 1995; Sandalio et al., 2001), никеля (Molas, 1997) и меди (Maksymiec et al., 1994) в высоких концентрациях у растений разных видов увеличивается количество пластоглобул, что говорит об усилении деградации органелл. В работах некоторых авторов показано уменьшение количества гран и нарушение их структуры (Molas, 1997; Siedlecka, Krupa, 1999). Граны имели неправильную форму и содержали меньшее количество тилакоидов. Наблюдалась также деградация тилакоидов стромы (Skórzyńska, Baszyński, 1993).

При действии свинца уменьшалось число гран в хлоропласте и число тилакоидов в гране у растений ячменя (табл. 20) (Woźny et al., 1995).

Таблица 20

Влияние свинца на количество гран в хлоропластах и тилакоидов в гранах у растений ячменя (по: Woźny et al., 1995)

Концентрация PbCl ₂ , mM	Количество гран на хлоропласт, шт.	Количество тилакоидов на грану, шт.
0	33±2.0	2.6±0.7
0.4	16±2.2	2.1±0.8
4.0	7±1.5	1.8±0.5

Отмеченные нарушения в структуре хлоропластов приводят к снижению содержания хлорофиллов в листьях растений, а также вызывают инактивацию кислородовыделяющего центра ФС II и замедление электронного транспорта (Atal et al., 1991; Siedleska, Krupa, 1996).

Влияние тяжелых металлов на световую фазу фотосинтеза.

Ионы тяжелых металлов оказывают сильное негативное действие на световые реакции фотосинтеза и структуру фотосистем (Li, Miles, 1975; Siedleska, Krupa, 1996; Tukendorf, Baszynski, 1991). Наиболее чувствительна к ионам металлов фотосистема II (ФС II) (Clijsters, Van Assche, 1985; Krupa, Baszynski, 1995), активность которой оценивается на основании анализа кинетики замедленной флуоресценции хлорофилла (Schreiber et al., 1994). В отличие от быстрой флуоресценции, при которой для излучения квантов достаточно присутствия отдельных молекул хлорофилла, для возникновения замедленной флуоресценции необходим весь ФСА, вследствие чего замедленную флуоресценцию используют также в качестве критерия при оценке его целостности (Zaharieva et al. 1999). Изменения в присутствии тяжелых металлов таких параметров флуоресценции хлорофилла, как максимальный (Fm) и минимальный (F0) выход флуоресценции, переменная флуоресценция (Fv), а также квантовая эффективность ФС II (Fv/Fm), указывают на определенные нарушения в ФСА растений (Schreiber et al., 1994; Maxwell, Johnson, 2000).

Проведенное нами исследование влияния повышенных концентраций кадмия на эффективность ФС II однолетних злаков показало, что достоверное уменьшение указанных параметров наблюдается у растений *Setaria viridis* лишь при использовании самой высокой из изученных концентрации металла, а у ячменя даже эта концентрация не вызывает их изменения (рис. 17). В результате исследований было также выявлено некоторое снижение фотохимического тушения (qP) и одновременно повышение уровня нефотохимического тушения (qN). Аналогичную реакцию ФСА в присутствии кадмия наблюдали ранее другие авторы у растений бобов (Круга et al., 1993), пшеницы (Ouzounidou et al., 1997), подсолнечника (Azevedo et al., 2005a) и ячменя (Vassilev, Manolov, 1999). Уменьшение эффективности ФС II отмечено также у растений бобов при действии повышенных концентраций меди (Maksymiec et al., 1995). Сильное увеличение qN может являться результатом угнетения активности цикла Кальвина (Сааков, 2002), а также нарушения утилизации фотосинтетической энергии (Круга, Moniak, 1998). Уменьшение же qP связывают с нарушениями в цепи транспорта электронов (Сааков, 2002).

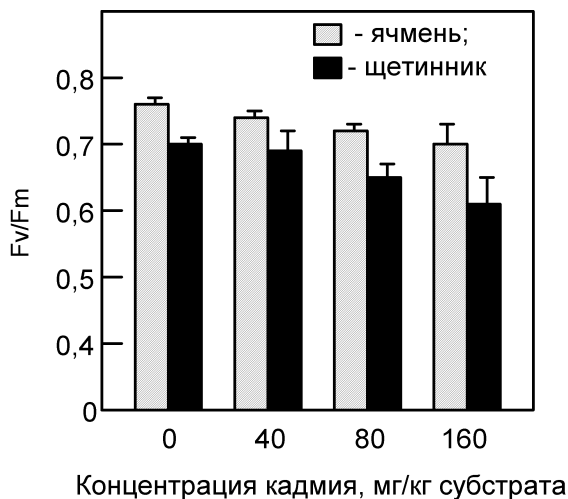


Рис. 17. Влияние кадмия на эффективность ФС II у растений ячменя и щетинника

Наиболее важными причинами снижения активности ФС II в присутствии повышенных концентраций тяжелых металлов, как предполагается, являются изменение структуры белков реакционного центра (Pätsikkä et al., 2001), а также взаимодействие ионов некоторых металлов (Cd^{2+} , Zn^{2+}) с ионами, входящими в состав кислородовывделяющего центра (Mn^{2+} , Ca^{2+} , Cl^-) (Maksymiec et al., 1994; Krupa, Baszyński, 1995; Šeršeň, Králová, 2001). Например, Серсен и Кралова (Šeršeň, Králová, 2001) обнаружили прямое действие кадмия на Mn-содержащий кластер. Проводя эксперименты с изолированными хлоропластами растений шпината Новакова с соавт. (Nováková et al., 2004) доказала, что «мишенью» действия тяжелых металлов, в частности кадмия, является также первичный донор электронов реакционного центра ФС II – P-680. В опытах Моханти с соавт. (Mohanty et al., 1989) избыток меди дестабилизировал вторичный акцептор электронов реакционного центра ФС II – молекулу пластохинона (QB). Имеются сведения и о повреждении тяжелыми металлами светособирающих антенных комплексов реакционных центров ФС I и ФС II (Becerril et al., 1988; Siedleska, Krupa, 1999). В целом ФС I считается относительно устойчивой к действию тяжелых металлов, однако некоторые нарушения обнаружены и здесь (Baszynski et al., 1988; Ouzounidou, 1996). Показано, в частности, подавление работы ФС I медью, обусловленное взаимодействием металла с ферредоксином (Shioli et al., 1978), а также изменениями в количестве пластоцианина, содержащего атомы меди (Lidon, Henriques, 1993).

В литературе имеются данные о том, что тяжелые металлы непосредственно влияют на перенос электронов в фотохимических реакциях (Becerril et al., 1988; Krupa, Baszynski, 1995). Например, кадмий в концентрациях 14, 28 и 42 мг/кг субстрата снижал скорость электронного транспорта в мембране тилакоидов растений ячменя (Vassilev et al., 2004) (рис. 18). У растений люцерны, клевера и бобов кадмий ингибировал транспорт электронов и протонов на уровне пластохинона при переходе электронов от ФС II к ФС I (Atal et al., 1991). В наших экспериментах с однолетними злаками в присутствии кадмия в концентрации 40 мг/кг субстрата значительных изменений в скорости электронного транспорта обнаружено не было, однако при повышении концентрации металла до 80 и 160 мг/кг субстрата наблюдалось его замедление (рис. 19).

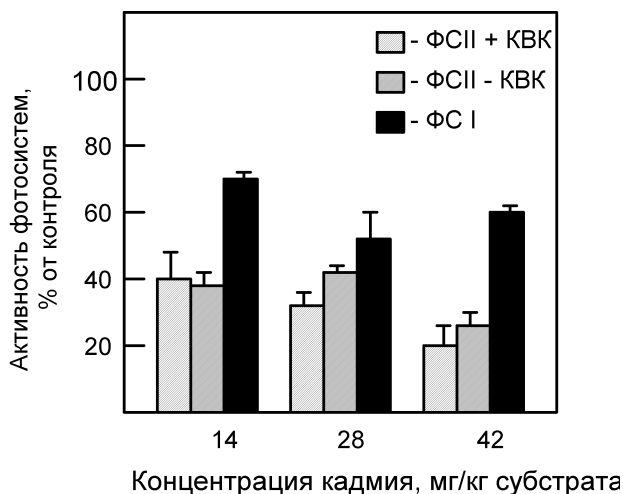


Рис. 18. Влияние кадмия на активность фотосистем листьев ячменя
(по: Vassilev et al., 2004)

ФС I и ФС II – фотосистемы I и II; KBK – кислородовыделяющий комплекс

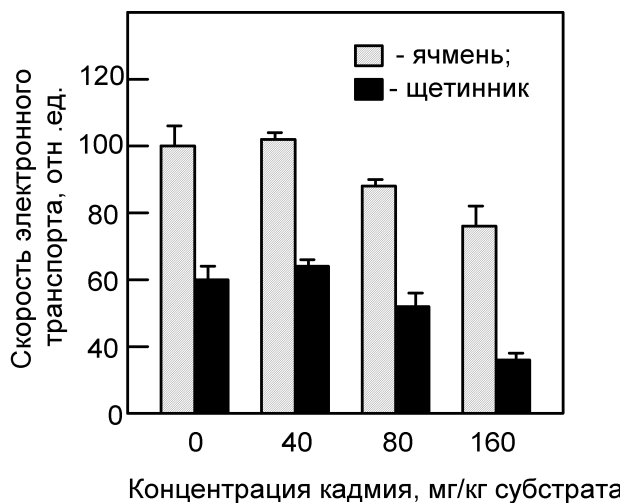


Рис. 19. Влияние кадмия на скорость транспорта электронов в мембранах тилакоидов листьев ячменя и щетинника

Возможной причиной ингибирования тяжелыми металлами фотосинтетического электронного транспорта являются изменения в ультраструктуре хлоропластов, в частности, повреждение тилакоидов (Maksymiec et al., 1995). Кроме того, нарушения в переносе электронов могут быть связаны с вызываемым тяжелыми металлами дефицитом железа (Siedleska, Baszynski, 1993).

Тяжелые металлы оказывают также определенное негативное действие и на реакции фотофосфорилирования (Tukendorf, 1993). Например, в экспериментах Стиборовой с соавт. (Stiborova et al., 1986) у обработанных кадмием растений ячменя наблюдалось замедление циклического и нециклического фотофосфорилирования уже при концентрациях металла в растворе 1.7 мкМ. Луцero и соавт. (Lucero et al., 1976) также в присутствии кадмия выявили в хлоропластах шпината подавление синтеза АТФ, одного из конечных продуктов световой фазы фотосинтеза. Снижение фотофосфорилирования обнаружено в присутствии свинца в концентрации 20 мкМ (Hampp et al., 1973) и меди в концентрации 1.7 мкМ (Uribe, Stark, 1982).

В целом воздействие тяжелых металлов на световую фазу фотосинтеза можно отразить следующей схемой (рис. 20).

Влияние тяжелых металлов на темновую фазу фотосинтеза. Как показывают исследования, ионы тяжелых металлов вызывают серьезные нарушения и в реакциях темновой фазы фотосинтеза. При этом основными «мишенями» их токсического действия служат ферменты цикла Кальвина, что, по мнению некоторых авторов (Stiborova et al., 1986; Sheoran et al., 1990; Siedleska, Krupa, 1999; Караваев и др., 2001), является главной причиной их отрицательного влияния на фотосинтез. В ряде работ обнаружена инактивация металлами, в частности кадмием (рис. 21), основного фермента темновой фазы – рибулозобифосфаткарбоксилазы (РуБФК) (Weigel, 1985; Sheoran et al., 1990; Monnet et al., 2001). Снижение активности фермента может быть вызвано нарушением его четвертичной структуры в результате взаимодействия тяжелых металлов с SH-группами (Stiborova et al., 1988). Кроме того, такие металлы, как кадмий и цинк, уменьшают активность РуБФК, заменяя Mg^{2+} в молекуле фермента (Siedleska et al., 1998). Негативное действие металлов на скорость реакций темновой фазы фотосинтеза связано также с ингибированием синтеза некоторых ферментов цикла Кальвина *de novo*, например, глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназы (Vallee, Ulmer, 1972).

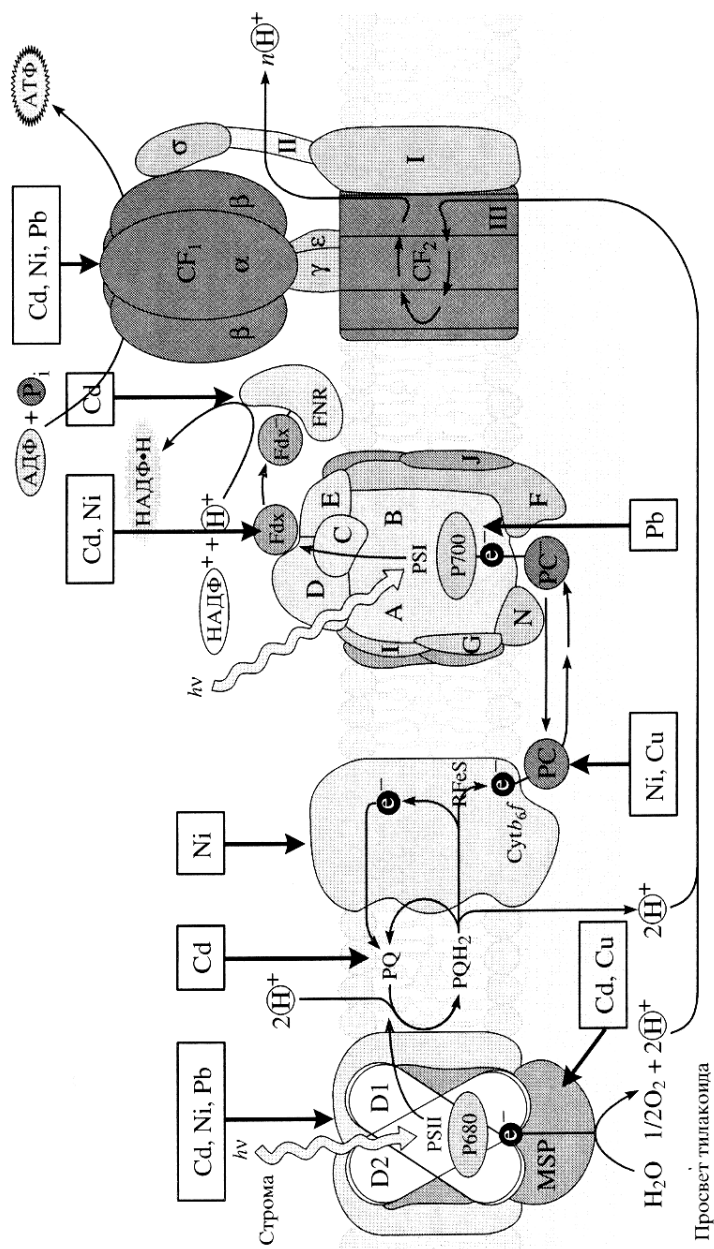


Рис. 20. Влияние тяжелых металлов на световые реакции фотосинтеза (Сергеев, Кожевникова, 2006)

MSP – система фотолитазы воды; P680 – реакционный центр ФС II (PS II); D 1 и D 2 – белки ФС II; PQ и PQH₂ – пул пластохинона; RFeS – Fe-содержащие белки; PC – пластоцианин; P700 – реакционный центр ФС I (PS I); A–N – белки ФС I; Fdx – ферредоксин; FNR – ферредоксин-NADФ⁺-оксидоредуктаза; CF₁ и CF₂ – частицы АТФазы. Стрелками показаны пути транспорта электронов и протонов

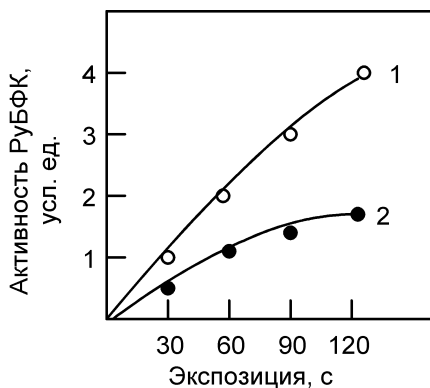


Рис. 21. Влияние кадмия на активность рибулозобифосфаткарбоксилазы (РубФК) в протопласте клеток мезофилла листьев салата (по: Weigel, 1985)

1 — контроль; 2 — Cd²⁺ (2 мМ)

Нельзя не отметить, что существуют и косвенные причины замедления скорости реакций темновой фазы фотосинтеза в присутствии тяжелых металлов. Они связаны, например, со снижением поступления в клетки CO₂ из-за уменьшения числа устьиц (Baryl et al., 2001) или их закрывания (Sanità di Toppi, Gabbriellini, 1999).

Помимо непосредственного действия тяжелых металлов на отдельные составляющие процесса фотосинтеза, о чем говорилось выше, возможно и их опосредованное влияние, связанное с изменениями в процессе дыхания (Greger, Lindberg, 1987), с нарушениями водного обмена и минерального питания (Ouzounidou et al., 1997; Siedlecka, Krupa, 1999). Например, на питательной среде с дефицитом железа активность двух фотосистем у растений ячменя значительно уменьшалась, повышение же уровня железа в растворе снижало негативный эффект кадмия (Siedlecka, Krupa, 1999). Снижение количества магния в растениях в присутствии тяжелых металлов приводило к уменьшению количества хлорофилла, что в результате также отрицательно сказалось на фотосинтезе (Greger, Lindberg, 1987). В наших экспериментах (табл. 21) после кратковременного (3 ч) воздействия нитратом свинца в концентрациях 0.1 мМ и 1 мМ на корневую систему проростков огурца были отмечены снижение нетто-фотосинтеза и одновременное уменьшение устьичной проводимости и транспирации. Вызывая быстрое закрывание устьиц, свинец снижает транспирацию, ограничивает поступление CO₂ в лист и, следовательно, уменьшает скорость фотосинтеза (Таланова и др., 2005). Аналогичную реакцию на действие

кадия у растений кукурузы и подсолнечника отмечал также Баззас с соавт. (Bazzaz et al., 1974).

Таблица 21

**Влияние свинца на интенсивность фотосинтеза и транспирации
листьев проростков огурца**

Концентрация Pb(NO ₃) ₂ , мМ	Интенсивность фотосинтеза, % к контролю		Интенсивность транспирации, % к контролю	
	Продолжительность воздействия Pb(NO ₃) ₂ , ч			
	3	24	3	24
0.01	112	108	91	86
0.1	94	99	89	78
1	74	62	55	29

Описанное выше негативное влияние тяжелых металлов на фотосинтез характерно для их высоких концентраций. Нельзя, однако, не отметить возможность стимулирующего действия низких концентраций металлов на отдельные составляющие этого процесса (Stiborova et al., 1986; Sheoran et al., 1990; Vassilev et al., 1998b). В частности, показано увеличение содержания хлорофиллов в листьях кукурузы и ячменя в присутствии цинка и свинца в концентрациях 1 мМ (Stiborova et al., 1986). При использовании цинка в концентрациях 5–20 мМ наблюдалось увеличение активности РубФК у растений *Lolium perenne* L. (Monnet et al., 2001). В проведенных нами лабораторных экспериментах кратковременное (3 ч) действие нитрата свинца в концентрации 0.01 мМ приводило к повышению интенсивности фотосинтеза у растений огурца в фазе проростков (табл. 21) (Таланова и др., 2005). В вегетационных условиях стимулирующий эффект уксуснокислого свинца (200 мг/кг субстрата) в отношении интенсивности фотосинтеза был отмечен у растений овса и ячменя. Возможно, что усиление фотосинтетических процессов связано с увеличением активности ФС II (Tukendorf, Baszynski, 1991), а также обусловлено общей активизацией метаболизма растений в ответ на действие слабого по величине стресса, вызванного тяжелыми металлами.

Таким образом, тяжелые металлы могут воздействовать на фотосинтез, уменьшая содержание фотосинтетических пигментов и активность ферментов цикла Кальвина, нарушая ультраструктуру

хлоропластов, а также замедляя скорость электронного транспорта. Степень ингибирования фотосинтеза во многом зависит от концентрации металла в субстрате. Высокие концентрации металлов снижают интенсивность процесса ассимиляции CO_2 как за счет прямого действия их ионов на отдельные реакции фотосинтеза, так и в результате опосредованного влияния на другие физиологические процессы. Помимо этого, ингибирующее действие тяжелых металлов на фотосинтез может быть также связано с изменениями в анатомической структуре листа.

2.4. Дыхание

Дыхание – основной источник энергии для жизнедеятельности растений, в том числе и для процесса их адаптации к неблагоприятным условиям внешней среды. Кроме того, дыхание является центральным звеном клеточного метаболизма. Однако, несмотря на это, влияние тяжелых металлов на процесс дыхания изучено по сравнению с другими физиологическими процессами в значительно меньшей степени, а сведения по этому вопросу довольно противоречивы.

Влияние тяжелых металлов на интенсивность дыхания. Исходя из имеющихся литературных данных, можно сделать вывод о том, что дыхание растений – устойчивый к повышенному содержанию тяжелых металлов процесс (Lee et al., 1976; Lamoreaux, Chaney, 1978; Greger, Ögren, 1991; Romanowska et al., 2002). В довольно широком диапазоне концентраций металлы не вызывают у растений каких-либо изменений в его интенсивности. Дальнейшее повышение их содержания в окружающей среде приводит к усилению дыхания, и лишь концентрации, близкие к пороговым, замедляют его. Например, в листьях гороха, ячменя, кукурузы интенсивность дыхания под влиянием свинца в концентрации 5 мМ увеличивалась на 20–50% по отношению к контрольным растениям (Romanowska et al., 2002). При воздействии кадмия в концентрации 0.9 и 1.35 мМ наблюдалось усиление дыхания в листьях бобов (Lee et al., 1976), а в присутствии ртути – в подземных и надземных органах редиса, салата и ячменя (Скугорева, 2007). В наших экспериментах в присутствии уксуснокислой соли свинца в концентрациях 200, 400 и 800 мг/кг субстрата

и кадмия в концентрациях 100 и 200 мг/кг субстрата не было обнаружено изменений в интенсивности дыхания у растений ячменя. Однако при повышении концентрации кадмия до 400 мг/кг субстрата дыхательная активность увеличивалась (на 30% по отношению к контролю) (рис. 22).

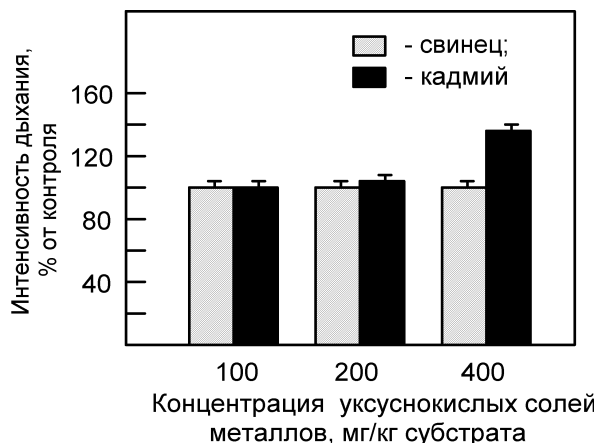


Рис. 22. Влияние свинца и кадмия на интенсивность дыхания листьев растений ячменя

Усиление дыхания наблюдается у растений также при увеличении продолжительности обработки металлом. Например, если через 16 часов экспозиции листьев клена на растворе, содержащем кадмий, изменений интенсивности дыхания не происходило (табл. 22), то через 40 и особенно 64 часа наблюдалась активизация этого процесса (Lamoreaux, Chaney, 1978).

Таблица 22

Влияние кадмия на дыхание ($\text{мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$) листьев клена
(по: Lamoreaux, Chaney, 1978)

Концентрация Cd^{2+} , мМ	Продолжительность воздействия Cd^{2+} , ч		
	16	40	64
0	0.86 ± 0.01	0.61 ± 0.07	0.45 ± 0.11
0.045	0.82 ± 0.13	0.79 ± 0.10	0.90 ± 0.24
0.180	0.85 ± 0.03	0.87 ± 0.08	1.32 ± 0.15

Основными причинами усиления интенсивности дыхания под влиянием тяжелых металлов являются: активация некоторых ферментов (о чем будет сказано ниже), увеличение энергетических затрат организма на процессы поддержания и репарации повреждений в клетках, вызванных действием стресс-фактора (Рахманкулова, 2002), а также необходимость увеличения синтеза органических кислот (малата, цитрата, сукцината), которые являются хелаторами тяжелых металлов (Lee et al., 1976; Greger, Ögren, 1991; Vassilev et al., 1997; Rauser, 1999; Romanowska et al., 2002). По мнению Эрнста (Ernst, 1980), повышение скорости дыхания при относительно невысоких концентрациях тяжелых металлов является компенсаторным механизмом, обеспечивающим накопление АТФ на внутренней мембране митохондрий.

Тяжелые металлы в высоких концентрациях, как уже было указано, снижают интенсивность дыхания, оказывая негативное влияние на все этапы этого процесса.

Влияние тяжелых металлов на гликолиз, цикл Кребса и пентозофосфатный путь окисления глюкозы. Замедление скорости дыхания в первую очередь связано с изменением активности дыхательных ферментов. Например, на проростках гороха показано ингибирование кадмием в концентрации 1 мМ активности ферментов гликолиза (в частности, гексокиназы) и пентозофосфатного пути (глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, 6-фосфоглюконатдегидрогеназы) (рис. 23) (Chugh, Sawhney, 1999). Уменьшение активности глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы в присутствии кадмия обнаружено также у проростков бобов (Van Assche et al., 1988). Возможно, низкая активность ферментов при действии тяжелых металлов на растения вызвана изменениями в их структуре, а также замедлением синтеза этих белков *de novo* (Chug, Sawhney, 1999). Риис и Робертс (Reese, Roberts, 1985), проводя эксперименты с клеточной культурой *Nicotiana*, обнаружили, что в присутствии кадмия в высоких концентрациях наблюдается ингибирование гликолиза и пентозофосфатного пути, причем примерно в равной степени. Вместе с тем этими же исследователями показана возможность активации пентозофосфатного цикла в условиях незначительного повышения содержания тяжелых металлов, связанной, очевидно, с увеличением активности ключевого фермента – глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы.

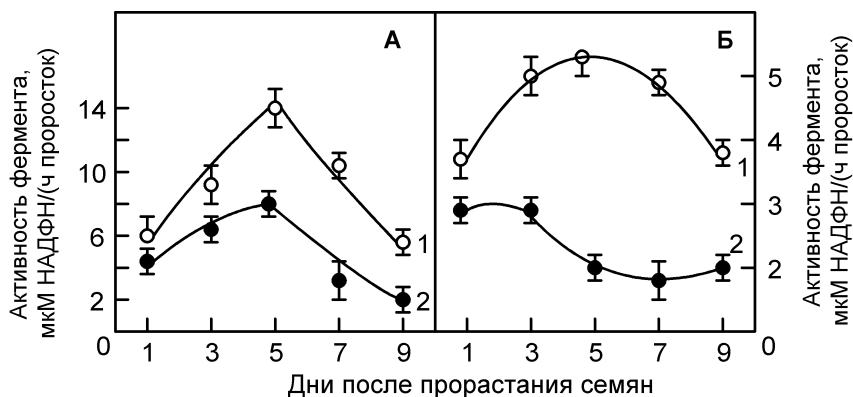


Рис. 23. Влияние кадмия на активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (А) и гексокиназы (Б) проростков гороха (по: Chugh, Sawhney, 1999)

1 – контроль; 2 – хлорид кадмия (1.0 мМ)

Инактивация ферментов цикла Кребса, в частности, малатдегидрогеназы и изоцитратдегидрогеназы, является одной из основных причин уменьшения скорости темнового дыхания в условиях повышенного содержания тяжелых металлов в субстрате (Strickland, Chaney, 1979; Van Assche et al., 1988; Mattioni et al., 1997). Снижение активности этих ферментов вызвано непосредственным взаимодействием ионов металлов с SH-группами молекул белков (Van Assche, Clijsters, 1990).

Помимо этого, тяжелые металлы (кадмий, свинец, медь, никель, цинк) могут вызывать уменьшение интенсивности дыхания, нарушая мембраны митохондрий и изменяя их проницаемость (Prasad et al., 2001). Первичным звеном в митохондриях, на который воздействуют металлы, по-видимому, является сукцинатдегидрогеназный комплекс (Reese, Roberts, 1985).

Влияние тяжелых металлов на электрон-транспортную цепь и окислительное фосфорилирование. Замедление скорости дыхания растений в присутствии высоких концентраций тяжелых металлов может быть связано также с ингибированием этими металлами транспорта электронов и протонов в митохондриях, в результате чего нарушается нормальное функционирование электрон-транспортной цепи (Miller et al., 1973). Наблюдается также

разобшение окислительного фосфорилирования за счет увеличения пассивной проницаемости внутренней мембраны митохондрий для протонов (Fluharty, Sanadi, 1973; Kessler, Brand, 1995). Более подробных сведений по этому вопросу в доступной нам литературе обнаружить не удалось.

В целом можно сделать вывод о том, что влияние тяжелых металлов на дыхание в большой степени зависит от силы воздействия: умеренный стресс, вызванный повышением содержания тяжелых металлов в корнеобитаемой среде, как правило, не сказывается на интенсивности дыхания растений или может увеличивать его, тогда как высокие концентрации заметно понижают скорость этого процесса. В случае когда концентрация металла превышает порог устойчивости, дыхание нарушается, что может приводить к гибели растений. В основе негативного действия тяжелых металлов на дыхание растений прежде всего лежат изменения в активности ферментов.

2.5. Водный обмен

Изменение водного режима отрицательно сказывается на большинстве физиологических процессов растений (прорастании семян, росте и развитии, фотосинтезе и дыхании, ферментативной активности и т.д.) (Гусев, 1978; Шматько и др., 1989). Поэтому нарушение водного баланса (в частности, изменение относительного содержания воды в тканях, водного потенциала и уровня транспирации) в присутствии высоких концентраций тяжелых металлов является одной из важных причин их токсичности для растений (Косицин и др., 1983; Barceló, Poschenrieder, 1990; Kastori et al., 1992; Poschenrieder, Barceló, 1999).

Влияние тяжелых металлов на содержание воды в растительных клетках. Содержание воды в клетках представляет собой изменчивую величину и зависит от многих факторов, в том числе от условий окружающей среды (Шматько и др., 1989). При повышении содержания тяжелых металлов в субстрате относительное содержание воды в клетках растений заметно снижается, что связано в первую очередь с уменьшением числа и диаметра сосудов ксилемы (табл. 23) и ситовидных трубок флоэмы (Barceló, Poschenrieder, 1990; Wojick, Tukendorf, 1999; Kovačević et al., 1999;

Poschenrieder, Barceló, 1999). При очень высоких концентрациях металлов по указанной причине может происходить сильное ограничение поступления воды, и наблюдается гибель растений (Сливинская, 1992).

Таблица 23

Влияние кадмия (44.5 мкМ) на количество и размеры сосудов ксилемы у растений бобов (по: Barceló, Poschenrieder, 1990)

Показатель	Контроль	Cd ²⁺
Количество сосудов ксилемы, шт.	115±17	54±9
Радиус сосудов, 10 ⁻⁶ м	29.73±4.65	14.08±4.74
Общая площадь сосудов, 10 ⁻⁷ м ²	2.86±1.08	0.53±0.17

Уменьшение тургора растительных тканей в условиях повышенного содержания тяжелых металлов может быть связано также со снижением эластичности клеточных стенок сосудов, обусловленным частичным замещением кальция ионами других металлов (Barceló et al., 1988b), и с изменением проницаемости мембран (Kovačević et al., 1999). Кроме того, уменьшение размеров корневой системы и числа корневых волосков, о чем говорилось в гл. 2.1., приводит к снижению всасывающей поверхности корня и, как следствие, к уменьшению содержания воды в клетках растений (Barceló et al., 1988a; Veselov et al., 2003).

Вместе с тем результаты наших экспериментов, проведенных в вегетационных условиях, показали, что в присутствии более низких концентраций свинца и кадмия оводненность тканей листьев ячменя разного яруса практически не изменяется и остается на уровне, близком к контрольному варианту (табл. 24). Аналогичные данные представлены и в работах некоторых других авторов (Bazzaz et al., 1974; Poschenrieder et al., 1989; Sheoran et al., 1990). Возможно, подобный эффект связан с увеличением устьичного сопротивления и/или снижением транспирации (Bazzaz et al., 1974; Peterson, 1983).

Необходимо также отметить, что в условиях загрязнения тяжелыми металлами окружающей среды наблюдается изменение фракционного состава воды в сторону повышения количества связанной воды. Это приводит к увеличению водоудерживающей

способности тканей и снижению интенсивности транспирации (Тарабрин, 1980).

Таблица 24

Влияние свинца и кадмия на оводненность тканей листьев ячменя

Концентрация уксуснокислых солей свинца и и кадмия, мг/кг субстрата	Содержание воды в тканях листа, %		
	1-й лист	2-й лист	3-й лист
	Свинец		
0	87 ± 0.6	89 ± 1.4	89 ± 0.8
200	87 ± 1.3	89 ± 1.5	89 ± 0.8
400	86 ± 1.2	89 ± 1.8	88 ± 0.9
800	85 ± 1.1	88 ± 0.9	87 ± 0.8
	Кадмий		
0	88 ± 0.2	86 ± 0.1	86 ± 0.2
100	88 ± 0.3	85 ± 0.2	85 ± 0.3
200	86 ± 0.6	83 ± 0.7	85 ± 0.8
400	82 ± 0.5	82 ± 0.7	84 ± 0.1

Влияние тяжелых металлов на водный потенциал растений. В присутствии повышенных концентраций тяжелых металлов уменьшается водный потенциал растений (Bishnoi et al., 1993; Vassilev et al., 1997). Степень ингибирования металлами этого показателя зависит в равной степени от их концентрации в корнеобитаемой среде и от времени обработки. Например, в экспериментах Пошенрайдер с соавт. (Poschenrieder et al., 1989) водный потенциал листьев фасоли в присутствии кадмия в концентрации 3 мкМ не изменялся в течение 120 часов обработки, но при увеличении времени обработки до 144 часов происходило его снижение (от -0,23 МПа – у контрольных до -0,37 МПа – у опытных растений). Одной из возможных причин уменьшения водного потенциала листьев в присутствии тяжелых металлов является изменение эластичности клеточных оболочек (Barceló, Poschenrieder, 1990).

Влияние тяжелых металлов на транспирацию. Водный баланс целого растения определяет соотношение интенсивности поглощения воды и транспирации. Многими исследователями от-

мечено, что при обработке растений тяжелыми металлами наблюдается значительное снижение уровня транспирации, в некоторых случаях даже большее, чем ингибирование фотосинтеза (Bazzaz et al., 1974). Подобный эффект был обнаружен, например, в листьях гороха (Sandalio et al., 2001), кукурузы и подсолнечника (Bazzaz et al., 1974) при обработке растений кадмием, в листьях пшеницы – в присутствии никеля (Bishnoi et al., 1993). Поскольку уровень транспирации коррелирует с устьичной проводимостью (Smýkalová, Zámečnicková, 2003), то уменьшение транспирации при действии металлов может являться результатом закрытия устьиц (Bazzaz et al., 1974; Pearson, Kirkham, 1981; Pietrini et al., 2003). Например, под воздействием свинца в концентрациях 0.1 мМ и 1 мМ заметно снижалась устьичная проводимость у растений огурца (Таланова и др., 2005). В присутствии кадмия и никеля в концентрации 10 мМ у листьев пшеницы после 4-часовой обработки она составляла 60–90% от контрольного варианта (Bishnoi et al., 1993). Возможным объяснением закрытия устьиц в условиях загрязнения тяжелыми металлами является индуцированные их ионами изменения в регуляции K^+ -каналов в замыкающих клетках в результате резкого повышения уровня АБК и утечки ионов калия из клеток (Poschenrieder et al., 1989).

Помимо непосредственного воздействия тяжелых металлов на устьица, снижение транспирации может быть связано с уменьшением размеров листьев (Barceló et al., 1988a) и корневой системы (Hardiman, Jacoby, 1984), а также с нарушением поступления в замыкающие клетки ионов K^+ и Ca^{2+} (Barceló, Poschenrieder, 1990).

В целом тяжелые металлы в высоких концентрациях оказывают ярко выраженное негативное воздействие на водный обмен растений. Это связано как с непосредственным влиянием металлов на эластичность клеточных стенок, размеры устьиц, число и диаметр сосудов проводящей системы, так и с их опосредованным действием. В результате листья растений теряют тургор, что отрицательно сказывается на всех физиологических процессах. В обобщенном виде влияние тяжелых металлов на некоторые показатели, связанные с водным балансом растений, отражено в табл. 25.

Таблица 25

**Воздействие тяжелых металлов на некоторые показатели,
оказывающие влияние на водный баланс растений**
(по: Barceló, Poschenrieder, 1990)

Уменьшаются в присутствии металлов	Увеличиваются в присутствии металлов	Могут варьировать или не определено
Надземные органы		
Количество и размеры листьев	Количество устьиц	Количество воска в кутикуле
Размеры устьиц Скорость открытия/ закрытия устьиц	Движения листьев Скорость отмирания кончика листа	Покой и способность к регуляции скорости роста
Способность к осморегуляции	Старение и опадание листьев	Водный потенциал листа
Степень растяжения клеток	Вязкость ксилемы	
Эластичность клеточных стенок (Cd, Pb)		
Число и диаметр сосудов ксилемы		
Подземные органы		
Формирование боковых корней и корневых волосков	Степень суберинизации корня	Интенсивность ионного транспорта
Пространственное распре- деление корневой системы	Степень лигнификации	Водный потенциал
Скорость роста растяжением	Скорость отмирания кончика корня	
Способность к осморегуляции		
Водопроницаемость		
Контакт в системе корень – почва		
Отношение размеров корень/стебель		
Число и размеры элементов ксилемы		

2.6. Минеральное питание

Хорошо известно, что сбалансированность химического состава живых организмов – одно из главных условий их нормального роста и развития. В присутствии повышенного содержания тяжелых металлов в окружающей среде концентрация многих элементов, необходимых для растения, существенно изменяется (Yang et al.,

2004). Металлы могут ингибировать поступление питательных веществ, а также служить причиной повышения уровня того или иного элемента, что также негативно отражается на метаболизме растения. Взаимоотношения между тяжелыми металлами и другими элементами оказывают большое влияние на фотосинтез, содержание пигментов, водный и гормональный баланс растений, функционирование ферментов (Siedlecka, 1995; Ouzounidou et al., 1997). Существует даже мнение, что типичные симптомы токсичности, вызываемые тяжелыми металлами (задержка роста и развития, хлороз листьев), являются вторичными эффектами, связанными с дефицитом питания (Burzyński, 1987).

Между тяжелыми металлами и другими элементами возможны антагонистические и синергетические взаимодействия. Например, такие металлы, как кадмий, кобальт, никель, свинец, находятся в антагонизме с кальцием, фосфором и калием, свинец и медь – с азотом, тогда как медь и цинк могут иметь синергетическое взаимодействие с кальцием и фосфором (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Обнаружены антагонистические отношения между кадмием и медью, железом и марганцем (Thys et al., 1991), а также между кадмием и цинком (Smilde et al., 1992). В целом возможные варианты взаимоотношений между элементами представлены в табл. 26.

Таблица 26

Взаимодействие между элементами минерального питания и тяжелыми металлами в растениях (по: Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989)

Элемент минерального питания	Характер взаимодействия	
	Антагонизм	Синергизм
N	Cu, Pb	–
P	Cd, Cu, Pb	Zn
K	Cd, Pb	–
Ca	Cd, Cu, Pb, Zn	Cu, Zn
Fe	Zn	–
Mg	Zn, Cu	–

Влияние тяжелых металлов на макроэлементы. *Азот.* Как показывают исследования, в присутствии тяжелых металлов у растений наблюдается понижение содержания азота как в корнях, так и в надземной части. Например, высокие концентрации меди сни-

жали концентрацию этого элемента в листьях растений пшеницы (Kumar et al., 1990). В присутствии цинка у растений овса уменьшалось содержание азота в надземной биомассе (Reboredo, 1994). Кадмий замедлял его поступление в корни и листья бобов (Gouia et al., 2003). Отмеченное негативное влияние тяжелых металлов на азотный метаболизм 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 в листьях (Weber et al., 1991; Gouia et al., 2003), нитратредуктазы – в корнях (Norwell et al., 1993).

Более низкие концентрации тяжелых металлов могут вызывать увеличение содержания азота в растениях, что связано с активацией ферментов. Так, кадмий в концентрации 100 мкМ увеличивал (на 15% по сравнению с контролем) активность глутаминсинтазы – одного из ферментов, катализирующих реакции ассимиляции аммония, – у растений овса (Astolfi et al., 2004). Авторы полагают, что повышение активности фермента способствует повышению устойчивости азотного метаболизма к кадмию.

Фосфор. Влияние тяжелых металлов на изменение содержания фосфора в растениях изучено слабо. В зависимости от металла и его концентрации количество этого элемента может как уменьшаться, так и увеличиваться. Например, в присутствии относительно невысоких концентраций кадмия повышалось содержание фосфора в корнях и листьях растений *Sedum alfredii* (Yang et al., 2001), а при действии цинка – в стеблях овса (John, 1976) и в листьях и корнях ячменя (Brune et al., 1994). При этом повышение уровня фосфора в присутствии цинка можно объяснить синергитическим взаимоотношением этих элементов, а причина его увеличения под влиянием других тяжелых металлов пока остается неизвестной. Более высокие концентрации кадмия приводили к снижению содержания фосфора в надземной массе арабидопсиса (Zhao et al., 2000), а высокие концентрации меди – в листьях овса (Reboredo, 1994). Возможно, это связано с нарушением поглощения и передвижения элемента в растениях.

Калий и кальций. Изменение внутриклеточного уровня калия и кальция под действием тяжелых металлов является одной из ос-

новных причин их токсичности для растений и оказывает негативное влияние на такие процессы, как рост и фотосинтез, а также водообмен (Greger, Bertell, 1992; Siedlecka, 1995; Perfus-Barbeoch et al., 2002). Ясно выраженной концентрационной зависимости между содержанием тяжелых металлов в субстрате и количеством калия и кальция в органах растений выявить не удалось. К примеру, при повышении в субстрате концентрации кадмия до 1 мМ содержание калия в листьях *Sedum alfredii* увеличивалось (Yang et al., 2004), тогда как в листьях пшеницы – уменьшалось (Ouzounidou et al., 1997). В хвое и корнях *Pinus sylvestris* под влиянием кадмия содержание калия снижалось на 40–60% (в зависимости от концентрации), а в стебле – увеличивалось на 23–37% (Kim et al., 2003). У растений бобов под действием высоких концентраций меди содержание кальция в корнях повышалось, а в листьях – понижалось, в то время как содержание калия, наоборот, в листьях увеличивалось (Cook et al., 1997). Известны антагонистические отношения между кальцием и свинцом, связанные с конкуренцией за участки поглощения (Lane et al., 1978; Godbold, Knetter, 1991). Поэтому с повышением концентрации свинца в корнеобитаемой среде снижается количество кальция, поступающего, например, в клетки корня *Picea abies* (Haussling et al., 1988). Недостаток кальция в корнях растений приводит к замедлению клеточного деления и растяжения и в конечном итоге – к уменьшению размеров корня и побега.

В целом характер изменения содержания в растениях калия и кальция в присутствии тяжелых металлов во многом зависит от видовой принадлежности, а также различается в разных органах одного и того же растения. Увеличение содержания этих элементов при возрастании уровня тяжелых металлов в среде, очевидно, играет защитную роль, однако механизм этого явления пока не известен. Снижение же содержания калия и кальция в клетках связано в большей степени с нарушениями структуры клеточных мембран и утечкой этих ионов из клеток (Prasad, 1995).

Магний. Сведений относительно влияния тяжелых металлов на содержание магния в растениях очень мало. Отмечено, в частности, что в присутствии кадмия уменьшалось содержание магния в листьях ячменя, а при действии свинца – в листьях огурца (Burzyński, 1987). Вместе с тем при определенных концентрациях

тяжелых металлов его содержание в органах может и повышаться. Например, в присутствии цинка в концентрациях 0.4 и 1.6 мМ/л питательного раствора в корнях ячменя содержание магния снижалось (на 70 и 87% по отношению к контролю соответственно), тогда как в листьях несколько повышалось (на 6 и 17% соответственно) (Brune et al., 1994). Обнаружено также увеличение содержания магния в надземных органах растений овса под влиянием меди (Cheshire et al., 1982). Основной причиной снижения концентрации этого элемента в растениях является, очевидно, замедление его поглощения из почвы (Sidhy, Randhava, 1979), повышение же содержания магния в листьях при определенных концентрациях тяжелых металлов может быть связано с перераспределением элемента и его оттоком в фотосинтезирующие органы.

Возможные изменения количества макроэлементов в разных органах растений в присутствии тяжелых металлов (в частности, кадмия) показаны на примере гороха (табл. 27) (Sandalio et al., 2001).

Таблица 27

Влияние кадмия на содержание макроэлементов (мг/г сухого веса) в корнях и листьях гороха (по: Sandalio et al., 2001)

Макроэлемент	Концентрация кадмия, мкМ			
	0	10	30	50
Корни				
N	180.31	216.11	283.54	199.94
P	50.48	52.28	55.22	37.04
K	532.40	489.00	568.74	304.28
Ca	147.13	145.50	140.99	96.13
Mg	68.17	40.60	50.74	23.36
Листья				
N	526.11	344.22	269.05	164.20
P	46.55	34.16	25.63	18.37
K	441.93	428.19	304.17	177.60
Ca	230.15	179.94	133.53	99.51
Mg	50.35	47.62	35.95	26.53

Влияние тяжелых металлов на некоторые микроэлементы. Железо. Как уже отмечалось в гл. 2.3, одним из неспецифических симптомов действия металлов на растения является хлороз листьев, который вызывается значительным снижением количества же-

леза в клетках (Garty et al., 1992). Известно, что железо и цинк являются антагонистами (Adriano et al., 1971). Имея сходные радиусы ионов и одинаковые клеточные механизмы регуляции, катионы цинка замедляют адсорбцию железа, уменьшая тем самым его содержание в растениях (Misra, Ramani, 1991). Снижение уровня железа в растениях в присутствии кадмия является одним из важных проявлений негативного влияния этого металла на растения (Griling, Peterson, 1981; Siedleska, Krupa, 1999). Уменьшение размеров корневой системы, повреждение клеточных мембран корня, а также снижение активности Fe-редуктазы – фермента, необходимого для восстановления ионов Fe^{3+} в Fe^{2+} , – приводят к дефициту железа у растений, обработанных кадмием (Alcantara et al., 1994; Siedlecka, Krupa, 1999). Наряду с кадмием уменьшение содержания железа отмечено также под действием свинца и меди в листьях растений огурца (табл. 28) (Burzyński, Kłobus, 2004).

Таблица 28

Содержание железа в листьях растений огурца в присутствии меди, кадмия и свинца (по: Burzyński, Kłobus, 2004)

Металл	Концентрация, мкМ	Содержание Fe, % к контролю
Cu	20	80±5
Cu	50	65±7
Cd	20	71±4
Cd	50	63±5
Pb	1000	88±8

Основными причинами появления у растений дефицита железа в присутствии тяжелых металлов являются: уменьшение всасывающей поверхности корня, повреждение клеточных мембран корня (Siedleska, Krupa, 1999), а также задержка транспорта этого элемента из корней в листья (Wallace et al., 1992; Fodor et al., 1996).

Марганец, медь, цинк, бор. Помимо железа тяжелые металлы нарушают поступление ряда других микроэлементов в растения, а также изменяют их концентрацию в органах и тканях. В частности, с увеличением концентрации кадмия уменьшается содержание марганца, меди и бора в листьях ячменя (Sandalio et al., 2001). При действии цинка даже в относительно невысоких концентрациях (100 мкМ) уменьшается количество марганца и меди в корнях и

надземной массе растений арабидопсиса (Zhao et al., 2000). Свинец подавляет поглощение и передвижение марганца в побеги пшеницы, нарушая физические процессы связывания ионов (Kannan, Keppler, 1976). В присутствии кадмия в концентрации 10–30 мкМ также снижается поступление марганца в растения пекинской капусты (Юсим, Осмоловская, 2000) и гороха (Hernández et al., 1998). В литературе имеются сведения о том, что уменьшение под действием тяжелых металлов количества гран на хлоропласт и тилакоидов на грану является результатом дефицита марганца (Chaney, 1983). Содержание цинка в растениях также уменьшается при повышении концентрации некоторых металлов в окружающей среде. Так, наличие в питательном растворе свинца приводило к снижению содержания цинка в листьях проростков огурца (Burzyński, 1987), а кадмия – в листьях гороха (Sandalio et al., 2001).

Изменение концентрации этих микроэлементов в растениях в присутствии тяжелых металлов может быть различным в разных органах растений. У растений салата при действии кадмия в концентрации 1 мг/л содержание марганца в стебле увеличивалось, а в корнях – уменьшалось (Ramos et al., 2002). Относительно возможных причин подобного повышения или понижения содержания указанных микроэлементов в условиях загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами четкого объяснения в литературе нет. Возможно, они те же, что установлены и для других элементов.

В целом изменение минерального состава растений в присутствии тяжелых металлов связано с замедлением роста корней и уменьшением размеров корневой системы (Godbold, Knetter, 1991), анатомо-морфологическими изменениями проводящих тканей ксилемы (Barceló et al., 1988б), оттоком ионов из корней вследствие повреждения клеточных мембран (Belde et al., 1988), а также снижением количества поглощаемых ионов (Veselov et al., 2003). Кроме того, высокие концентрации тяжелых металлов изменяют структуру клеточных мембран, приводя к нарушениям в ближнем и дальнем транспорте ионов (Wallace, 1979; Veltrup, 1981). Например, ограничение транспорта элементов в растениях под влиянием кадмия связано с изменением активности АТФазы, вызванной изменениями структуры мембран (Kennedy, Gonsalves, 1987; Fodor et al., 1995) или замещением Mg^{2+} в комплексе Mg -АТФ ионом ме-

талла (Kennedy, Gonsalves, 1987). Кроме того, имеются сведения о присутствии в молекуле АТФазы SH-групп, образующих стойкие комплексы с металлами, что также снижает активность фермента (Pressley, Sabatini, 1996 – цит. по: Демидчик и др., 2001).

Помимо ограничения транспорта, изменение поглощения макро- и микроэлементов обусловлено конкуренцией их ионов с ионами тяжелых металлов за общие места связывания вследствие близости ионных радиусов. Например, в обзоре И.В. Серегина и В.Б. Иванова (2001) приведены данные по Cd^{2+} . В присутствии этого металла с ионным радиусом 1.03 Å возможно снижение поглощения ионов Zn^{2+} (0.83 Å) и Ca^{2+} (1.06 Å).

Нельзя не отметить, что макро- и микроэлементы в свою очередь также могут снижать уровень ионов тяжелых металлов в растении. Джон (John, 1976) показал, что увеличение содержания калия и фосфора является причиной снижения адсорбции кадмия. Ким и соавт. (Kim et al., 2002) обнаружили снижение уровня свинца и кадмия в растениях риса при повышении в почве содержания кальция и магния. Наконец, и сами металлы ограничивают поступление друг друга в растения. Так, цинк снижает поступление свинца, а медь и железо – кадмия (Burzyński, Buczek, 1989; Siedlecka, 1995).

Таким образом, тяжелые металлы могут вызывать дефицит элементов минерального питания, а также их дисбаланс. Они снижают поступление питательных веществ посредством конкуренции, воздействуют на клетки корня, нарушают проницаемость мембран. Вызванный тяжелыми металлами дефицит элементов минерального питания может иметь серьезные негативные последствия, приводящие к изменениям многих физиологических процессов. Однако в целом вопрос о влиянии тяжелых металлов на содержание макро- и микроэлементов в растениях изучен пока недостаточно.

2.7. Продуктивность

Нарушения жизнедеятельности растений, наблюдаемые в неблагоприятных условиях окружающей среды, проявляются в первую очередь в изменениях роста и накоплении биомассы. При этом накопление биомассы выступает как интегральный процесс, отражающий итог всех функциональных и метаболических изменений в растениях, поэтому этот показатель может использоваться в качестве универ-

сального индикатора при оценке физиологического состояния растений (Шевелуха, 1992). Токсическое действие металлов на растения также проявляется в значительном снижении биологической продуктивности, а изменение в накоплении биомассы надземных и подземных органов служит показателем металлоустойчивости растений.

Наши эксперименты показали, что с увеличением концентрации тяжелых металлов (свинца и кадмия) в субстрате значительно уменьшается (по сравнению с контролем) биомасса побега и корня у растений ячменя (рис. 24), а также у других изученных видов однолетних и многолетних злаков. При дальнейшем повышении концентрации уксусноокислой соли кадмия (800 мг/кг субстрата) рост растений и накопление ими биомассы полностью останавливались уже в фазу проростков. Аналогичные результаты представлены также в работах других авторов. Например, повышение содержания кадмия в корнеобитаемой среде до 25–45 мкМ снижало урожай зеленой массы у озимого ячменя (Vassilev et al., 1996), а до 50 мкМ – у озимой пшеницы (Bingham et al., 1975), кукурузы и риса (Wójcik, Tukendorf, 1999). В присутствии меди в концентрации 160.5 мкМ накопление биомассы корня и побега у растений бобов уменьшалось по отношению к контролю на 70 и 38% соответственно (Cook et al., 1997). При повышении концентрации свинца в субстрате до 2000 мг/кг сухая биомасса

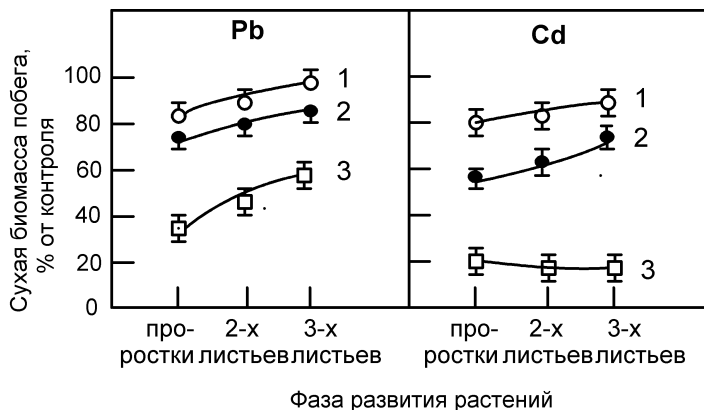


Рис. 24. Влияние свинца и кадмия на прирост сухой биомассы побега у растений ячменя на разных фазах развития

Концентрация уксусноокислых солей свинца и кадмия:
1 – 200; 2 – 400; 3 – 800 мг/кг субстрата

подземных и надземных органов растений *Plantago major* понижалась соответственно на 43 и 50% (табл. 29) (Kosobrukhov et al., 2004). Под влиянием свинца в концентрации 800 мг/кг почвы уменьшалась сухая биомасса побега у разных сортов риса (Liu et al., 2003).

Таблица 29

Влияние свинца на накопление биомассы растениями *Plantago major*
(по: Kosobrukhov et al., 2004)

Содержание свинца, мг/кг субстрата	Сухая биомасса, г		
	Корни	Листья	Целое растение
0	1.15±0.06	1.01±0.06	2.16±0.10
2000	0.65±0.04	0.50±0.02	1.16±0.07

На примере ячменя и овса нами также было выяснено, что в присутствии тяжелых металлов у растений наблюдается изменение соотношения между подземной и надземной биомассой, причем не только в зависимости от концентрации металла, но и в онтогенезе растений (Казнина, 2003). Так, если в фазу проростков с увеличением концентрации свинца отношение сухой биомассы побега к биомассе корня увеличивалось (то есть накопление биомассы корней угнеталось в большей степени, чем побегов), то в фазу 3-х листьев оно уменьшалось, что говорит о снижении ингибирующего действия металла в отношении указанного показателя (рис. 25). Уменьшение отношения сухой биомассы побега к биомассе корня под воздействием кадмия обнаружено также у растений *Plantago major* (Di Cagno et al., 1999) и ячменя (Vassilev et al., 1998a).

Одним из наиболее важных процессов, определяющих продуктивность растений, является фотосинтез. Как известно (Жученко, 1988), функциональную активность фотосинтетического аппарата определяет чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ). Она является результирующей баланса фотосинтеза листьев и их дыхания и характеризует прирост биомассы на единицу площади листьев в единицу времени (Головко, 1999). О характере изменения ЧПФ в присутствии тяжелых металлов сведений в доступной нам литературе выявить не удалось. В результате наших исследований было обнаружено снижение этого показателя у растений ячменя в присутствии свинца (в концентрации 800 мг/кг субстрата) и кадмия (в концентрации 400 мг/кг субстрата) (рис. 26).

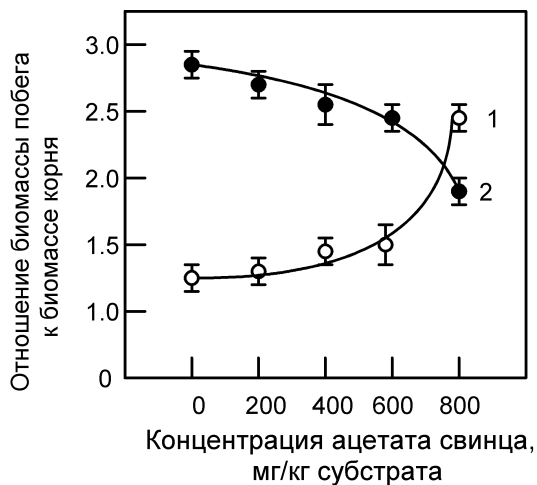


Рис. 25. Влияние свинца на отношение сухой биомассы побега к сухой биомассе корня у растений ячменя на разных фазах развития

1 – фаза проростков; 2 – фаза 3-х листьев

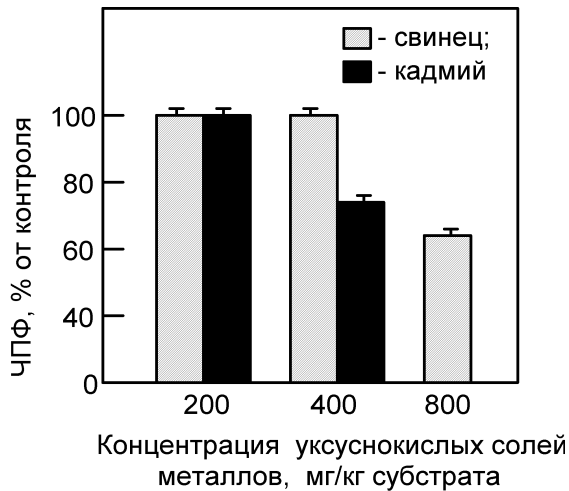


Рис. 26. Влияние свинца и кадмия на чистую продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) растений ячменя

Вопрос о влиянии тяжелых металлов на продуктивность семян или плодов в настоящее время изучен весьма слабо. Тем не менее известно, что в присутствии повышенных концентраций кадмия, свинца и цинка в субстрате значительно понижался урожай семян у растений пшеницы и конских бобов (рис. 27) (Ильин и др., 1985). Под влиянием кадмия уменьшалось число семян в колосе у озимого ячменя (Vassilev et al., 1996), а в присутствии цинка – у ярового ячменя (Казнина и др., 2006а). Необходимо учитывать, что отрицательное воздействие тяжелых металлов на урожай семян складывается из их действия на отдельные структурные элементы урожая. Проведенные нами эксперименты показали (табл. 30), что с повышением концентрации кадмия в субстрате у ярового ячменя уменьшается длина и биомасса колоса, а также количество колосков в колосе, что сказывается на потенциальной и реальной семенной продуктивности растений (Казнина и др., 2006а).

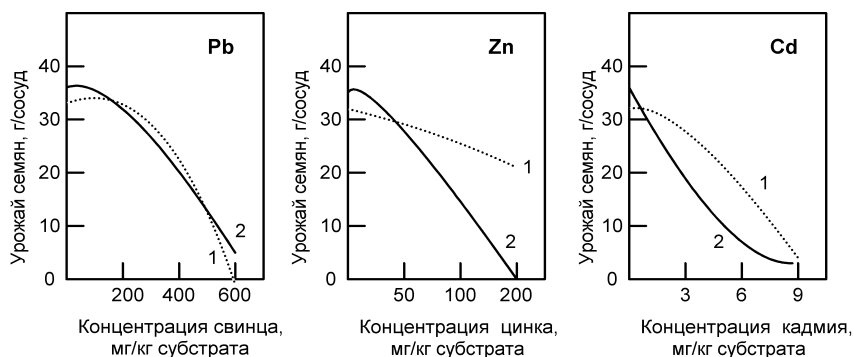


Рис. 27. Влияние тяжелых металлов на урожай семян растений пшеницы (1) и конских бобов (2) (по: Ильин и др., 1985)

Таблица 30

Влияние кадмия на элементы потенциальной семенной продуктивности растений ячменя

Концентрация ацетата кадмия, мг/кг субстрата	Длина колоса, см	Число колосков, шт.	Биомасса колоса, г
0	3.2±0.1	17.2±0.8	0.30±0.02
200	3.2±0.1	16.2±1.6	0.29±0.02
400	2.9±0.1	14.0±0.8*	0.19±0.03*
600	2.1±0.2*	11.6±0.6*	0.12±0.02*

* Различия с контролем достоверны при $P \leq 0.05$.

Высокие концентрации тяжелых металлов в почве не только снижают накопление надземной биомассы и урожай семян культурных растений, но и ухудшают качество урожая, уменьшая количество важных питательных элементов, незаменимых аминокислот, витаминов (Покровская, 1995). Кроме того, поступая в растения и накапливаясь в больших количествах в органах, которые используются в пищу, они создают потенциальный риск для здоровья человека (Vassilev et al., 1996).

Резюмируя материалы данной главы следует сказать, что тяжелые металлы вызывают у растений многочисленные изменения, происходящие на разных уровнях: молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом и организменном. Имея большое количество «мишеней» для своего действия, тяжелые металлы отрицательно влияют на многие стороны жизнедеятельности растений. Анализ литературы и результаты наших собственных исследований показывают, что степень ингибирования тяжелыми металлами физиологических процессов в большой степени определяется концентрацией металла в окружающей среде, а также зависит от его токсичности, продолжительности действия и чувствительности вида (сорта, генотипа). При невысоких концентрациях тяжелых металлов наблюдаемые в растениях изменения не нарушают основные физиологические процессы и их согласованность, а иногда даже вызывают активизацию части из них. Очевидно, существующие у растений механизмы адаптации, о чем пойдет речь в следующей главе, в большинстве случаев позволяют им поддерживать функционирование таких процессов, как фотосинтез, дыхание, водный обмен, на достаточно высоком уровне и благодаря этому успешно расти и развиваться в этих условиях. Однако в присутствии высоких концентраций тяжелых металлов в клетках и тканях происходят многочисленные необратимые структурно-функциональные изменения, наблюдается рассогласование отдельных физиологических процессов, вследствие чего рост и развитие замедляются или полностью прекращаются, а в отдельных случаях может наступать гибель растений.

ГЛАВА 3

МЕХАНИЗМЫ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К ДЕЙСТВИЮ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

Устойчивость растений к тяжелым металлам принято рассматривать как способность переносить их действие в повышенных токсических концентрациях (Prasad, 1995; Macnair et al., 1999; Macnair, 2007). К настоящему времени опубликовано довольно много обобщающих работ, посвященных механизмам устойчивости растений к воздействию тяжелых металлов как отечественных (Алексеева-Попова, 1983; Нестерова, 1989; Гуральчук, 1994; Феник и др., 1995; Барсукова, 1997; Демидчик и др., 2001; Серегин, 2001; Серегин, Иванов, 2001; Серегин, Кожевникова, 2006), так и зарубежных (Foy et al., 1978; Rauser, 1990, 1995, 1999; Antosiewicz, 1992; Prasad, 1995; Zenk, 1996; Das et al., 1997; Sanità di Toppi, Gabrielli, 1999; Cobbett, 2000; Hall, 2002; Meharg, 2005) авторов. Их анализ показывает, что в ответ на возрастание уровня тяжелых металлов в окружающей среде в растениях реализуется несколько различных программ, направленных на их адаптацию и выживание. При этом устойчивость растений к тяжелым металлам достигается двумя основными путями: 1) предотвращением (ограничением) проникновения тяжелых металлов в клетку, в результате чего растение избегает их токсического действия на внутриклеточные процессы (avoidance); 2) запуском внутриклеточных механизмов устойчивости (tolerance) (Levitt, 1980; Чиркова, 2002; Hall, 2002).

Как показывают исследования многих авторов, способность растительных организмов адаптироваться к воздействию тяжелых металлов без нарушения физиологических функций связана с определенными изменениями, происходящими на молекулярном, клеточном, тканевом, органном и организменном уровнях. Наиболее изученными являются клеточные и молекулярные механизмы металлоустойчивости.

3.1. Клеточные и молекулярные механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам

В процессе эволюции растения выработали целый ряд приспособительных механизмов, защищающих клеточный метаболизм от присутствующих в окружающей среде тяжелых металлов. К ним относятся: уменьшение поступления металлов в клетку, активация систем их выведения, изоляция в метаболически малоактивных соединениях и компартментах, изменения метаболизма, направленные на снижение токсического действия металлов или ликвидацию его последствий (Чиркова, 2002; Hall, 2002) (рис. 28). Указанные механизмы соответствуют двум стратегиям выживания организмов при стрессовых воздействиях: не допустить действие фактора (накопления тяжелого металла в клетке) или обезвредить его.

Предотвращение проникновения тяжелых металлов в клетку. Многие растения, в первую очередь исключители, способны предотвращать (ограничивать) накопление тяжелых металлов в клетках растений. Это достигается иммобилизацией ионов металлов в клеточной стенке, торможением транспорта ионов через плазмалемму, а также с помощью выделения их из клетки в окружающую среду.

Иммобилизация тяжелых металлов в клеточной стенке. Первым барьером на пути поступления ионов тяжелых металлов в клетку выступает клеточная стенка. Связывание тяжелых металлов клеточными стенками корня позволяет снизить их проникновение из почвенного раствора в цитоплазму (Taylor, 1987; Ernst et al., 1992, 2000). Данные многих авторов свидетельствуют о значительном накоплении тяжелых металлов именно в клеточной стенке (Wagner, 1993; Серегин, Иванов, 1997; Ramos et al., 2002).

Иммобилизация в клеточной стенке ионов тяжелых металлов, по мнению ряда авторов, является одним из важнейших процессов, влияющих на устойчивость растений к их избытку в окружающей среде (Алексеева-Попова, 1987; Taylor, 1987; Davies et al., 1991; Гуральчук, 1994). При этом выделяют два типа иммобилизации: накопление ионов металлов в свободном пространстве и связывание металлов специфическими участками клеточной стенки (Феник и др., 1995). Накопление тяжелых металлов в свободном про-

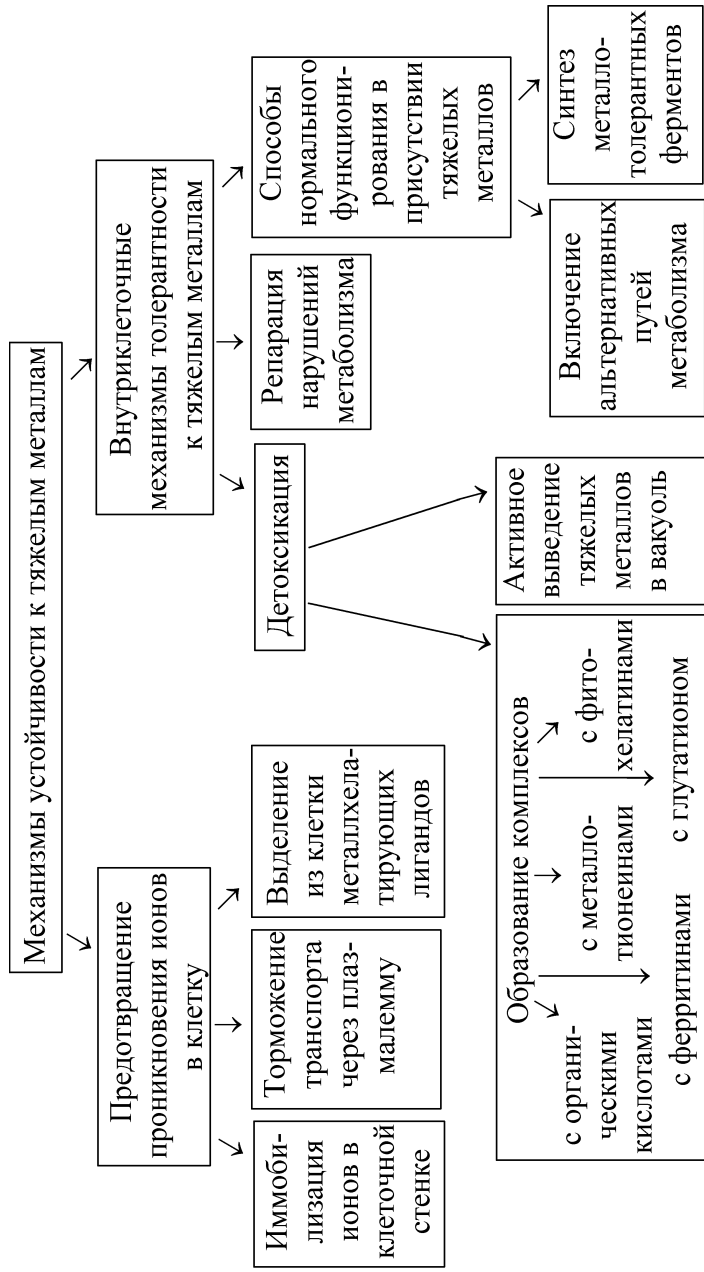


Рис. 28. Механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам (по: Чиркова, 2002)

странстве клеточной стенки определяется величиной ионообменного коэффициента, которая в значительной степени зависит от количества гидроксильных групп, размещенных на поверхности пектинов (Culter, Rains, 1974). Считается, что образование комплекса с пектинами клеточной стенки является одним из основных механизмов, обеспечивающих детоксикацию высоких концентраций ионов кадмия в корнях растений (Leita et al., 1996; Krämer, 2000; Шевякова и др., 2003). Кроме того, отмечают возможность аккумуляции металлов в клеточных стенках у некоторых видов растений (например, *Silene vulgaris* ssp. *Humilis*) за счет связывания с белками и силикатами (Bringezu et al., 1999).

Следует, однако, отметить, что связывание ионов тяжелых металлов клеточной стенкой не всегда обеспечивает необходимый уровень устойчивости (Wainwright, Woolhouse, 1977; Ernst et al., 1992). В частности, в случае действия на растения высоких концентраций тяжелых металлов клеточная стенка достигает своеобразного «насыщения», ее барьерные функции при этом теряются, и она уже не способна защищать клетку от токсического действия металлов (Taylor, 1991).

Торможение транспорта тяжелых металлов через плазмалемму. Важную роль в формировании устойчивости растений к тяжелым металлам играет плазмалемма (Taylor, 1987; Hall, 2002; Mehard, 2005). Она – первый «живой» компонент клетки, который выступает как в качестве мишени для токсического действия тяжелых металлов, так и в качестве барьера на пути их поступления в протопласт (Hall, 2002) (рис. 29). Установлено, что плазмалемма может полностью блокировать поступление токсичных ионов в клетку (Taylor, 1991) или снижать уровень их пассивного трансмембранного транспорта (Foy et al., 1978; Taylor, 1987; Wagatsuma, Akiba, 1989). Кроме того, поскольку плазматическая мембрана обеспечивает поддержание ионного баланса между клеткой и средой, то изменения в функционировании ее ионтранспортных систем оказывают существенное влияние на ионный и энергетический обмен клетки, что отражается на устойчивости растения (Bonaly et al., 1980). Не менее важным механизмом повышения устойчивости растений к тяжелым металлам, связанным с работой плазмалеммы, является уменьшение доступных для реагирования с ионами металлов SH-групп на ее наружной стороне при одновременном увеличении их числа внутри клетки (Kaplan et al., 1995).

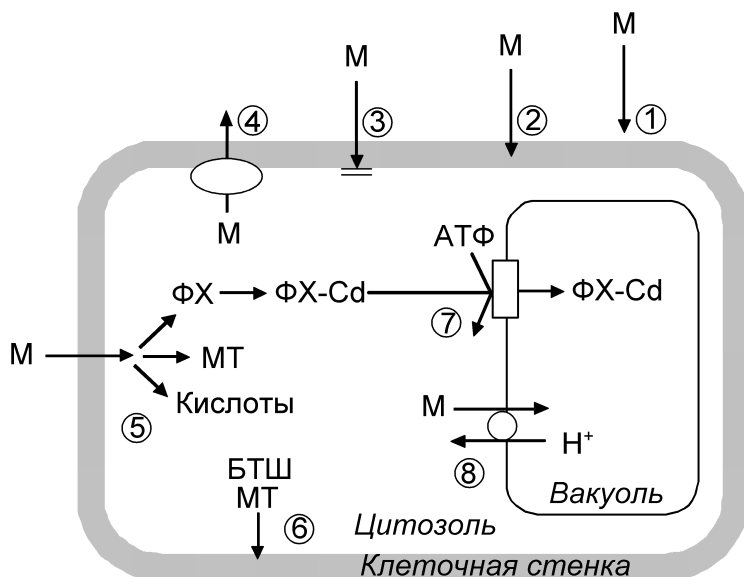


Рис. 29. Возможные клеточные механизмы детоксикации тяжелых металлов (М) в растениях (по: Hall, 2002)

1 – ограничение поступления металлов в корни микоризой; 2 – связывание в клеточной стенке; 3 – снижение проникновения через плазматическую мембрану; 4 – активный выброс в апопласт; 5 – хелатирование в цитозоле фитохелатинами (ФХ), металлотионеинами (МТ), органическими кислотами; 6 – репарация и защита плазматической мембраны; 7 – транспорт комплекса фитохелатин-Сd в вакуоль; 8 – транспорт металлов в вакуоль

Хотя нет прямых доказательств участия транспортных белков плазматической мембраны в повышении устойчивости растений к тяжелым металлам, в последние годы высказываются предположения, что они могут играть важную роль в этих процессах. В частности, предполагают, что наиболее вероятными кандидатами для участия в механизмах устойчивости являются транспортные АТФазы, катион/ H^+ -антипорты, белки-транспортёры CDF (Cation diffusion facilitator) (Hall, 2002), Nramps (Natural resistance associated macrophage proteins) (Thomine et al., 2000, 2003) и ZIP (Zinc iron permease) (Guerinot, 2000) (рис. 30). Кроме того, в плазмемме клеток табака обнаружен переносчик никеля (NtCBP4),

представляющий собой кальмодулинсвязывающий белок (Arazi et al., 1999). Трансгенные растения, активно экспрессирующие ген *NtCBP4*, характеризовались повышенной устойчивостью к Ni и снижением его аккумуляции, что указывает на возможность участия этого транспортера в увеличении устойчивости.

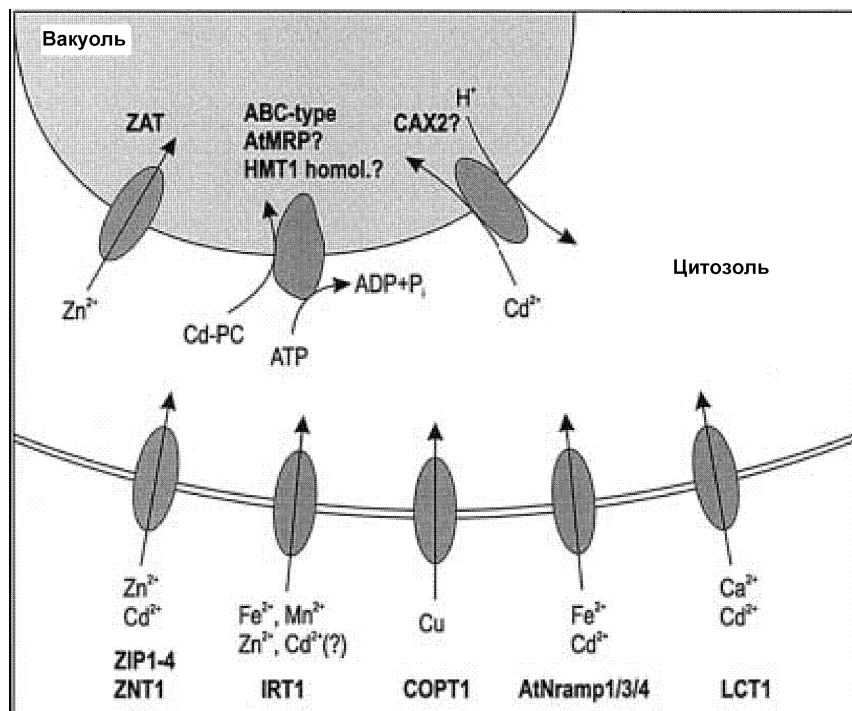


Рис. 30. Транспортеры металлов растений (по: Clemens, 2001)

Активное выведение тяжелых металлов из клетки. Альтернативная стратегия снижения внутриклеточного уровня тяжелых металлов плазматической мембраной заключается в активном выбросе ионов металлов из клетки. Однако сведения о возможности функционирования этого механизма у высших растений единичны (Meharg, Macnair, 1990; Hartley-Whitaker et al., 2001). Например, имеются данные, свидетельствующие о возможности выведения ионов кадмия из клеток (Bennetzen, Adams, 1984). Более того, пря-

мых доказательств существования подобных механизмов защиты от токсического действия тяжелых металлов у растений практически не обнаружено. Кроме того, следует иметь в виду, что многие металлы необходимы для нормальной жизнедеятельности растения, поэтому полный их выброс невозможен. Хотя, например, у бактерий выброс тяжелых металлов (Cu, Cd, Zn, Co, Ni) с участием таких транспортеров, как АТФаза, катион/ H^+ -антипорты, считают основным механизмом устойчивости (Silver, 1996). Доказана также роль транспортеров в поддержании баланса ионов тяжелых металлов у животных (Williams et al., 2000).

Выделение из клеток корней хелаторов тяжелых металлов, таких как органические кислоты, аминокислоты, пептиды, фенолы и другие, приводит к связыванию тяжелых металлов и уменьшению их концентрации на наружной поверхности клеток корня, что снижает соответственно их поглощение растениями (Hall, 2002). К сожалению, в литературе пока мало данных о связи между устойчивостью растений к тяжелым металлам и выделением хелатов с корневым эксудатом.

Выделяемая клетками корня и покрывающая его поверхность слизь также ограничивает проникновение кадмия в клетки, т.е. выполняет защитную функцию (Morel et al., 1986; Rauser, 1987).

Следует отметить, что механизмы предотвращения проникновения тяжелых металлов в клетки растений и накопления в них, кроме описанных выше иммобилизации ионов клеточной стенкой, торможения транспорта через плазмалемму, выделения из клетки связывающих металлы веществ, включают и задерживание металлов грибами *микоризы* на поверхности корня (Jentschke, Godbold, 2000; Schutzendubel, Polle, 2002) и их *отложение в трихомах* (Choi et al., 2001). В случае эффективной работы указанных механизмов растение может вполне успешно расти и развиваться на почвах, загрязненных тяжелыми металлами.

Однако при высоких уровнях загрязнения тяжелыми металлами механизмы, ограничивающие их поступление в растения, оказываются недостаточными, в результате металлы попадают в ткани и клетки. В этом случае включаются внутриклеточные механизмы устойчивости. Условно их можно разделить на 1) механизмы детоксикации, 2) механизмы, позволяющие клетке нормально функ-

ционировать в присутствии тяжелых металлов, 3) механизмы репарации повреждений, вызванных тяжелыми металлами. К первой группе механизмов относят образование физиологически неактивных форм металлов – органических комплексов или нерастворимых неорганических соединений.

Образование комплексов тяжелых металлов с различными лигандами. Важным механизмом детоксикации тяжелых металлов в цитоплазме является их хелатирование – образование хелатов (комплексных соединений органических веществ с металлами) (Wagner, 1993; Prasad, 1995; Rauser, 1999; Clemens et al., 2002; Haydon, Cobbett, 2007a). Лигандами (соединениями, образующими с металлом хелат) могут быть органические кислоты (Rauser, 1999; Haydon, Cobbett, 2007a), аминокислоты (Krämer et al., 1996), фитохелатины (Rauser, 1995; Cobbett, 2000) и металлотионеины (Rauser, 1999). В некоторых случаях происходит последующая компартментация комплекса лиганда с металлом в вакуоли (см. рис. 29).

Органические кислоты. Известно, что некоторые органические кислоты (цитрат, малат, оксалат) способны образовывать прочные связи с ионами тяжелых металлов, поэтому они могут играть важную роль в металлоустойчивости растений (Yang et al., 1997; Saber et al., 1999; Rauser, 1999). К примеру, цитрат образует комплексы с ионами Cd (Wagner, 1993), Ni (Sagner et al., 1998) и Zn (Godbold et al., 1984), а малат – с Zn (Saber et al., 1999; Sarret et al., 2002). Предполагается, что цитрат, малат и оксалат вовлечены не только в обезвреживание тяжелых металлов в цитоплазме, но и в процессы их транспорта в вакуоль (Rauser, 1999).

Эрнст (Ernst, 1982 – цит. по: Феник и др., 1995) высказал гипотезу, согласно которой при попадании в цитозоль ионов цинка образуются Zn-малатные комплексы, которые затем поступают в вакуоль, где малат заменяется оксалатом или другой кислотой, образующей стабильный хелатный комплекс с этим металлом. Малат же диффундирует обратно в цитозоль. Однако прямые доказательства существования такого механизма устойчивости к тяжелым металлам до сих пор не получены.

Позднее было установлено, что под влиянием обработки цинком и кадмием у растений подсолнечника повышается содержание малата и цитрата в побегах и корнях (Saber et al., 1999). Хелатирова-

ние тяжелых металлов этими органическими кислотами в цитоплазме снижало их токсическое действие на метаболические процессы. Поскольку цинк стимулировал выделение малата и цитрата в ризосферу, авторы высказали предположение, что этот процесс вовлечен в механизмы избегания растением действия тяжелых металлов, так как снижает их поглощение корнями.

Вместе с тем надо отметить, что четких корреляций между концентрацией органических кислот (малата и цитрата) в растениях и уровнем их устойчивости к действию тяжелых металлов не установлено (Shen et al., 1997).

Аминокислоты. При поступлении некоторых тяжелых металлов в цитоплазму возможна их детоксикация за счет образования комплексов с аминокислотами, в первую очередь с гистидином (Hall, 2002; Haydon, Cobbett, 2007a). Например, при действии никеля у гипераккумуляторов *Alyssum lesbiacum* и *A. murale* происходит значительное увеличение содержания гистидина и никеля в побеге и ксилемном соке (Krämer et al., 1996). В то же время у *A. montanum*, не способного к накоплению этого металла, не происходило изменения количества этой аминокислоты. Обнаруженная зависимость между содержанием гистидина и уровнем никеля в ксилемном соке послужила доказательством его роли в накоплении этого металла. По данным других авторов, гистидин накапливается в корневых эксудатах и снижает поглощение никеля, таким образом участвуя в его детоксикации (Hall, 2002).

Нельзя, однако, не отметить, что устойчивость гипераккумулятора никеля *Thlaspi goesingense* не была связана с образованием гистидина, концентрация которого в ксилемном соке и побеге оставалась практически неизменной после переноса растений на среду с высоким содержанием Ni, а содержание его в корнях даже снижалось (Persans et al., 1999).

Помимо гистидина способен образовывать хелаты с некоторыми тяжелыми металлами (Fe, Ni) и никотинамин – аминокислота, не входящая в состав белков (Von Wiren et al., 1999; Mari et al., 2006; Haydon, Cobbett, 2007a).

Металлотионеины. Попадая в клетки растения, часть ионов металлов связывается специфическими белками, названными металлотионеинами. Металлотионеины представляют собой низкомоле-

кулярные белки (8–10 кД), в составе которых около 30% приходится на серосодержащую аминокислоту цистеин (Hamer, 1986; Robinson et al., 1993). Механизм их действия заключается в связывании ионов тяжелых металлов сульфгидрильными группами цистеина (Grill et al., 1985; Zenk, 1996).

Впервые металлотионеины были обнаружены у животных, впоследствии их выделили из растений и прокариот (Бурдин, Полякова, 1987). Поиск аналогии между металлосвязывающими белками растений и животных выявил у них различия в расположении остатков цистеина, вследствие чего металлотионеины разделяют на два класса. Металлотионеины класса I идентифицированы в основном в клетках животных, а металлотионеины растений, дрожжей, цианобактерий и некоторых грибов сгруппированы в класс II (Reddy, Prasad, 1992; Robinson et al., 1993; Rauser, 1999). Металлотионеины I и II классов являются генными продуктами и синтезируются на рибосомах.

Активное изучение металлотионеинов у растений начали проводить в 80-х годах после их выделения из растений пшеницы, подвергнутых воздействию цинка (Lane et al., 1987). Исследование роли металлотионеинов в устойчивости к тяжелым металлам долгие годы затруднялось тем, что попытки обнаружить их в растениях были безуспешны (Murphy et al., 1997). В настоящее время выделяют два типа металлосвязывающих белков растений по расположению остатков цистеина – тип 1 (Цис-X-Цис) и тип 2 (Цис-Цис, Цис-X-X-Цис) (Robinson et al., 1993; Murphy et al., 1997). Металлотионеины типа 1 обнаружены у растений гороха (Evans et al., 1990), пшеницы (Snowden, Garner, 1993), ячменя (Okumura et al., 1991), овсяницы красной (Ma et al., 2003), а типа 2 – у сои (Kawashima et al., 1991) и томата (Whitelaw et al., 1997). Оба типа металлотионеинов выявлены у арабидопсиса (Murphy, Taiz, 1995), риса (Yu et al., 1998) и кукурузы (Charbonnel-Campaa et al., 2000).

По имеющимся данным, в ответ на повышение концентрации тяжелых металлов в окружающей среде в растениях может синтезироваться довольно большое количество металлотионеинов, что позволяет связывать до 60–100% металла (Wojcik, Tukendorf, 1999).

В последние годы начато изучение экспрессии генов, ответственных за синтез металлотионеинов. В частности, показано, что

поступление в клетки *Arabidopsis thaliana* ионов меди и цинка активирует экспрессию генов *CRS5* и *CUP1* и индуцирует синтез соответствующих металлотионеинов (Zhou, Goldsbrought, 1995). Другими авторами у *A. thaliana* выделены гены MT1 и MT2, причем доказана корреляция между индукцией ионами меди экспрессии гена MT2 и устойчивостью к этому металлу (Murphy, Taiz, 1995). Позже показано, что у *A. thaliana* гены MT1a и MT2b экспрессируются во флоэме листьев и корня, MT2a и MT3 – в клетках мезофилла листьев, MT4 – в семенах (Guo et al., 2003) (рис. 31). Предполагается, что металлотионеины MT1a и MT2b участвуют в транспорте меди по флоэме, MT2a и MT3 снижают избыток металла в мезофилле. Недавно было обнаружено, что медь индуцирует экспрессию гена *mtMT1*, кодирующего металлотионеин типа 1 в растениях овсяницы красной (Ma et al., 2003).

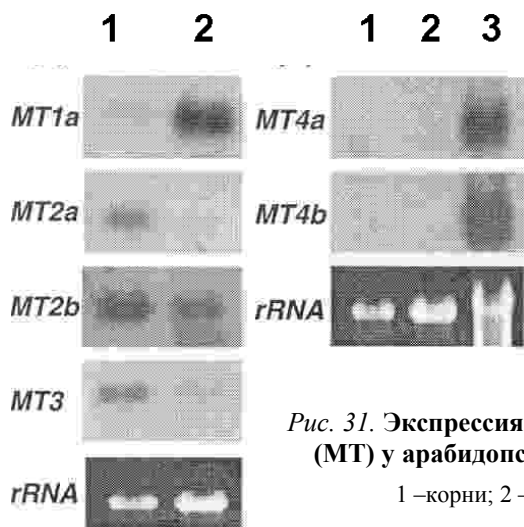


Рис. 31. Экспрессия генов металлотионеинов (MT) у арабидопсиса (по: Guo et al., 2003)

1 – корни; 2 – листья; 3 – семена

Необходимо отметить, что к настоящему времени экспериментально подтверждено функциональное значение металлотионеинов лишь в отношении устойчивости растений к ионам меди (Robinson et al., 1996; Van Hoof et al., 2001; Meharg, 2005). Способность ме-

таллотионеинов связывать другие тяжелые металлы еще предстоит доказать.

Фитохелатины. У высших растений обнаружено семейство низкомолекулярных пептидов – фитохелатинов, состоящих из линейных цепей остатков глутаминовой кислоты и цистеина и способных связывать тяжелые металлы через SH-группы (Grill et al., 1985; Reddy, Prasad, 1992; Rauser, 1995; Souza, Rauser, 2003). Основная формула этих пептидов следующая: $[\gamma\text{-Глу-Цис}]_n\text{-Гли}$, где $n=2\text{--}11$ (Grill et al., 1985; Steffens, 1990). У ряда видов растений С-терминальный глицин заменен на β -аланин (гомофитохелатины), серин (оксиметилфитохелатины), глутамат, глутамин или терминальная аминокислота вообще отсутствует (Rauser, 1995). Фитохелатины с С-терминальными β -Ала, Глу и Сер относят к изофитохелатаинам (Rauser, 1995). Подобные полипептиды, обнаруженные в клетках дрожжевых грибов *Schizosaccharomyces pombe*, названы кадистинами (Kondo et al., 1984). Отметим, что в некоторых ранних работах фитохелатины относили к классу III металлотионеинов (Grill et al., 1987; Reddy, Prasad, 1992; Robinson et al., 1993).

В отличие от металлотионеинов фитохелатины не являются генными продуктами и синтезируются из глутатиона с участием фермента фитохелатинсинтазы (γ -глутамилцистеинил дипептидил транспептидазы), находящегося в цитоплазме клетки (Reese, Wagner, 1987; Grill et al., 1989; Rauser, 1999; Nakasawa et al., 2002; Heiss et al., 2003). Предшественниками фитохелатинов также могут быть аналоги глутатиона (гомоглутатион, гидроксиметилглутатион, глутаминцистеин) (Klapheck et al., 1995). Например, из оксиметилглутатиона синтезируются серин-фитохелатины у некоторых видов семейства *Poaceae*, в том числе у ячменя и овса (Klapheck et al., 1994).

Биосинтез фитохелатинов регулируется на уровне экспрессии генов, кодирующих фитохелатинсинтазу, а также генов, кодирующих ферменты синтеза глутатиона. Сравнительно недавно были обнаружены гены фитохелатинсинтазы (PCS): *TaPCS1* – у *Triticum aestivum* (Clemens et al., 1999), *AtPCS1 (CAD1)* – у *Arabidopsis thaliana* (Ha et al., 1999; Lee et al., 2002), *BjPCS1* – у *Brassica juncea* (Heiss et al., 2003), *LjPCS1- LjPCS13* – у *Lotus japonicus* (Ramos et al., 2007). Предшественник фитохелатинов глутатион

синтезируется из глутамата, цистеина и глицина с участием АТФ-сульфорилазы, γ -глутамилцистеинсинтетазы (кодируемой геном *gsh1*) и глутатионсинтетазы (кодируемой геном *gsh2*), идентифицированных у *Brassica juncea* (Zhu et al., 1999), или генами *CAD1* и *CAD2* у *Arabidopsis* (Cobbett, 2000) (рис. 32). Повышение активности ферментов синтеза глутатиона коррелирует с усилением экспрессии соответствующих генов (Xiang, Oliver, 1998).

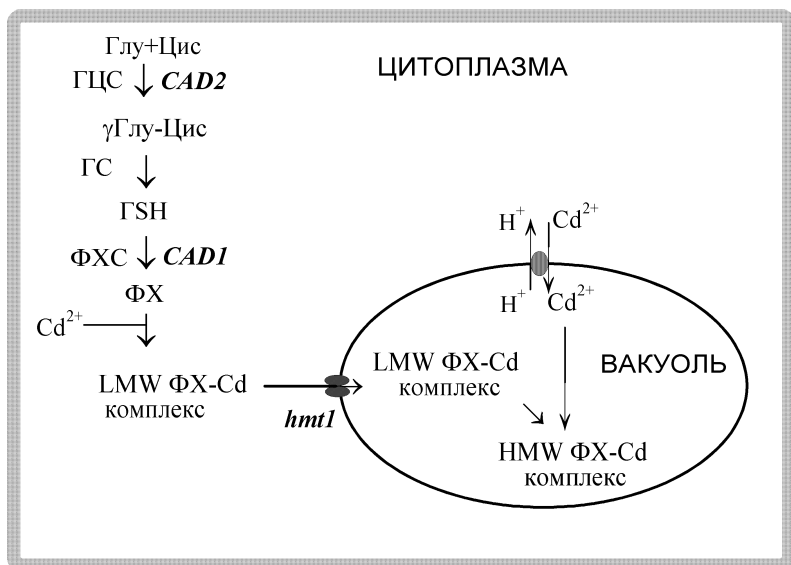


Рис. 32. Участие фитохелатинов в детоксикации тяжелых металлов у растений (по: Cobbett, 2000)

ГЦС – γ -глутамилцистеинсинтетаза; ГС – глутатионсинтетаза; ГШ – глутатион; ФХ – фитохелатины; ФХС – фитохелатинсинтаза; LMW – низкомолекулярный комплекс фитохелатинов с кадмием; HMW – высокомолекулярный комплекс фитохелатинов с кадмием. Гены *CAD1* и *CAD2* – у *Arabidopsis*, *hmt1* – у *Schizosaccharomyces pombe*.

Синтез фитохелатинов индуцируется ионами различных тяжелых металлов, что свидетельствует о неспецифичности этого механизма детоксикации. В частности, индуктором образования фитохелатинов могут выступать Cd, Zn, Pb, Ag, Au, Sb, Cu, Sn (Schat et al., 2002; Stolt et al., 2003). Из них наиболее эффективны Cd и Cu

(Souza, Rauser, 2003; Wójcik, Tukendorf, 2005), тогда как другие металлы оказывают меньшее действие (Souza, Rauser, 2003). Следует отметить, что в отличие от указанных металлов, детоксикация никеля не связана с активацией синтеза фитохелатинсинтазы, а следовательно, синтезом фитохелатинов (Schat et al., 2002). Помимо никеля не индуцируют образования фитохелатинов Fe, Mo, Cr, V (Grill et al., 1987).

Роль фитохелатинов в растениях обсуждается многими авторами. В ранних работах было высказано мнение, что их функция состоит в поддержании клеточного гомеостаза и/или транспорте необходимых тяжелых металлов, таких как медь или цинк (Thumann et al., 1991). Позже было показано, что уровень этих металлов, необходимый для синтеза фитохелатинов, во много раз превышает их нормальное содержание в растении и близок к токсическим дозам (Schat et al., 2002).

В настоящее время считается, что связывание ионов тяжелых металлов фитохелатинами является одним из наиболее важных механизмов их детоксикации (Reese, Wagner, 1987; Howden et al., 1995; Cobbett, 2000; Nakasawa et al., 2002; Серегин, 2001; Clemens, Simm, 2003). Установлено, что образующиеся кадмий-фитохелатиновые комплексы в 10–1000 раз менее токсичны для чувствительных к металлам растительных ферментов, чем свободные ионы кадмия (Kneer, Zenk, 1992).

Для понимания роли фитохелатинов в растениях особое значение имеют результаты исследований, проведенных на чувствительных к кадмию объектах. Например, роль фитохелатинов в устойчивости к кадмию продемонстрирована на мутантах *cad1* и *cad2* арабидопсиса (Howden et al., 1995). У чувствительного к кадмию мутанта *cad1* не образуются фитохелатины, хотя синтез глутатиона не нарушен. У другого неустойчивого к кадмию мутанта *cad2* с мутацией по гену γ -глутамилцистеинсинтазы концентрация глутатиона значительно снижена, а при действии кадмия образуется очень мало фитохелатинов, и в итоге растения погибают. Кроме того, клетки суспензионной культуры *Vigna angularis*, чувствительные к кадмию, также не синтезировали фитохелатинов (Inouhe et al., 2000).

Участие фитохелатинов в детоксикации тяжелых металлов подтверждает также и тот факт, что обработка растений или культуры

клеток бутионин сульфоксимином (BSO) – ингибитором синтеза γ -глутамилцистеинсинтетазы, участвующей в образовании глутатиона, повышает их чувствительность к тяжелым металлам (Rauser, 1990; Jemal et al., 1998).

Считается, что повышение металлоустойчивости растений связано со сверхпродукцией фитохелатинов (Steffens et al., 1990) или быстрым синтезом длинных их цепей (Delhaize et al., 1989; Heiss et al., 2003) (табл. 31), образующих более стабильные комплексы, чем короткие формы (Klapheck et al., 1994).

Таблица 31

Влияние кадмия на содержание фитохелатинов в проростках риса
(по: Klapheck et al., 1994)

Концентрация Cd^{2+} , мкМ	Содержание фитохелатинов, нмоль/г сырой массы					
	Побег			Корень		
	ФХ_2	ФХ_3	ФХ_4	ФХ_2	ФХ_3	ФХ_4
0	10	–	–	38	7	–
10	19	12	3	69	68	7
25	31	11	3	114	170	20
100	40	16	3	180	317	37
250	52	26	6	199	487	63
500	55	18	9	209	521	80

ФХ_2 – ФХ_4 – фитохелатины с 2–4 остатками γ -Глу-Цис; экспозиция на Cd^{2+} – 48 ч.

Образование фитохелатинов происходит в цитоплазме. В то же время известно, что большая часть поступившего в клетку металла, например кадмия, находится в клеточной стенке и в вакуоли (Nishizono et al., 1989). На основании этого высказана гипотеза, что комплексы фитохелатинов с металлом активно транспортируются из цитоплазмы в вакуоль через тонопласт (Reese, Wagner, 1987; Vogeli-Lange, Wagner, 1990; Salt, Rauser, 1995). Ввиду того, что значение pH вакуолярного сока значительно ниже, чем цитоплазмы, комплексы фитохелатинов с кадмием диссоциируют, образуя свободные ионы Cd^{2+} и восстановленные фитохелатины. Ионы же кадмия связываются с органическими кислотами и аминокислотами, присутствующими в вакуолярном соке, и таким образом инактивируются. Пептиды подвергаются деградации вакуолярными протеазами и покидают вакуоль, выполняя роль транс-

портного механизма для переноса кадмия (Vogeli-Lange, Wagner, 1990). В качестве косвенного подтверждения этой гипотезы приводятся данные о том, что у растений томата в присутствии кадмия в вакуолях обнаружены кристаллические отложения соединений, содержащих кадмий и серу (Reese et al., 1992).

В последние годы гипотеза детоксикации кадмия фитохелатинами получила дальнейшее развитие. Считают, что, образуя в цитоплазме низкомолекулярный (LMW) или среднемолекулярный (MMW) комплекс с фитохелатинами, кадмий транспортируется в вакуоль, где образуется высокомолекулярный комплекс (HMW), обеспечивающий его максимальную детоксикацию (Sanità di Toppi, Gabbrielli, 1999; Clemens, Simm, 2003) (рис. 32). При этом транспорт кадмия в вакуоль и его изоляция в виде физиологически неактивных комплексов играют важную роль в поддержании внутриклеточного гомеостаза. Имеющиеся данные свидетельствуют о возможности поступления кадмий-фитохелатиновых комплексов в вакуоль дрожжевого гриба *Schizosaccharomyces pombe* с помощью АТФ-зависимого АБС-транспортера (HMT1), находящегося на тонопласте (Ortiz et al., 1995). Необходимо, однако, отметить, что участие HMT1 в транспорте металлов у высших растений пока не доказано. Остается также неизвестным, происходит ли вторичное использование фитохелатинов, поступивших в вакуоль. Таким образом, фитохелатины, по-видимому, выполняют роль транспортной системы, выводя избыток металлов в вакуоль, где они изолируются в виде комплексов с органическими кислотами (малатом, оксалатом, цитратом).

Обсуждая роль фитохелатинов в растениях, следует привести и данные иного рода. Как оказалось, фитохелатины могут синтезироваться не только у устойчивых, но и у чувствительных к кадмию клеточных линий (Delhaize et al., 1989), а также у растений *Datura innoxia* (De Knecht et al., 1992, 1994; Ernst et al., 2000). Однако у чувствительной линии процесс их связывания с этим металлом был замедленным (Delhaize et al., 1989). По другим данным, при одном и том же уровне кадмия чувствительные к нему растения *Silene vulgaris* синтезировали фитохелатины с большей скоростью, чем устойчивые (De Knecht et al., 1994). Кроме того, при действии ионов меди в сублетальных концентрациях количество фитохелатинов не менялось ни в чувстви-

тельных, ни в устойчивых экотипах *Deschampsia caespitosa* (Сох, Hutchinson, 1988). Различия в уровне накопления кадмия в зерне между видами и сортами пшеницы также не были следствием различий в его связывании фитохелатинами (Stolt et al., 2003). Таким образом, приведенные данные говорят о том, что сами по себе фитохелатины, видимо, не всегда определяют устойчивость растений к тяжелым металлам. Тем не менее их образование является одной из важных составных частей программы ответа клетки на поступление тяжелых металлов в цитоплазму, а подавление синтеза фитохелатинов (искусственно или в результате мутации) ведет к гиперчувствительности, а в некоторых случаях и потере жизнеспособности (Серегин, Иванов, 2001).

Глутатион. Важную роль в детоксикации ионов ртути и серебра у растений играет глутатион – низкомолекулярный пептид с высоким содержанием серы, являющийся предшественником фитохелатинов, который и сам способен образовывать стабильные комплексы с металлами (Howe, Merchant, 1992). Кроме того, глутатион как один из наиболее эффективных низкомолекулярных антиоксидантов защищает растения от повреждающего действия кадмия (Zhu et al., 1999; Pietrini et al., 2003).

Ферритины. Железосодержащие белки ферритины, позволяющие запасать значительное количество железа без ущерба для растения, способны связывать в клетке такие металлы, как цинк, медь, кадмий, свинец, бериллий (Price, Joshi, 1982). Существует мнение, что ферритины первыми включаются в процесс хелатирования ионов металлов в клетке, а металлотионеины синтезируются во вторую очередь (Price, Joshi, 1982).

Компартментация тяжелых металлов в вакуоли. Важную роль в механизмах устойчивости растений к действию тяжелых металлов играет их компартментация и детоксикация в вакуоли (Brookes et al., 1981; Thurman, Runkin, 1982; Ernst, 1992, 2000; Hall, 2002). Как уже отмечалось, существует точка зрения, что ионы металлов после связывания их с фитохелатинами в цитоплазме транспортируются в вакуоль (Malabica, 1990; Hall, 2002). Кроме того, из цитоплазмы в вакуоль поступают свободные ионы металлов (см. рис. 29). Компартментация тяжелых металлов в вакуоли приводит

к снижению их концентрации в цитозоле. Иммобилизация ионов металлов в вакуоли также, как и в клеточной стенке, переводит их в неактивную форму. Преимущественное накопление тяжелых металлов в вакуоли может обеспечиваться локализацией в ней соединений, обладающих большим сродством к металлам (например, анионов органических кислот) и образующих с ними труднорастворимые комплексы. Например, показано, что вакуоль является местом аккумуляции цинка у растений овсяницы красной (Davies et al., 1991), ячменя (Brune et al., 1994), *Silene vulgaris* (Verkleij et al., 1998).

Согласно мнению некоторых исследователей тяжелые металлы в корнях в основном иммобилизуются в клеточной стенке, а в листьях – в вакуолях (Turner, 1970). Однако И.В. Серегиным с соавт. (2003) показано, что большая часть поглощенного корнями кукурузы никеля локализована в вакуоли протопласта в виде комплексов с органическими кислотами.

Выяснение механизмов поступления металлов в вакуоль через тонопласт может иметь важное значение для понимания их роли в устойчивости растений. Имеющиеся данные свидетельствуют о возможности участия в транспорте тяжелых металлов через тонопласт различных систем: металл/ H^+ -антипортов (Salt, Wagner, 1993), а также транспортеров, которые переносят ионы металла (TgMTP) или комплексы металла с фитохелатинами (HMT1) (Ortiz et al., 1995). Например, у гипераккумулятора *Thlaspi goesingense* выявлены гены переносчика TgMTP (**Thlaspi goesingense metal tolerance proteins**), активация которого позволяет накапливать в вакуоли до 75% никеля, поступающего в симпласт (Krämer et al., 2000; Persans et al., 2003). Кроме того, показано участие транспортеров ZAT и ZIF в устойчивости *Arabidopsis thaliana* к цинку (Van der Zaal et al., 1999; Haydon, Cobbett, 2007b), а также CAX2 в устойчивости овса к кадмию (Hirschi et al., 1996). Однако у растений риса не обнаружено Ni/H^+ -антипорта, поэтому отрицается роль вакуоли в устойчивости к никелю (Gries, Wagner, 1998). Высокий уровень экспрессии генов, кодирующих локализованные на тонопласте белки-переносчики, отвечающие за транспорт металла в вакуоль, может быть определяющим фактором устойчивости растений к действию тяжелых металлов (Серегин и др., 2003; Haydon, Cobbett, 2007b).

В целом аккумуляция тяжелых металлов в вакуоли в виде труднорастворимых комплексов с органическими кислотами приводит к снижению их концентрации в цитоплазме и является универсальным механизмом детоксикации.

Изменения метаболизма в условиях действия тяжелых металлов. *Синтез устойчивых к тяжелым металлам ферментов.* Важным механизмом устойчивости растений к тяжелым металлам является синтез в клетке слабочувствительных к тяжелым металлам ферментов с измененной структурой, позволяющей им функционировать в таких условиях (Косицин и др., 1988). Предполагается, что возможны такие изменения в последовательности аминокислот, которые не задевают активные центры ферментов, не изменяют их каталитических свойств и приводят к образованию ферментов, более устойчивых к инактивирующему воздействию тяжелых металлов (Феник и др., 1995). Например, установлено, что карбоангидраза из листьев неустойчивых популяций *Melica nutans* инактивируется в присутствии свинца, в то время как фермент устойчивой популяции активируется им (Игошина, Косицын, 1990). По мнению авторов, в листьях устойчивых растений этого вида присоединение свинца к отдаленному от активного центра участку молекулы фермента приводит к его модификации и повышению каталитической активности.

В целом исследования действия тяжелых металлов на ферменты, такие как карбоангидраза, кислая фосфатаза, нитратредуктаза, малатдегидрогеназа, изоцитратдегидрогеназа, довольно многочисленны (Косицин, Алексеева-Попова, 1983). Однако их результаты свидетельствуют о том, что закономерности, наблюдаемые в ранних работах *in vivo*, не всегда совпадают с теми, которые выявляются при изучении выделенных ферментов (Гуральчук, 1994).

Особое место в защитных реакциях растений на действие тяжелых металлов принадлежит антиоксидантным ферментам (супероксиддисмутаза, каталаза, пероксидазы), активность которых значительно возрастает в этих условиях (Prasad et al., 1999; Шевякова и др., 2003; Wu et al., 2003; Балахнина и др., 2005; Холодова и др., 2005; Devi, Prasad, 2005) (табл. 32). Это приводит к нейтрализации свободных радикалов и пероксидов, образующихся под влиянием

тяжелых металлов и оказывающих повреждающее действие на клетки (Devi, Prasad, 2005), что способствует повышению устойчивости.

Таблица 32

Влияние меди на активность антиоксидантных ферментов в корнях и листьях *Brassica juncea* (по: Devi, Prasad, 2005)

Концентрация CuSO ₄ , мкМ	Активность фермента, мкмоль/мг белка· мин.			
	Аскорбатпероксидаза		Супероксиддисмутаза	
	Корень	Листья	Корень	Листья
0	95.5 ± 9.5	66.6 ± 14.2	1.95 ± 0.16	1.93 ± 0.33
50	112.1 ± 8.6	148.0 ± 12.6	2.11 ± 0.25	1.69 ± 0.28
100	107.0 ± 8.3	139.9 ± 10.5	2.23 ± 0.32	2.21 ± 0.30
150	124.0 ± 8.6	130.1 ± 8.6	2.28 ± 0.12	2.11 ± 0.24
200	130.0 ± 8.6	135.0 ± 14.6	2.48 ± 0.15	2.23 ± 0.15

Включение альтернативных путей метаболизма. К наименее изученным механизмам металлоустойчивости относится активация под влиянием ионов тяжелых металлов альтернативных ингибированных путей метаболизма (Antonovics et al., 1971). Так, например, установлено, что при избытке цинка в среде выращивания происходит компенсаторное переключение потока электронов с основного цитохромного пути на альтернативный цианидрезистентный (Воскресенская, Аксенова, 1990). Однако сведений о включении альтернативных путей метаболизма в условиях действия тяжелых металлов в литературе крайне мало, что не позволяет в настоящее время сделать определенное заключение относительно их роли в повышении устойчивости растений к тяжелым металлам.

Участие стрессовых белков в репарации повреждений. Как уже отмечалось выше, токсическое действие тяжелых металлов на растения связано с образованием активных форм кислорода и денатурацией белков, что приводит к повреждению мембран и нарушению многих физиологических и биохимических процессов (Sanità di Toppi, Gabbrielli, 1999).

Активное участие в защите клетки от токсического действия тяжелых металлов могут принимать белки теплового шока (БТШ), синтез которых индуцируется у ряда видов растений. Так, в куль-

туре клеток *Lycopersicon peruvianum* под влиянием соли кадмия синтезировался БТШ 70, который был локализован в плазмалемме, ядре, а также в мембранах митохондрий и эндоплазматического ретикулума (Neumann et al., 1994). Синтез БТШ 17 индуцировали различные металлы в корнях *Armeria maritima* (Neumann et al., 1995) и в клеточной культуре *Lycopersicon peruvianum* (Wolgiehn, Neumann, 1999). Экспрессия гена *Hvhspl7*, ответственного за синтез БТШ у растений кукурузы и ячменя, усиливалась в присутствии кадмия (Sanità di Toppi, Gabbrielli, 1999). Кадмий также индуцировал синтез БТШ с молекулярными массами 70, 50–65, 22–24, 20 кД в клетках суспензии *Datura innoxia* (Delhause et al., 1989) и 70, 42, 40, 26, 23, 15 и 11 кД в корнях риса (Prasad, 1995). Высказано предположение, что БТШ защищают белки плазмалеммы от токсического действия кадмия (Neumann et al., 1994) и способствуют процессам ее репарации в случае повреждения этим металлом (Lin et al., 1985).

К настоящему времени вопрос о том, какие конкретно гены контролируют устойчивость растений к тяжелым металлам, остается открытым, однако, считается, что их достаточно много (Snowden, Gardner, 1993; Suzuki et al., 2001). В частности, у растений *Arabidopsis thaliana* кадмий индуцировал экспрессию 31 гена, включая гены, кодирующие протеинкиназы, транскрипционные факторы, кальмодулинсвязывающие белки, металлосвязывающие белки, ферменты синтеза глутатиона, шапероны, в том числе БТШ (Suzuki et al., 2001). Предполагается, что в ответ на действие тяжелых металлов в растениях активируются сигнальные пути, происходят процессы фосфорилирования и образования транскрипционных факторов (Suzuki et al., 2001) (рис. 33). Одновременно активизируется сеть генов ответа на стресс, кодирующих белки защиты от окислительного стресса, металлосвязывающие и другие белки. Для инициации их транскрипции происходит трансдукция стрессового сигнала через каскад фосфорилирования и индукцию транскрипционных факторов. В результате экспрессии генов, ответственных за устойчивость растительной клетки к действию металла, происходит биосинтез стрессовых белков, противодействующих его токсическому влиянию.

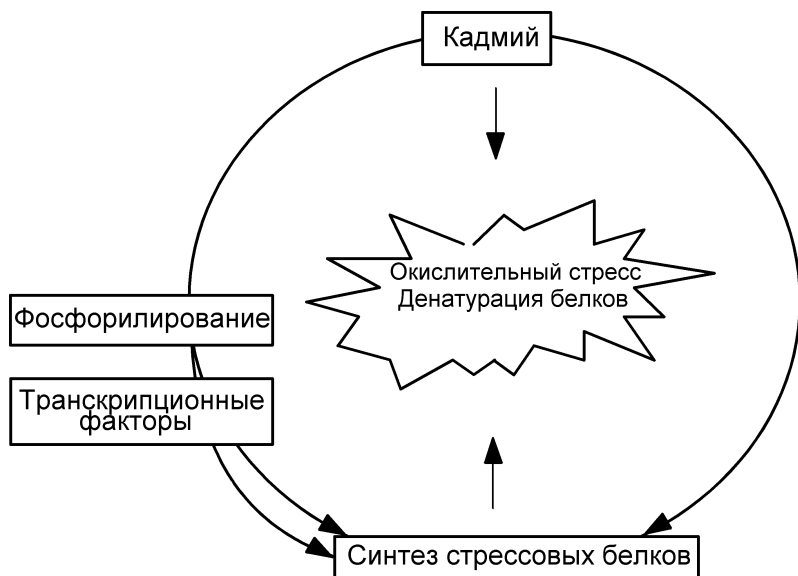


Рис. 33. Влияние кадмия на синтез стрессовых белков
(по: Suzuki et al., 2001)

3.2. Механизмы металлоустойчивости, функционирующие на уровне тканей, органов и целого растения

Механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам, действующие на уровне тканей, органов и целого организма, изучены пока недостаточно.

В растении имеется несколько физиологических барьеров, которые препятствуют поступлению тяжелых металлов в клетки, и таким образом обеспечивают их устойчивость. На клеточном уровне – это прежде всего клеточная стенка и плазмалемма, которые ограничивают поступление металла в протопласт. На тканевом уровне – это эндодерма и оболочки клеток центрального цилиндра корня, которые препятствуют поступлению металла в сосудистую систему и, следовательно, его попаданию в надземные органы. Однако эти барьеры не универсальны. К примеру, кадмий и свинец перемещаются через апопласт и их поступление в центральный цилиндр ограничено в отличие от никеля, который свободно прони-

кает в него через симпласт. Та часть тяжелых металлов, которая проникает в лист, накапливается преимущественно в клетках эпидермиса, о чем свидетельствует проведенный нами в главе 1 анализ имеющихся данных. Это позволяет предотвращать нарушение основных физиологических процессов в клетках более функционально значимого для растений мезофилла (Kürper et al., 1999).

Известно, что устойчивость растений во многом определяется устойчивостью их апикальных меристем и заключается в способности сохранять постоянный клеточный состав и поддерживать нормальные темпы клеточного деления (Гродзинский, 1983; Полевой, Саламатова, 1991). Осуществляется это за счет особой структурно-функциональной организации меристематических клеток. В частности, способность клеток «покоящегося центра» в меристеме корня и «меристемы ожидания» в апексе побега, имеющих при благоприятных условиях низкую пролиферативную активность и невысокий уровень метаболизма, к быстрому делению в условиях стресса во многом обеспечивает устойчивость растений к действию неблагоприятных факторов среды. Вместе с тем необходимо подчеркнуть, что если механизмы металлоустойчивости, действующие на уровне апикальной меристемы корня, активно изучаются (Нестерова, 1989; Серегин, 1999), то изменения, происходящие в апикальных меристемах стебля при действии тяжелых металлов, рассматриваются лишь в единичных работах (Титов и др., 2001; Казнина и др., 2006а).

На организменном уровне проявляются механизмы устойчивости, отражающие взаимодействие частей и органов в системе целого растения (Полевой, Саламатова, 1991). К числу таких механизмов, определяющих устойчивость растений к действию тяжелых металлов, можно отнести: 1) задержку поглощения тяжелых металлов корнями; 2) способность растения регулировать их транспорт из корней в побег; 3) функционирование ряда барьеров (корень – стебель, стебель – соцветие) на пути транспорта металлов к наиболее важным для жизнедеятельности растений органам; 4) участие трихом в их выведении из клеток (Косицин, Алексеева-Попова, 1983; Vassilev et al., 1998b; Clemens et al., 2002). Однако до настоящего времени в отношении многих из них имеются лишь фрагментарные сведения.

Наиболее изучены механизмы ограничения поглощения тяжелых металлов корнями растений (имеющиеся литературные данные по этому вопросу рассмотрены нами в главе 3.1), что характерно для многих устойчивых видов. В то же время механизмы регуляции транспорта тяжелых металлов из корней в побег пока не известны. Высказано лишь предположение о возможном участии гистидина в дальнем транспорте никеля, основанное на многократном увеличении содержания этой аминокислоты в ксилемном соке в присутствии металла (Krämer et al., 1996). Транспортёры металлов в ксилеме также еще не идентифицированы (Clemens et al., 2002). В последние годы появляются факты, свидетельствующие о важной роли трихом в компартментации и детоксикации кадмия у растений *Brassica juncea* (Salt et al., 1995), никеля – у *Alyssum lesbiacum* (Krämer et al., 1997), цинка – у *Arabidopsis halleri* (Küpper et al., 1999). Однако конкретные механизмы накопления в них металлов пока не изучены (Salt et al., 1995).

Вышеуказанные процессы, включая снижение поглощения металлов клетками корня, скорости дальнего транспорта, поступления в клетки листьев и их аккумуляция в трихомах, могут оказывать влияние на устойчивость растений (Clemens et al., 2002). Растения при этом должны сохранять необходимые для физиологических и биохимических процессов металлы и минимизировать эффекты токсичных металлов.

В целом различия в устойчивости разных видов (экотипов, сортов, генотипов) растений могут быть обусловлены несколькими механизмами, действующими на разных уровнях организации, в том числе: неодинаковой способностью к ограничению процессов поглощения тяжелых металлов; преобладающим связыванием тяжелых металлов в клеточной оболочке и вакуоли толерантных популяций; различной скоростью транспорта тяжелых металлов из корней в побеги и концентрирование их в отдельных тканях корня; синтезом ферментов, устойчивых к тяжелым металлам; активизацией механизмов выведения ионов тяжелых металлов из клеток и ряд других (Феник и др., 1995; Prasad, 1995; Серегин, Иванов, 2001; Серегин, Кожевникова, 2006). В связи с этим одни устойчивые к тяжелым металлам виды растений, например исключители, используют механизмы ограничения поступления тяжелых метал-

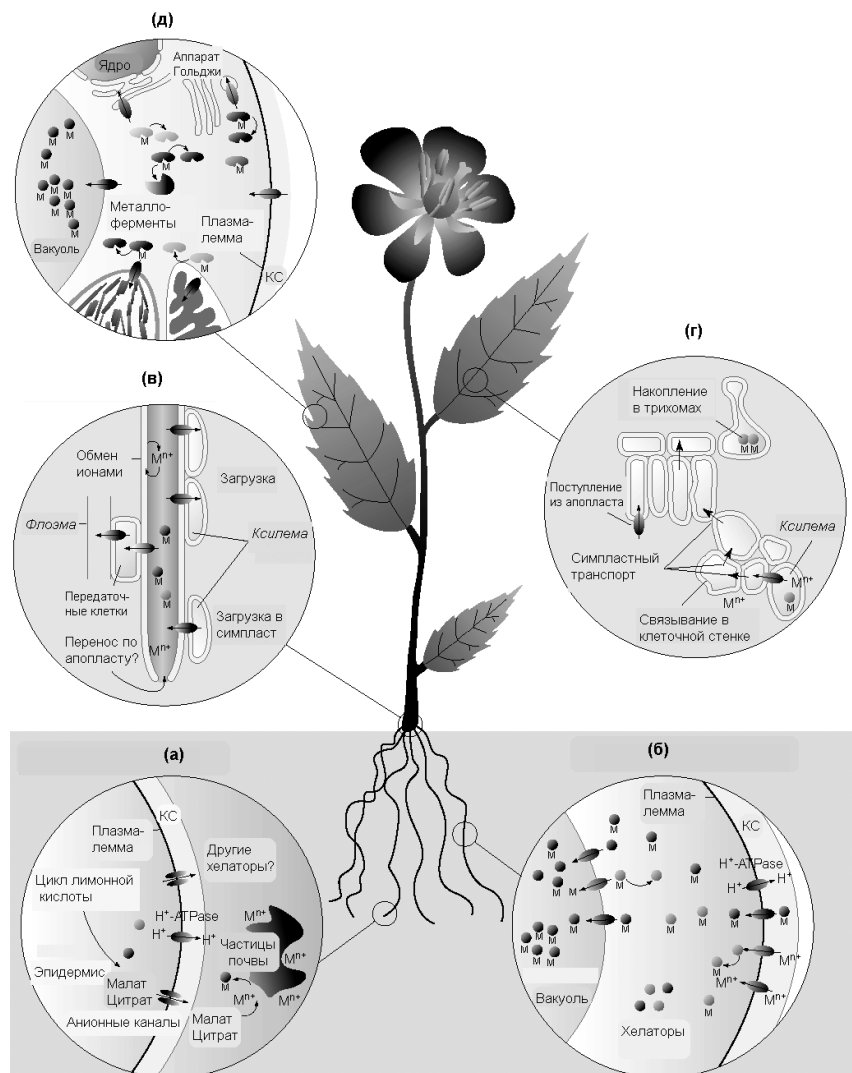
лов и механизмы выделения, что приводит к снижению поглощения и транспорта из корня в надземные органы. Другие устойчивые виды способны существовать с повышенным содержанием тяжелых металлов в тканях благодаря активному образованию металлосвязывающих веществ, клеточной и субклеточной компартментации или определенным изменениям метаболизма.

3.3. Механизмы гипераккумуляции тяжелых металлов растениями

Стратегией устойчивости, противоположной ограничению поступления тяжелого металла в растения, является их гипераккумуляция (сверхнакопление). Механизмы сверхнакопления металлов растениями и устойчивости гипераккумуляторов еще сравнительно мало изучены. При рассмотрении имеющихся по этому вопросу данных следует учитывать, что процесс аккумуляции тяжелых металлов в растении определяется их мобилизацией и поглощением из почвы, компартментацией и задержкой в корне, скоростью поступления в ксилему и транспорта, распределением в надземных органах, отложением и накоплением в клетках листа (Clemens et al., 2002) (рис. 34). При этом растения гипераккумуляторы обладают способностью преодолевать физиологические барьеры, ограничивающие накопление металлов.

К настоящему времени предложено несколько гипотез о механизмах гипераккумуляции тяжелых металлов. В соответствии с одной из них гипераккумуляторы обладают наиболее эффективной системой поглощения ионов металлов (Boyd, Martens, 1998). Согласно другой гипотезе гипераккумуляция связана с повышенной способностью некоторых растений транспортировать поглощенный металл в компартменты с низкой физиологической активностью или в органы, из которых можно его удалить впоследствии, например, в старые листья (Boyd, Martens, 1998; Davis et al., 2001). Третья гипотеза основана на том, что аккумуляция металла, в частности никеля, в тканях повышает устойчивость растений к дефициту влаги в результате снижения кутикулярной транспирации (Severne, 1974; Boyd, Martens, 1998). Согласно гипотезе аллелопатии опадающие листья растений-гипераккумуляторов с высоким содержанием тяжелых металлов обогащают ими почву и ингибируют рост соседних растений,

не устойчивых к данному металлу, таким образом освобождая пространство для первых (Boyd, Martens, 1998). В соответствии с еще одной довольно распространенной гипотезой сформировавшаяся в ходе эволюции гипераккумуляция никеля и цинка в покровных и проводящих тканях представляет собой защиту растений от травояд-



ных животных и патогенов (Boyd, Martens, 1998; Davis et al., 2001; Noret et al., 2005).

Таким образом, в настоящее время механизмы гипераккумуляции тяжелых металлов довольно активно обсуждаются, но по-прежнему далеки от понимания. В частности, неясны причины накопления металлов у гипераккумуляторов до концентраций, токсичных для большинства других растений, а также какие физиологические механизмы позволяют им переносить без губительных для себя последствий столь высокий уровень металлов.

Большинство гипераккумуляторов характеризуется высокой естественной (эволюционно приобретенной) устойчивостью к металлу, который они накапливают. Генетически эта гиперустойчивость контролируется небольшим количеством генов (Macnair, 1993; Bert et al., 2003). Однако у *Arabidopsis halleri* и *Thlaspi caerulescens* гипераккумуляция и устойчивость не коррелируют или между ними даже наблюдается обратная зависимость (Bert et al., 2003). Более того, показано, что у *Arabidopsis halleri* способность к аккумуляции кадмия и устойчивость находятся под независимым генетическим контролем (Bert et al., 2003; Macnair et al., 1999).

Одним из наиболее изученных гипераккумуляторов тяжелых металлов является *Thlaspi caerulescens*, который накапливает Zn (Brown et al., 1995), Cd (Lombi et al., 2001) и Ni (Assunção et al., 2003). По физиологическим, морфологическим и генетическим характеристикам он считается удобным модельным объектом для исследования процесса гипераккумуляции (Assunção et al., 2003).

Рис. 34. Молекулярные механизмы накопления тяжелых металлов растением (по: Clemens et al., 2002)

(а) – мобилизация металлов секрецией хелаторов или подкислением ризосферы; б) – транспорт ионов металлов или их хелатных комплексов через плазматическую мембрану, хелатирование избытка металлов и изоляция в вакуоль; в) – транспорт металлов из корней в побег по силеме в виде ионов и металлхелатных комплексов; г) – поступление металлов в апопласт листа и поглощение различными типами клеток, передвижение от клетки к клетке по плазмодесмам, отложение в трихомах; д) – поступление в клетки листа с помощью различных транспортеров, внутриклеточное распределение необходимых металлов с помощью шаперонов и транспортеров, локализованных в мембранах.

КС – клеточная стенка; М – металлы; заполненные кружки – хелаторы; заполненные овалы – транспортеры; овалы с треугольным вырезом – шапероны.

Растения этого вида характеризуются повышенной способностью поглощать металлы из почвы, транспортировать их из корня в побег и накапливать в листьях (Shen et al., 1997; Küpper et al., 1999; Assunção et al., 2003). У них обнаружена высокая экспрессия гена *ZNT1* (zinc transporter 1), отвечающего за поступление цинка и кадмия в клетку (Krämer, 2000). Существует мнение, что повышенная способность этого растения извлекать металлы из ризосферы объясняет его гипераккумуляцию (Assunção et al., 2003). Однако показано, что способность к мобилизации цинка из почвы, связанная с подкислением ризосферы (Luo et al., 2000) и/или выделением корневых эксудатов (Zhao et al., 2003), у гипераккумулятора *T. caerulescens* и видов, не накапливающих этот металл, практически не различалась (Whiting et al., 2001). Предполагается также, что повышенное поступление цинка в ксилему и его транспорт в лист играют важную роль в гипераккумуляции у этого вида (Lasat et al., 2000; Pence et al., 2000). В процессах дальнего транспорта никеля из корня в побег по ксилеме у *T. caerulescens* принимает участие аминокислота никотинамин (Mari et al., 2006). Способность накапливать цинк преимущественно в вакуолях эпидермиса считают еще одним фактором его гиперустойчивости, поскольку это позволяет защищать клетки мезофилла от токсического влияния металла и сохранять их функциональную активность (Küpper et al., 1999).

Накопление большого количества тяжелых металлов в тканях гипераккумуляторов требует высокоэффективных механизмов их детоксикации. Важную роль в процессах детоксикации играют различные хелаторы (Ernst et al., 1992), основными из которых являются органические кислоты, аминокислоты, фитохелатины и металлотионеины (Clemens et al., 2002). В частности, у гипераккумуляторов обычно отмечают высокое содержание малата и/или цитрата (Brooks et al., 1974). Например, у всех гипераккумуляторов семейства *Brassicaceae*, в том числе у *Thlaspi*, малат присутствует в довольно высоких концентрациях, достаточных для хелатирования большей части цинка, поступающего в листья (Pelosi et al., 1976; Shen et al., 1997; Sarret et al., 2002). В то же время обнаружено, что около 40% цинка в листе связывается цитратом (Salt et al., 1999). В клетках органические кислоты в основном локализованы

в вакуоли и соответственно там находятся их комплексы с цинком. Высказано предположение, что комплексы цитрата и малата с металлами могут также транспортироваться по ксилеме, хотя показано, что цинк, никель и кадмий в ксилеме присутствуют и в виде свободных ионов (Salt et al., 1999).

У растений *Thlaspi goesingense* никель также накапливается главным образом в виде комплекса с малатом или цитратом в вакуоли листа и клетках эпидермиса стебля (Heath et al., 1997). Этот гипераккумулятор в отличие от неаккумулирующего вида *T. arvense*, характеризуется высоким уровнем экспрессии гена *TgMTP1*, кодирующего синтез белка транспортера TgMTP1, участвующего в транспорте никеля в вакуоль (Persans et al., 2003).

В корнях и в меньшей степени в листьях растений рода *Thlaspi* под влиянием кадмия обнаружено накопление фитохелатинов, однако скорость этого процесса была меньшей, чем аккумуляции металла (Schat et al., 2002). С помощью ингибитора синтеза фитохелатинов BSO изучена их роль в устойчивости к Cu, Cd, Zn, As, Ni, Co не только у *T. caerulescens*, но и других гипераккумуляторов (*Silene vulgaris*, *Holcus lanatus*, *Agrostis castellana*) (Schat et al., 2002). Установлено, что в присутствии BSO увеличивалась только чувствительность к кадмию, следовательно, повышенное образование фитохелатинов оказалось несущественным для конститутивной устойчивости к другим металлам (Schat et al., 2002). Отметим также, что важную роль в гипераккумуляции цинка (Salt et al., 1999), особенно никеля, у растений рода *Thlaspi* отводят аминокислоте гистидину, участвующему в дальнейшем транспорте металла по ксилеме (Krämer et al., 1996, 1997, 2000).

В растениях гипераккумуляторах *Alyssum serpyllifolium*, *A. bertolonii*, *A. lesbiacum* никель также локализован главным образом в вакуоли в виде комплекса с малатом и цитратом (Küpper et al., 2001), то есть его детоксикация осуществляется в результате удаления в метаболически неактивный компартмент (Серегин, Иванов, 2001; Серегин, Кожевникова, 2006). Следовательно, способность растений аккумулировать никель в вакуолях в качестве комплекса с органическими кислотами определяет их устойчивость к высокому уровню этого металла в среде.

Растения *Brassica juncea* отличаются от вышеназванных гипераккумуляторов большой биомассой и довольно быстрым накопле-

нием Cd, Cu, Ni, Zn, Pb, Se (Salt et al., 1995). У них обнаружена сверхэкспрессия гена *gsh1*, кодирующего фермент γ -глутамилцистеинсинтетазу, участвующий в синтезе предшественника фитохелатинов глутатиона (Zhu et al., 1999). Таким образом, сверхустойчивость этого вида растений была обусловлена образованием не только фитохелатинов (Haag-Kerwer et al., 1999), но и глутатиона (Zhu et al., 1999), участвующего в детоксикации металла.

Как видим, гипераккумуляция тяжелых металлов у растений обеспечивается разными механизмами: эффективностью адсорбции и поглощения ионов из почвы, устойчивостью транспортной системы растения к тяжелым металлам, повышенной металлосвязывающей способностью клеточных стенок, эффективностью механизмов детоксикации металлов и сохранения ионного гомеостаза (Серегин, Кожевникова, 2006). В побегах растений-сверхнакопителей детоксикация металлов достигается благодаря хелатированию металлов, внутриклеточной компартментации в вакуолях и апопласте или аккумуляцией в эпидермисе и трихомах листьев (Varguez et al., 1992).

В целом способность к гипераккумуляции тяжелых металлов у растений, очевидно, определяется механизмами поглощения и транспорта металлов, в то время как их устойчивость к избытку металла – механизмами их детоксикации.

3.4. «Кросс-адаптация» и устойчивость растений к тяжелым металлам

В ответ на поступление тяжелых металлов в клетку происходит активация не только ряда описанных выше специализированных механизмов устойчивости к данному фактору, но и активация различных систем защиты, характерных для адаптации растений к другим факторам среды. В частности, тяжелые металлы стимулируют образование в клетках активных форм кислорода (Chen, Као, 1995; Wu et al., 2003), вызывающих окислительное повреждение липидов, белков и нуклеиновых кислот и нарушение клеточного метаболизма (Alia et al., 1995). В ответ на окислительный стресс, как уже отмечалось выше, возрастает активность антиоксидантных ферментов – каталазы, пероксидаз, супероксиддисмутазы, глутатионредуктазы (Van Assche, Glijster, 1990; Groppa et al., 2001; Шевя-

кова и др., 2003; Wu et al., 2003; Балахнина и др., 2005; Холодова и др., 2005; Metwally et al., 2005), нейтрализующих свободные радикалы и пероксиды (Кузнецов, Дмитриева, 2006). Поэтому активацию антиоксидантных ферментов считают одним из важнейших неспецифических механизмов защиты растений от окислительной деструкции, возникающей под влиянием различных по своей природе стрессоров (Stroinski, 1999). Помимо этого, активация пероксидазы в присутствии тяжелых металлов способствует развитию процессов суберинизации и лигнификации (Холодова и др., 2005), что также направлено на повышение устойчивости к стресс-факторам различной природы.

Как известно, при действии на растения тяжелых металлов усиливается синтез и накопление низкомолекулярных протекторных соединений – пролина (Bassi, Sharma, 1993; Schat et al., 1997; Chen et al., 2001; Шевякова и др., 2003) и полиаминов (путресцина) (Groppa et al., 2001). Кроме того, в присутствии тяжелых металлов происходит изменение гормонального баланса растений, прежде всего повышается уровень АБК (Poschenrieder et al., 1989; Hollenbach et al., 1997; Таланова и др., 1999; Hsu, Kao, 2003) (рис. 35) и этилена (Adams, Yang, 1979; Fuhrer, 1982), одновременно снижается содержание цитокининов (Poschenrieder et al., 1989; Veselov et al., 2003).

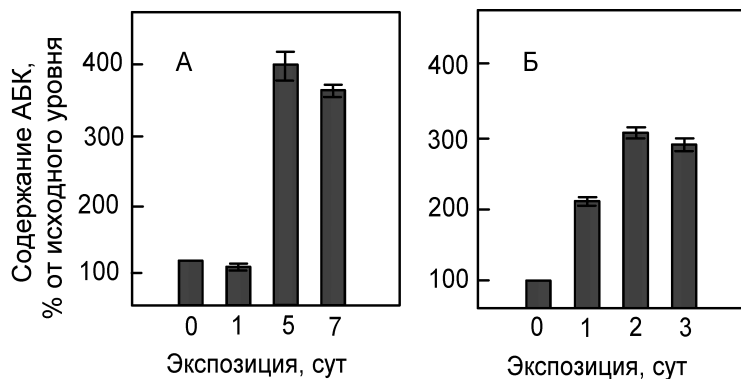


Рис. 35. Влияние кадмия на содержание АБК в листьях проростков бобов (А) и огурца (Б) (по: А – Poschenrieder et al., 1989; Б – Таланова и др., 2001)

Концентрация солей кадмия: А – хлорид кадмия (3.0 мкМ); бромид кадмия – (0.05 мМ)

Считается, что повышение уровня свободной АБК в тканях активизирует защитные процессы, обеспечивающие повышение металлоустойчивости. В частности, АБК способствует закрыванию устьиц и снижению устьичной транспирации и, как следствие, уменьшению транспорта кадмия из корня в побег (Hsu, Kao, 2003). Кроме того, кадмий, оказывая влияние на метаболизм АБК, стимулирует экспрессию *ltp*-гена, ответственного за синтез специфических липидсодержащих белков, что приводит к усилению синтеза кутина и увеличению толщины кутикулы и соответственно снижает кутикулярную транспирацию (Hollenbach et al., 1997).

Наконец, под влиянием тяжелых металлов происходит усиление синтеза стрессовых белков, в частности БТШ, о возможном участии которых в защитных реакциях растений уже было сказано выше.

В отличие от специализированных механизмов (например, синтез металлосвязывающих соединений) все рассмотренные в данном разделе защитные механизмы являются неспецифическими, характерными для реакции растений на действие не только тяжелых металлов, но и других стресс-факторов.

В пользу существования неспецифических (общих) механизмов адаптации растений к тяжелым металлам и другим неблагоприятным факторам среды свидетельствуют данные о способности растений одновременно повышать устойчивость к нескольким факторам среды в экспериментах по «кросс-адаптации» растений. Кросс-адаптация – это повышение устойчивости к конкретному фактору в результате действия фактора другой природы (Кузнецов, Дмитриева, 2006).

Например, действие низких или высоких температур может способствовать повышению устойчивости растений к тяжелым металлам, а воздействие тяжелых металлов в свою очередь увеличивать их устойчивость к температурному фактору. В наших экспериментах предварительное воздействие на проростки пшеницы и ячменя низкой закаливающей температуры (2°C) в течение 3–72 ч приводило к повышению их устойчивости к ионам свинца, о чем можно судить по снижению его ингибирующего действия на накопление биомассы (Таланова и др., 1996; Titov et al., 1996) (рис. 36). Краткосрочное (1–5 ч) воздействие высоких закаливающих температур 36–38°C также вызывало повышение устойчивости проростков ячменя, пшеницы и огурца к действию ионов свинца (Таланова

и др., 1996). И, наоборот, под влиянием краткосрочного (7 ч) воздействия ионов свинца увеличивалась теплоустойчивость проростков ячменя (Титов и др., 2003) (рис. 37). Таким образом, краткосрочное воздействие низких или высоких закаливающих температур способствовало повышению устойчивости растений к ионам свинца, а краткосрочное влияние ионов свинца вызывало увеличение их теплоустойчивости.

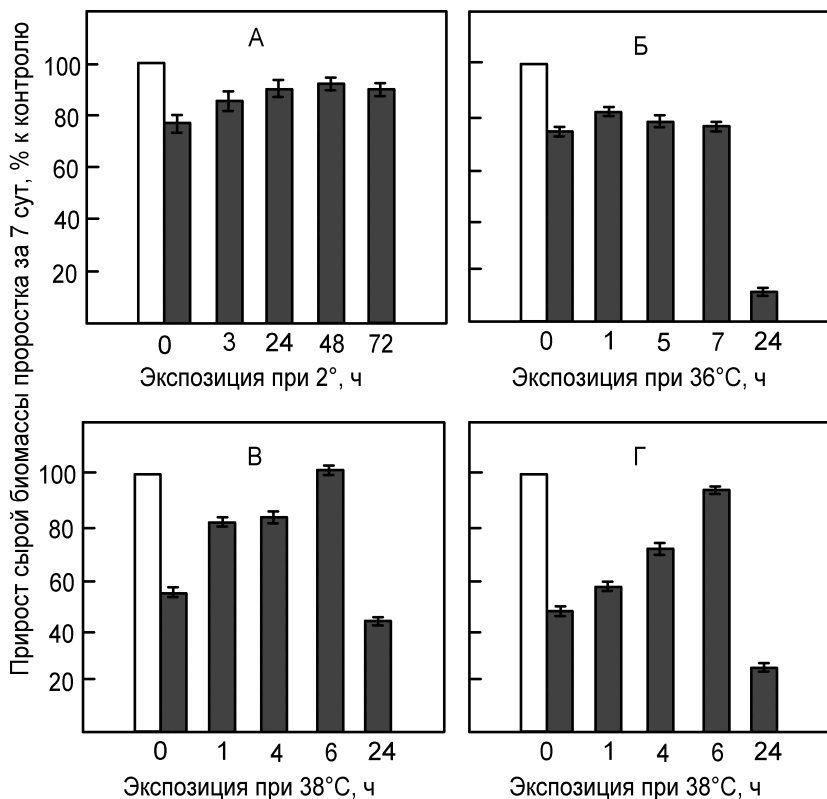


Рис. 36. Влияние последовательного действия низкой или высокой закаливающей температуры и нитрата свинца (0.1 мМ, 7 сут) на накопление биомассы проростков ячменя (А, Б), пшеницы (В) и огурца (Г)

□ – контроль – 25°C, без нитрата свинца

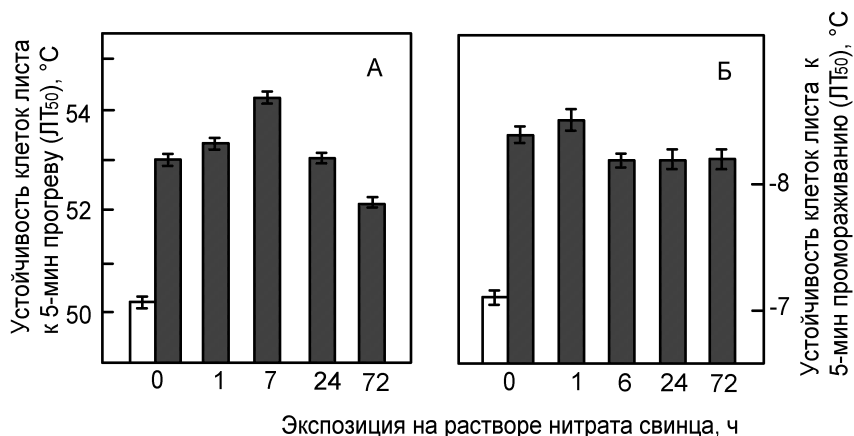


Рис. 37. Влияние последовательного действия нитрата свинца (0.1 мМ) и высокой (36°C, 24 ч) (А) или низкой (2°C, 72 ч) (Б) температуры на тепло- и холодоустойчивость проростков ячменя
 □ – исходный уровень устойчивости

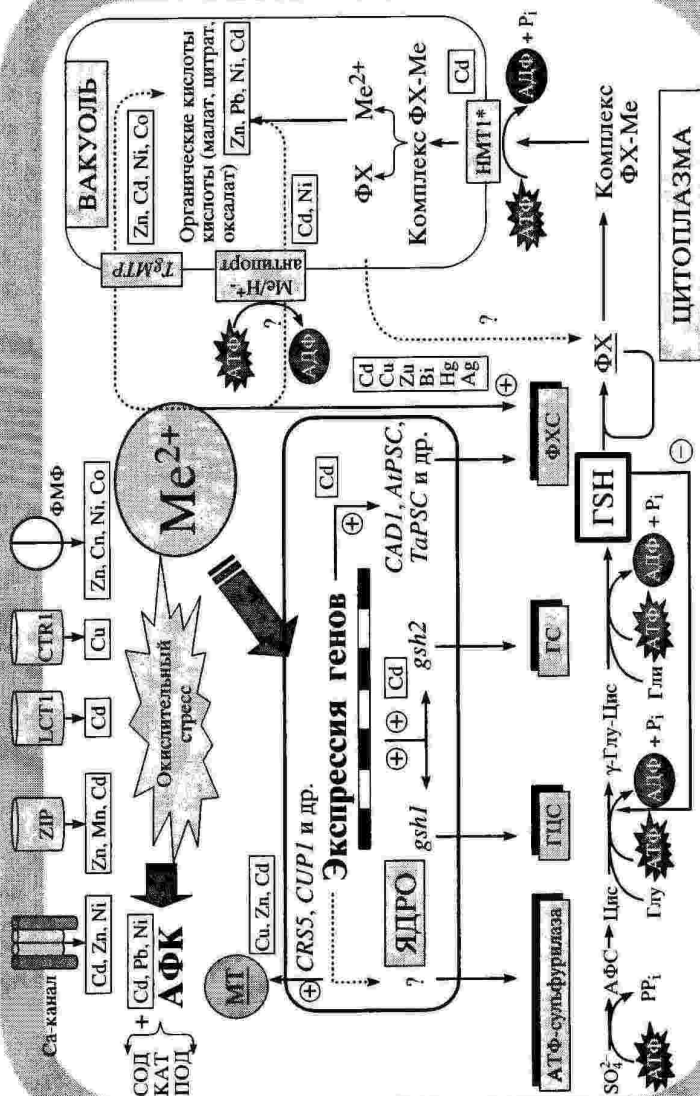
Следует также отметить, что проростки кукурузы под влиянием некоторых тяжелых металлов (кадмий, свинец, медь) приобретали устойчивость к тепловому шоку (Bonham-Smith et al., 1987). В то же время тепловое закаливание вызывало повышение устойчивости ряда клеточных функций (движение цитоплазмы, фототаксис хлоропластов, фотосинтез, способность к плазмолизу) к ионам кадмия (Александров, 1985). Кроме того, тепловой шок повышал устойчивость к кадмию листьев пшеницы (Orzech, Burke, 1988). Отметим также, что устойчивая к кадмию культура клеток табака оказалась более устойчивой и к действию высокой температуры (37,5°C) (Huang, Goldsbrough, 1988).

Приведенные данные свидетельствуют в пользу функционирования неспецифических систем (механизмов) устойчивости к действию тяжелых металлов и неблагоприятных температур. Поскольку защитная реакция наблюдается лишь при краткосрочном воздействии первого из факторов, то можно заключить, что эти механизмы устойчивости функционируют лишь в начальный период их действия. На более поздних этапах, по-види-

тому, включаются специализированные механизмы устойчивости, которым, очевидно, принадлежит определяющая роль в формировании и поддержании адаптированного состояния растений (Кузнецов, Дмитриева, 2006).

В целом к механизмам устойчивости растений к действию тяжелых металлов могут быть отнесены: 1) иммобилизация (связывание) металлов компонентами клеточных стенок; 2) транспорт и аккумуляция металлов в вакуоли в виде нерастворимых комплексов с органическими кислотами; 3) связывание металлов хелаторами в ксилемном соке; 4) снижение транспорта металлов из корней в побеги; 5) повышение активности антиоксидантных ферментов, которые нейтрализуют свободные радикалы и пероксиды, образовавшиеся в результате окислительного стресса; 6) синтез пролина и полиаминов; 7) выведение металла в корневую слизь; изменение состава клеточной стенки; 8) изменение баланса фитогормонов, в первую очередь АБК и этилена; 9) синтез металлотионеинов, фитохелатинов и др. (Серегин, Кожевникова, 2006). Некоторые из них представлены на рис. 38. Все эти изменения являются составляющими общей картины, наблюдаемой в растениях в ответ на действие тяжелых металлов.

Таким образом, для растений характерно существование достаточно большого числа разнообразных специфических и неспецифических систем и механизмов защиты и детоксикации, позволяющих им расти и развиваться в условиях избытка тяжелых металлов в окружающей среде. Все эти механизмы и изменения в метаболизме призваны обеспечить поддержание клеточного гомеостаза и повышение устойчивости. Эффективность специфических механизмов наряду с другими физиолого-биохимическими изменениями определяет устойчивость растений. Однако каждый из специфических и неспецифических механизмов, взятый в отдельности, судя по всему, во многих случаях не способен полностью обеспечить необходимый уровень устойчивости растений, и лишь одновременное функционирование различных механизмов, взаимодополняющих друг друга, позволяет растениям переносить воздействие тяжелых металлов в достаточно высоких концентрациях.



КЛЕТОЧНАЯ ОБЛОЧКА

Связывание с пектинами оболочек

Cd, Pb, Zn, Ni

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За последние несколько десятилетий благодаря исследованиям отечественных и зарубежных специалистов накоплено большое количество различных данных и наблюдений о влиянии тяжелых металлов на те или иные стороны жизнедеятельности растений, а в последние 10–15 лет достигнут значительный прогресс в изучении механизмов металлоустойчивости растений. О научной и практической значимости, а также результативности исследований в этом направлении, помимо прочего, свидетельствует хотя бы тот факт, что устойчивость растений к тяжелым металлам недавно была впервые рассмотрена в отечественном учебнике по физиологии растений (Кузнецов, Дмитриева, 2005, 2006) в качестве самостоятельной главы. В представленной нами монографии сделана попытка отразить разнообразие проявлений реакции растения на действие тяжелых металлов и механизмов устойчивости к ним, обобщив как активно обсуждаемые, так и более редко упоминающиеся в литературе факты, а также результаты собственных работ.

Как показывают исследования разных авторов, для действия тяжелых металлов в растении имеется довольно большое количество «мишеней», поэтому, поступая в растения, они вызывают многочисленные изменения и нарушения, происходящие на разных уровнях организации: молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом и организменном. Этим в свою очередь объясняется их негативное влияние на многие стороны жизнедеятельности растений. Анализ литературы и результаты наших экспериментов показывают, что степень ингибирования физиологических процессов и биохимических реакций тяжелыми металлами зависит не только от их токсичности и концентрации в окружающей среде, но и от продолжительности действия и чувствительности к ним конкретного вида (экотипа, сорта, генотипа).

Присутствие в корнеобитаемой среде тяжелых металлов в высоких концентрациях, как правило, приводит к многочисленным необратимым структурно-функциональным изменениям в клетках и тканях растений, рассогласованию отдельных физиологических процессов и реакций, вследствие чего их рост и развитие замедляются или даже полностью прекращаются, а в некоторых случаях может наступать и гибель растений. В отличие от этого при действии тяжелых металлов в невысоких концентрациях наблюдаемые в растениях изменения не приводят к нарушению основных физиологических процессов, а нередко даже происходит активизация части из них. Отсюда следует, что существующие адаптивные механизмы во многих, если не в большинстве случаев, позволяют поддерживать функционирование таких процессов, как фотосинтез, дыхание, водный обмен и другие на достаточно высоком уровне и благодаря этому растения способны расти и развиваться в условиях загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами.

Для роста в подобных условиях растения используют несколько стратегий. Наиболее распространена стратегия «исключения». В этом случае устойчивые к тяжелым металлам растения используют механизмы ограничения поглощения и выведения тяжелых металлов, что приводит к существенному снижению их поступления, а также транспорта из корня в надземные органы по сравнению с неустойчивыми видами и экотипами. Противоположная стратегия основана на том, что устойчивые виды растений способны нормально существовать с повышенным содержанием в их клетках, тканях и органах тяжелых металлов благодаря активному образованию металлосвязывающих веществ, субклеточной компартментации или изменению метаболизма. Особую стратегию устойчивости растений к тяжелым металлам, связанную со способностью накапливать их в тканях надземных органов до концентраций, во много раз превышающих их содержание не только в побегах обычных растений, но и в почве, представляет собой гипераккумуляция (Ernst, 2000; Baker, Whiting, 2002; Прасад, 2003; Meharg, 2005; Серегин, Кожевникова, 2006). В настоящее время причины этого явления и его механизмы довольно активно изучаются. Гипераккумуляторы характеризуются высокой конститутивной (эволюционно приобретенной) устойчивостью к металлу, который они накоп-

ливают (Macnair et al., 1999; Bert et al., 2003), хотя устойчивость и способность к гипераккумуляции могут быть и независимыми друг от друга (Macnair, 2007). В последнее время в литературе обсуждаются перспективы использования растений для восстановления экосистем, загрязненных тяжелыми металлами, с учетом преимуществ и недостатков каждой из уже известных биотехнологий (Прасад, 2003).

Накопленные к настоящему моменту данные о возможных механизмах устойчивости растений (в том числе гипераккумуляторов) к действию тяжелых металлов позволяют выделить основные из них: иммобилизация (связывание) металлов компонентами клеточных стенок (Серегин, Кожевникова, 2006); изменение транспорта через плазмалемму с помощью мембранных транспортных белков (Pence et al., 2000); детоксикация металлов в результате образования комплексов с органическими кислотами (Sarret et al., 2002), металлотионеинами (Van Hoof et al., 2001; Ma et al., 2003), аминокислотами (Kramer et al., 2000; Haydon, Cobbett, 2007a) и фитохелатинами (Cobbett, 2000; Ramos et al., 2007); транспорт и аккумуляция металлов в вакуоли в виде нерастворимых комплексов с органическими кислотами (Meharg, 2005); повышение активности антиоксидантных ферментов (Шевякова и др., 2005) и синтез антиоксиданта глутатиона (Meharg, 2005); синтез пролина и полиаминов; изменение баланса фитогормонов, в первую очередь АБК и этилена; выведение избытка металла из клетки; снижение транспорта металлов из корней в побеги (Серегин, Кожевникова, 2006).

Из этого, возможно, неполного перечня следует, что растения располагают достаточно большим арсеналом специфических и неспецифических систем и механизмов защиты и детоксикации тяжелых металлов. Благодаря им в клетках и тканях растений происходят те или иные изменения, направленные в конечном счете на поддержание клеточного гомеостаза и повышение металлоустойчивости, что и позволяет более устойчивым видам (экотипам, генотипам) произрастать в условиях избытка тяжелых металлов в окружающей среде.

Все сказанное выше нельзя, однако, рассматривать как свидетельство снижения остроты проблемы, связанной с загрязнением значительных территорий тяжелыми металлами и необходимостью

совершенствования механизмов адаптации растений к этим условиям. Скорее, наоборот, дальнейшее развитие промышленности, рост населения планеты и потребления, деградация сельскохозяйственных земель, лесов, естественных экосистем, очевидно, приведут, по крайней мере в ближайшей перспективе, к ухудшению состояния окружающей среды (Арутюнов, Стрекопытова, 2006). И это выдвигает в качестве одной из глобальных проблем современности защиту и сохранение биологического разнообразия жизни, в том числе экосистем, уникальных для нашей планеты. Последнее означает, что активно ведущиеся в последние годы исследования устойчивости живых организмов, и в частности растений, к тяжелым металлам, сохраняют свою актуальность и должны быть продолжены.

ЛИТЕРАТУРА

Адамян А.З., Григорян С.В., Морозов В.И. Природные геохимические аномалии свинца // Свинец в окружающей среде. М.: Наука, 1987. С. 116–130.

Александров В.Я. Реактивность клеток и белки. Л.: Наука, 1985. 317 с.

Алексеев Ю.В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. Л.: Агропромиздат, 1987. 142 с.

Алексеева-Попова Н.В. Регулирование адаптивных реакций и продуктивности растений элементами минерального питания. Кишинев: Штиинца, 1987. 139 с.

Алексеева-Попова Н.В. Токсическое действие свинца на высшие растения (обзор) // Устойчивость к тяжелым металлам дикорастущих видов. Л.: Наука, 1991. С. 92–100.

Алексеева-Попова Н.В., Игошина Т.И., Косицин А.В., Ильинская М.Л. Устойчивость к тяжелым металлам (Pb, Zn, Cu) отдельных видов и популяций естественных фитоценозов из района медноколчеданных рудопроявлений // Растения в экстремальных условиях минерального питания. Л.: Наука, 1983. С. 22–42.

Арутюнов В.С., Стрекопытова Л.Н. Ступени эволюции: эволюционная концепция природы и цивилизации. М.: Наука, 2006. 347 с.

Балахнина Т.И., Кособрюхов А.А., Иванов А.А., Креславский В.Д. Влияние кадмия на CO₂-газообмен, переменную флуоресценцию хлорофилла и уровень антиоксидантных ферментов в листьях гороха // Физиология растений. 2005. Т. 52, № 1. С. 21–26.

Барсукова В.С. Физиолого-генетические аспекты устойчивости растений к тяжелым металлам. Аналитический обзор. Новосибирск, 1997. 63 с.

Башкин В.Н., Касимов Н.С. Биогеохимия М.: Научный мир, 2004. 648 с.

Бессонова В.П. Клеточный анализ роста корней *Lathyrus odoratus* L. при действии тяжелых металлов // Цитология и генетика. 1991. Т. 25, № 5. С. 18–22.

Богдановский Г.А. Химическая экология. М.: МГУ, 1994. 237 с.

Бурдин К.С., Полякова Е.Е. Металлотионеины, их строение и функции // Успехи соврем. биологии. 1987. Т. 103. С. 390–400.

Вассилев А., Керин В., Йорданов И. Фотосинтетическая характеристика растений ячменя (*H. vulgare* L., *H. distichon* L.), выращенных в среде с кадмием // Известия ТСХА. 1995. Вып. 1. С. 207–213.

Ваулина Э.Н., Аникеева И.Д., Коган И.Г. Влияние ионов кадмия на деление клеток корневой меристемы *Crepis capillaries* (L.) Wallr. // Цитология и генетика. 1978. Т. 12, № 6. С. 497–502.

Виноградов А.П. Основные закономерности в распределении микроэлементов между растениями и окружающей средой // Микроэлементы в жизни растений и животных. М.: Наука, 1985. С. 7–20.

Воскресенская О.Л., Аксенова В.А. Влияние избытка цинка на динамику формирования цианидрезистентного дыхания в корнях овса // Регуляция ферментативной активности у растений. Горький: Изд-во Горьк. ун-та, 1990. С. 78–82.

Гармаш Н.Ю. Влияние возрастающих доз тяжелых металлов на накопление их пшеницей и бобами в онтогенезе // Физиология и биохимия культ. растений. 1989. Т. 21, № 2. С. 141–146.

Головко Т.Г. Дыхание растений (Физиологические аспекты). СПб.: Наука, 1999. 205 с.

Гончарук Е.А., Калашиникова Е.А., Швелуха В.С. Воздействие кадмия на морфофизиологические реакции различных генотипов льна-долгунца в условиях *in vitro* и *in vivo* // Изв. Тимирязевской с.-х. академии. Сер. биол. 2000. Вып. 2. С. 288–294.

Гродзинский Д.М. Надежность растительных систем. Киев: Наук. думка, 1983. 360 с.

Гуральчук Ж.З. Механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам // Физиология и биохимия культ. растений. 1994. Т. 26, № 2. С. 107–117.

Гусев Н.А. О водообмене и состоянии воды растений // Водный режим растений в связи с разными экологическими условиями. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1978. С. 293–309.

Демидчик В.В., Соколик А.И., Юрин В.М. Токсичность избытка меди и толерантность к нему растений // Успехи соврем. биологии. 2001. Т. 121, № 5. С. 511–525.

Демченко Н.П., Калимова И.Б., Демченко К.Н. Влияние никеля на рост, пролиферацию и дифференциацию клеток корневой меристемы проростков *Triticum aestivum* // Физиология растений. 2005. Т. 52, № 2. С. 250–258.

Динеева С.Б., Абрамов В.И., Шевченко В.А. Генетические последствия действия нитрата свинца на семена хронически облучаемых популяций *Arabidopsis thaliana* // Генетика. 1993. Т. 29, № 11. С. 1914–1919.

Добровольский В.В. География микроэлементов. Глобальное рассеивание. М.: Мысль, 1983. 272 с.

Добровольский В.В. Глобальная биохимия свинца // Свинец в окружающей среде. М.: Наука, 1987. С. 7–19.

Добровольский В.В. Основные черты геохимии цинка и кадмия // Цинк и кадмий в окружающей среде. М.: Наука, 1992. С. 7–18.

Добровольский В.В. Глобальная система массопотоков тяжелых металлов в биосфере // Рассеянные элементы в бореальных лесах. М.: Наука, 2004. С. 23–30.

Довгалюк А.И., Калиняк Т.Б., Блюм Я.Б. Цитогенетические эффекты солей токсичных металлов в клетках апикальной меристемы корней проростков *Allium scera* L. // Цитология и генетика. 2001. Т. 35, № 2. С. 3–10.

Елькина Г.Я. Кадмий в агроландшафтах Республики Коми и его фитотоксичность // Экологические проблемы отраслей народного хозяйства. Пенза, 2006. С. 13–16.

Жученко А. А. Адаптивный потенциал культурных растений (экологогенетические основы). Кишинев: Штиинца, 1988. 768 с.

Захарова Л.Л. Особенности миграции кадмия в системе почва – растение // Миграция загрязняющих веществ в почвах и сопредельных средах. Л.: Гидрометеиздат, 1985. С. 168–173.

Иванов В.Б., Быстрова Е.И., Серегин И.В. Сравнение влияния тяжелых металлов на рост корня в связи с проблемой специфичности и избирательности их действия // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 3. С. 445–454.

Игошина Т.И., Косицин А.В. Устойчивость к свинцу карбоангидразы *Melicia nutans* (Роасеae) // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 8. С. 1144–1150.

Ильин В.Б. Тяжелые металлы в системе почва – растение. Новосибирск: Наука, 1991. 150 с.

Ильин В.Б., Гармаш Г.А., Гармаш Н.Ю. Влияние тяжелых металлов на рост, развитие и урожайность сельскохозяйственных культур // Агрохимия. 1985. № 6. С. 90–100.

Ильин В.Б., Степанова М.Д. О фоновом содержании тяжелых металлов в растениях // Известия СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1981. Вып. 1, № 5. С. 26–32.

Ищенко Г.С., Бутник А.С. Фитотоксичность кобальта и кадмия и накопление их в основных сельскохозяйственных культурах Средней Азии // Агрохимия. 1991. № 6. С. 65–69.

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

Казнина Н.М. Влияние свинца и кадмия на рост, развитие и некоторые другие физиологические процессы однолетних злаков (ранние эта-

пы онтогенеза): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Петрозаводск, 2003. 23 с.

Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф., Титов А.Ф., Таланов А.В. Влияние свинца на фотосинтетический аппарат однолетних злаков // Изв. РАН. Сер. биол. 2005. № 2. С. 184–188.

Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф., Венжик Ю.В., Титов А.Ф. Влияние кадмия на некоторые анатомо-морфологические показатели листа и содержание пигментов у ячменя // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы. Казань, 2006 а. Ч. 1. С. 153–155.

Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф., Титов А.Ф. Влияние кадмия на апикальные меристемы стебля растений ячменя // Онтогенез. 2006 б. Т. 37, № 6. С. 444–448.

Караваев В.А., Баулин А.М., Гордиенко Т.В., Довыдьков С.А., Тихонов А.Н. Изменения фотосинтетического аппарата листьев бобов в зависимости от содержания тяжелых металлов в среде выращивания // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 1. С. 47–54.

Касатиков В.А., Попов В.П., Руник В.Е. Влияние термофильно сброженного осадка городских сточных вод на почву // Химизация сел. хоз-ва. 1990. № 2. С. 51–52.

Ковда В.А., Золотарева Б.И., Скрипниченко И.И. О биологической реакции растений на тяжелые металлы в среде. // Докл. АН СССР. 1979. Вып. 247, № 3. С. 766–768.

Кожанова О.Н., Дмитриева А.Г. Физиологическая роль металлов в жизнедеятельности растительных организмов // Физиология растительных организмов и роль металлов. М.: МГУ, 1989. С. 7–55.

Козаренко А.Е. Свинец в растениях // Свинец в окружающей среде. М.: Наука, 1987. С. 71–76.

Козаренко О.М., Козаренко А.Е. Поступление тяжелых металлов на поверхность листьев растений в течение вегетационного периода в листовых лесах Калужской области // Тяжелые металлы в окружающей среде. Пушино, 1996. С. 85.

Косицин А.В., Алексеева-Попова Н.В. Действие тяжелых металлов на растения и механизмы металлоустойчивости // Растения в экстремальных условиях минерального питания. Л.: Наука, 1983. С. 5–22.

Косицин А.В., Игошина Т.И., Алексеева-Попова Н.В. Металлоустойчивость растений // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 4. С. 585–588.

Кузнецов Вл.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. М.: Высшая школа. 2005. 736 с.

Кузнецов Вл.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. М.: Высшая школа. Изд. 2-е. 2006. 742 с.

Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М.: Высшая школа, 1968. 223 с.

Лайдинен Г.Ф., Таланова В.В., Титов А.Ф., Казнина Н.М. Влияние свинца на рост и развитие *Setaria viridis* (L.) Beauv. // Растит. ресурсы. 2004. Т. 40, вып. 3. С. 53–59.

Лапиров А.Г., Микрякова Т.Ф. Влияние меди на формирование проростков частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 3. С. 340–346.

Лепнева О.М., Обухов А.И. Состояние свинца в системе почва – растение в зонах влияния автомагистралей // Свинец в окружающей среде. М.: Наука, 1987. С. 149–165.

Лянгузова И.В. Влияние никеля и меди на прорастание семян и формирование проростков черники // Физиология растений. 1999. Т. 46, № 3. С. 500–502.

Медведев С.С. Физиология растений. СПб: Изд-во СПб ун-та, 2004. 336 с.

Мельничук Ю.П. Влияние ионов кадмия на клеточное деление и рост растений. Киев: Наук. думка, 1990. 148 с.

Мельничук Ю.П., Лишко А.К., Калинин Ф.Л. Действие кадмия на синтез РНК белка и ДНК в меристеме зародыша корня гороха при прорастании // Физиология растений. 1982. Т. 29, № 4. С. 655–659.

Мельничук Ю.П., Лишко А.К., Соболев А.С. Влияние кадмия на распад запасных веществ семядоли прорастающих семян гороха // Физиология и биохимия культ. растений. 1991. Т. 23, № 2. С. 187–191.

Минеев В.Т., Макарова А.И., Гришина Т.А. Тяжелые металлы и окружающая среда в условиях современной интенсивной химизации. Сообщение 1. Кадмий // Агрохимия. 1981. № 5. С. 146–155.

Мокроносов А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.

Мокроносов А.Т., Борзенкова Р.А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1978. Т. 61, вып. 3. С. 119–132.

Нестерова А.Н. Действие тяжелых металлов на корни растений. 1. Поступление свинца, кадмия и цинка в корни, локализация металлов и механизмы устойчивости растений // Биол. науки. 1989. № 9. С. 72–86.

Никифорова Е.М. Биогеохимическая оценка загрязнения тяжелыми металлами агроландшафтов восточного Подмосковья // Геохимическая экология и биогеохимическое изучение таксонов биосферы. М.: Наука, 2003. С. 108–109.

Обухов А.И., Лобанова Е.А. Свинец в почвообразующих породах и почвах // Свинец в окружающей среде. М.: Наука, 1987. С. 38–48.

Обухов А.И., Плеханова И.О., Ли С.К. Цинк и кадмий в почвообразующих породах и почвах // Цинк и кадмий в окружающей среде. М.: Наука, 1992. С. 19–39.

Парибок Т.А. Загрязнение растений металлами и его эколого-физиологические последствия // Растения в экстремальных условиях минерального питания. Л.: Наука, 1983. С. 82–99.

Парибок Т.А., Леина Г.Д., Сазыкина Н.А., Топорский В.Н., Николаева Т.И., Дьякова Т.Б. Накопление свинца в городских растениях // Ботан. журн. 1981. Т. 66, № 11. С. 1646–1654.

Первунина Р.И., Зырин Н.Г. Влияние кадмия на рост и развитие ячменя // Загрязнение атмосферы, почвы и растительного покрова. М.: Гидрометеоиздат, 1980. С. 79–85.

Первунина Р.И., Зырин Н.Г., Малахов С.Г. Показатели загрязнения системы почва – сельскохозяйственные растения кадмием // Тр. Института экспериментальной метеорологии. 1987. Вып. 14 (129). С. 60–65.

Перельман А.И., Касимов Н.С. Геохимия ландшафта. М.: Астрель-2000, 1999. 763 с.

Петрунина Н.С. Геохимическая экология растений в провинциях с избыточным содержанием микроэлементов (Ni, Co, Mo, Pb, Zn) // Проблемы геохимической экологии организмов. Тр. Биогеохим. лаб. АН СССР. М.: Наука, 1974. Т. 13. С. 57–117.

Плеханова И.О., Обухов А.И. Цинк и кадмий в почвах и растениях городской среды // Цинк и кадмий в окружающей среде. М.: Наука, 1992. С. 144–159.

Покровская С.Ф. Регулирование поведения свинца и кадмия в системе почва – растение. М.: Наука, 1995. 51 с.

Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. 239 с.

Прасад М.Н. Практическое использование растений для восстановления экосистем, загрязненных металлами // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 5. С. 768–780.

Рахманкулова З.Ф. Энергетический баланс целого растения в норме и при неблагоприятных внешних условиях // Журн. общей биологии. 2002. Т. 63, № 3. С. 239–248.

Ровинский Ф.Я., Афанасьев М.И., Бурцева Л.В., Егоров В.И. Фоновое загрязнение природных сред на Евразийском континенте // Комплексный глобальный мониторинг загрязнения окружающей среды. Л.: Гидрометеоиздат, 1982. С. 106–115.

Рудакова Э.В., Каракис К.Д., Сидоришина Т.Н. Роль клеточных оболочек растений в поглощении и накоплении ионов металлов // Физиология и биохимия культ. растений. 1988. Т. 20, № 1. С. 3–11.

Рупошев А.Р. Цитогенетический эффект ионов тяжелых металлов на семена *Crepis Capillaris* L. // Генетика. 1976. Т. 12, № 3. С. 37–43.

Рупошев А.Р., Гарина К.П. Мутагенное действие солей кадмия // Цитология и генетика. 1976. Т. 10, № 5. С. 437–439.

Сааков В.С. Сопряженность высокотемпературного стресса с изменением гармоник сигнала импульсной модулированной флуоресценции (F0, Fm, Fv). Локализация термального повреждения в реакционных центрах фотосистемы 2 // Докл. РАН. 2002. Т. 382, № 1. С. 118–123.

Сает Ю.Е. Геохимическая оценка техногенной нагрузки на окружающую среду // Геохимия ландшафтов и география почв. М.: МГУ, 1982. С. 37–48.

Сает Ю.Е. Нитропогенные геохимические аномалии свинца // Свинец в окружающей среде. М.: Наука, 1987. С. 130–149.

Савицкене Н., Вайчюнене Я.А., Пясецкене А.А., Риспелис С.П., Абраманов Х., Савицкас А.Б. Содержание тяжелых металлов в лекарственных растениях из разных придорожных зон в Литве // Раст. ресурсы. 1993. Т. 29, вып. 4. С. 23–30.

Серегин И.В. Функционально-анатомическое изучение токсического действия кадмия и свинца на корень проростков кукурузы // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 17 с.

Серегин И.В. Фитохелатины и их роль в детоксикации кадмия у высших растений // Успехи биол. химии. 2001. Т. 41. С. 283–300.

Серегин И.В., Иванов В.Б. Гистохимические методы изучения распределения кадмия и свинца в растениях // Физиология растений. 1997а. Т. 44, № 6. С. 915–921.

Серегин И.В., Иванов В.Б. Является ли барьерная функция эндодермы единственной причиной устойчивости ветвления корней к солям тяжелых металлов? // Физиология растений. 1997б. Т. 44, № 6. С. 922–925.

Серегин И.В., Иванов В.Б. Передвижение ионов кадмия и свинца по тканям корня // Физиология растений. 1998. Т. 45, № 6. С. 899–905.

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.

Серегин И.В., Кожевникова А.Д. Физиологическая роль никеля и его токсическое действие на высшие растения // Физиология растений. 2006. Т. 53, № 2. С. 285–308.

Серегин И.В., Кожевникова А.Д., Казюмина Е.М., Иванов В.Б. Токсическое действие и распределение никеля в корнях кукурузы // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 5. С. 793–800.

Скрипниченко И.И., Золотарева Б.Н. Оценка токсического действия тяжелых металлов (свинца) на растения овса // Агрохимия. 1981. № 1. С. 103–109.

Скугорева С.Г. Биоаккумуляция и стрессорные эффекты ртути в растениях // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2007. 24 с.

Сливинская Р.Б. Нарушение водного баланса растений под действием тяжелых металлов // II съезд ВОФР. М., 1992. С. 195.

Снакин В.В. Свинец в биосфере // Вестник РАН. 1998. Т. 68, № 3. С. 214–224.

Соболев А.С., Мельничук Ю.П., Калинин Ф.Л. Влияние кадмия на интенсивность роста проростков гороха // Физиология и биохимия культ. растений. 1982а. Т. 14, № 1. С. 79–83.

Соболев А.С., Мельничук Ю.П., Калинин Ф.Л. Адаптация растений к ингибирующему действию кадмия // Физиология и биохимия культ. растений. 1982б. Т. 14, № 1. С. 84–88.

Степанюк В.В. Влияние соединений кадмия на урожай и элементный состав сельскохозяйственных растений // Агрохимия. 1998. № 6. С. 74–79.

Таланова В.В., Титов А.Ф., Боева Н.П. Реакция растений на ионы свинца и неблагоприятную температуру // Докл. РАСХН. 1996. № 5. С. 5–7.

Таланова В.В., Титов А.Ф., Боева Н.П. Влияние ионов кадмия и свинца на рост и содержание пролина и АБК в проростках огурца // Физиология растений. 1999. Т. 46, № 1. С. 164–167.

Таланова В.В., Титов А.Ф., Боева Н.П. Влияние свинца и кадмия на проростки ячменя // Физиология и биохимия культ. растений. 2001а. Т. 33, № 1. С. 33–37.

Таланова В.В., Титов А.Ф., Боева Н.П. Влияние возрастающих концентраций тяжелых металлов на рост проростков ячменя и пшеницы // Физиология растений. 2001б. Т. 48, № 1. С. 119–123.

Таланова В.В., Таланов А.В., Титов А.Ф. Влияние свинца на фотосинтез и транспирацию растений огурца // Физиологические и молекулярно-генетические аспекты сохранения биоразнообразия. Вологда, 2005. С. 166.

Тарабрин В.П. Физиология устойчивости древесных растений в условиях загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами // Микроэлементы в окружающей среде. Киев: Наук. думка, 1980. С. 17–19.

Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф., Казнина Н.М. Влияние ионов свинца на рост и морфобиологические показатели растений ячменя и овса // Физиология и биохимия культ. растений. 2001. Т. 33, № 5. С. 387–393.

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.

Титов А.Ф., Таланова В.В., Боева Н.П., Минаева С.В., Солдатов С.Е. Влияние ионов свинца на рост проростков пшеницы, ячменя и огурца // Физиология растений. 1995. Т. 42, № 3. С. 457–462.

Титов А.Ф., Таланова В.В., Лайдинен Г.Ф., Казнина Н.М. Влияние тяжелых металлов на растения: эколого-физиологические аспекты // Наземные и водные экосистемы Северной Европы: Управление и охрана. Петрозаводск, 2003. С. 152–157.

Учватов В.П. Свинец в атмосфере // Свинец в окружающей среде М.: Наука, 1987. С. 62–71.

Федорова Е.В., Одинова Г.Я. Биоаккумуляция металлов растительностью в пределах малого аэротехногенно-загрязненного водосбора // Экология. 2005. № 3. С. 26–31.

Феник С.И., Трофимьяк Т.Б., Блюм Я.Б. Механизмы формирования устойчивости растений к тяжелым металлам // Успехи соврем. биологии. 1995. Т. 115, вып. 3. С. 261–275.

Холодова В.П., Волков К.С., Кузнецов Вл. В. Адаптация к высоким концентрациям солей меди и цинка растений хрустальной травки и возможность их использования в целях фиторемедиации // Физиология растений. 2005. Т. 52, № 6. С. 848–858.

Цибульский В.В., Яценко-Хмелевская М.А. Атмосферные выпадения // Рассеянные элементы в бореальных лесах. М.: Наука, 2004. С. 30–66.

Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб: Изд-во СПб ун-та, 2002. 244 с.

Шевелуха И.С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе. М.: Колос, 1992. 594 с.

Шевякова Н.И., Нетронина И.А., Аронова Е.Е., Кузнецов Вл. В. Распределение Cd и Fe в растениях *Mesembryanthemum crystallinum* при адаптации к Cd-стрессу // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 5. С. 756–763.

Шматько И.Г., Григорюк И.А., Шведова О.Е. Устойчивость растений к водному и температурному стрессу. Киев: Наук. думка, 1989. 224 с.

Юсим О.В., Осмоловская Н.Г. Особенности микроэлементного состава растений пекинской капусты при токсическом действии ионов кадмия // VII молодежная конференция ботаников в Санкт-Петербурге. СПб, 2000. С. 173.

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

Adams D.O., Yang S.F. Ethylene biosynthesis: identification of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid as an intermediate in the conversion of methionine to ethylene // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1979. V. 76. P. 170–174.

Adriano D.C., Paulsen G.M., Murphy L.S. Phosphorus-iron and phosphorus-zinc relationships in corn (*Zea mays*) // Agron. J. 1971. V. 63. P. 36–39.

Alcantara E., Romera F. J., Canete M. Effect of heavy metals on both induction and function of root Fe (III) reductase in Fe deficient cucumber (*Cucumis sativus*) plants // J. Exp. Bot. 1994. V. 45. P. 1893–1898.

Ali G., Srivastava P.S., Iqbal M. Influence of cadmium and zinc on growth and photosynthesis of *Bacopa monniera* L. cultivated in vitro // Biol. Plant. 2000. V. 43, N 4. P. 599–601.

Alia P.S.P., Mohanty P. Effect of zinc on free radicals and proline in *Brassica juncea* and *Cajanus cajan* // Phytochemistry. 1995. V. 39. P. 45–47.

Amrhein C., Mosher P.A., Strong J.E., Pacheco P.G. Trace metal solubility in soil and water receiving deicing salts // J. Environ. Qual. 1994. V. 23, N 2. P. 219–227.

Antonovics J., Bradshaw A.D., Turner R.G. Heavy metal tolerance in plants // Adv. Ecol. Res. 1971. V. 7. P. 2–86.

Antosiewicz D.M. Adaptation of plants to an environment polluted with heavy metals // Acta Soc. Bot. Pol. 1992. V. 61. P. 281–299.

Arao T., Ae N., Sugiyama M., Takahashi M. Genotypic differences in cadmium uptake and distribution in soybeans // Plant Soil. 2003. V. 251. P. 247–253.

Arazi T., Sunkar R., Kaplan B., Fromm H. A Tobacco plasma membrane calmodulin-binding transporter confers Ni^{2+} tolerance and Pb^{2+} hypersensitivity in transgenic plants // Plant J. 1999. V. 20. P. 171–182.

Assunção A.G.L., Schat H., Aarts M.G.M. *Thlaspi caerulecens*, an attractive model species to study heavy metal hyperaccumulation in plants // New Phytol. 2003. V. 159. P. 351–360.

Astolfi S., Zuchi S., Passera C. Effect of cadmium on the metabolic activity of *Avena sativa* plants grown in soil or hidroponic culture // Biol. Plant. 2004. V. 48, N 3. P. 413–418.

Atal N., Saradhi P.P., Mohanty P. Inhibition of the chloroplast photochemical reactions by treatment of wheat seedlings with low concentrations of cadmium. Analysis of electron transport activities and changes in fluorescence yield // Plant Cell Physiol. 1991. V. 32. P. 943–951.

Austenfeld F. A. Zur phytotoxizität von nickel- und kobaltsalzen in hydrokultur bei *Phaseolus vulgaris* L. // Z. Pflanzenernähr. Bodenkunde. 1979. Bd. 142, H. 6. S. 769–777.

Azevedo H., Pinto C.G.G., Fernandes J., Loureiro S., Santos C. Cadmium effects on sunflower growth and photosynthesis // J. Plant. Nutr. 2005a. V. 28. P. 2211–2220.

Azevedo H., Pinto C.G.G., Santos C. Cadmium effects in sunflower: nutritional imbalances in plants and calluses // J. Plant. Nutr. 2005b. V. 28. P. 2221–2231.

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.

Baker A.J.M., Brooks R.R. Terrestrial higher plants which hyperaccumulate metallic elements – a review of their distribution, ecology and phytochemistry // *Biorecovery.* 1989. V. 1. P. 81–126.

Baker A.J.M., Walker P.M. Ecophysiology of metal uptake by tolerant plants // *Heavy metal tolerance in plants: evolutionary aspects.* Boca Raton: CRC Press, Fl. 1990. P. 155–177.

Baker A.J.M., Whiting S.N. In search of the Holy Grail – a further step in understanding metal hyperaccumulation? // *New Phytol.* 2002. V. 155. P. 1–3.

Baker A.J.M., Reeves R.D., Hajar A.S.H. Heavy metal accumulation and tolerance in British populations of the metallophyte *Thlaspi caerulescens* J. and C. Presl (Brassicaceae) // *New Phytol.* 1994a. V. 127. P. 61–68.

Baker A.J.M., McGrath S.P., Sidoli C.M.D., Reeves R.D. The possibility of in situ heavy metal decontamination of polluted soil using crops of metal-accumulating plants // *Resour. Conser. Recycl.* 1994b. V. 11. P. 41–49.

Barceló J., Vázquez M.D., Poschenrieder C. Structural and ultrastructural disorders in cadmium-treated bush bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.) // *New Phytol.* 1988a. V. 108. P. 37–49.

Barceló J., Vázquez M.D., Poschenrieder C. Cadmium-induced structural and ultrastructural changes in the vascular system of bush bean stems // *Bot. Acta.* 1988b. V. 101. P. 254–261.

Barceló J., Poschenrieder C. Plant water relations as affected by heavy metal stress: A review // *J. Plant Nutr.* 1990. V. 13. P. 1–37.

Barceló J., Poschenrieder Ch., Andren I, Gunse B. Cadmium induced decrease of water stress resistance in bush bean plants (*Phaseolus vulgaris* L. cv. Contender) I. Effect of Cd on waterpotential, relative water content and cell wall elasticity // *J. Plant Physiol.* 1986. V. 125. P. 17–25.

Baryl A., Carrier P., Franck F., Coulomb C., Sahut C., Havaux M. Leaf chlorosis in oilseed rape plants (*Brassica napus*) grown on cadmium-polluted soil: causes and consequences for photosynthesis and growth // *Planta.* 2001. V. 212. P. 696–709.

Bassi R., Sharma S.S. Proline accumulation in wheat seedlings exposed to zinc and copper // *Phytochemistry.* 1993. V. 33. P. 1339–1342.

Baszynski T., Tukendorf A., Ruszkowska M., Skorzynska E., Maksymiec W. Characteristics of the photosynthetic apparatus of copper non-tolerant spinach exposed to excess copper // *J. Plant Physiol.* 1988. V. 132. P. 708–713.

Bazzaz F.A., Rolfe G.L., Carlson R.W. Effect of Cd⁺² on photosynthesis and transpiration of excised leaves of corn and sunflower // *Physiol. Plant.* 1974. V. 32. P. 373–377.

Becerril J.M., Munoz-Rueda A., Aparicio-Tejo P., Gonzalez-Murua C. The effects of cadmium and lead on photosynthetic electron transport in clover and lucerne // Plant Physiol. Biochem. 1988. V. 26. P. 357–363.

Belde P.J.M., Kessels B.G.F., Moelans I.M., Borst-Pauwels G.W. Cd^{+2} uptake, Cd^{+2} binding and loss of cell K^{+} by a Cd-sensitive and Cd-resistant strain of *Saccharomyces cerevisiae* // FEMS Microbiol. Lett. 1988. V. 49. P. 493–498.

Bennetzen J.L., Adams T.L. Selection and characterization of cadmium-resistant suspension cultures of the wild tomato *Lycopersicon peruvianum* // Plant Cell Rep. 1984. V. 3. P. 258–261.

Bert V., Meerts P., Saumitou P., Salis P., Gruber W., Verbruggen N. Genetic basis of Cd tolerance and hyperaccumulation in *Arabidopsis halleri* // Plant Soil. 2003 V. 249. P. 9–18.

Bingham F.T., Page A.L., Mahler R.J., Ganje T.J. Growth and cadmium accumulation of plants growth on a soil treated with cadmium enriched suvage sludge // J. Environ. Qual. 1975. V. 4, № 2. P. 207–211.

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, N 3. P. 473–479.

Blaylock M.J., Salt D.E., Dushenkov S., Zakharova O., Gussman C., Kapulnik Y., Ensley B. D., Raskin I. Enhanced accumulation of Pb in Indian mustard by soil-applied chelating agents // Environ. Sci. Technol. 1997. V. 31. P. 860–865.

Bonaly J., Barianud A., Duret S., Mestre J.C. Cadmium cytotoxicity and variation in nuclear content of DNA in *Euglena gracilis* // Physiol. Plant. 1980. V. 49. P. 286–290.

Bonham-Smith P.C., Kapoor M., Bewley J.D. Establishment of thermotolerance in maize by exposure to stress other than a heat shock does not require heat shock protein synthesis // Plant Physiol. 1987. V. 85. P. 575–580.

Boyd R.S., Martens S.N. Nickel hyperaccumulation by *Thlaspi montanum* var. *Montanum* (Brassicaceae): a constitutive trait // Amer. J. Bot. 1998. V. 85, N 2. P. 259–265.

Breskle S.W. Growth under stress: heavy metals // Plant root the hidden half. Marsel Deccer., 1991. P. 351–373.

Bringezu K., Lichtenberger O., Leopold I., Neumann D. Heavy metal tolerance of *Silene vulgaris* // J. Plant Physiol. 1999. V. 154. P. 536–546.

Brookes A., Collins J.C., Thurman D.A. The mechanism of zinc tolerance in grasses // J. Plant Nutr. 1981. V. 3. P. 695–705.

Brooks R.R. Plants that hyperaccumulate heavy metals. Wallingford: CAB International, 1998. 384 p.

Brooks R.R., Lee J., Jaffré T. Some New Zealand and New Caledonian plant accumulators of nickel // J. Ecol. 1974. V. 62. P. 493–499.

Brown H., Martin M.H. Pretreatment effect of cadmium on the root grown of *Holcus lanatus* L. // New Phytol. 1981. V. 89. P. 623–629.

Brown S. L., Chaney R.L., Angle J.S., Baker A.J.M. Zinc and cadmium uptake by *Thlaspi caerulescens* and *Silene vulgaris* in relation to soil metals and soil pH // J. Environ. Qual. 1994. V. 23. P. 1151–1157.

Brown S. L., Chaney R.L., Angle J.S., Baker A.J.M. Zinc and cadmium uptake by hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* and metal tolerant *Silene vulgaris* grown on sludge-amended soil // Environ. Sci. Technol. 1995. V. 29. P. 1581–1585.

Brune A., Urbach W., Dietz K.-J. Compartmentation and transport of zinc in barley primary leaves as basic mechanisms involved in zinc tolerance // Plant Cell Environ. 1994. V. 17. P. 153–162.

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.

Buart M.P., Arnold M. The heavy-metal chemistry of atmospheric particulate matter emitted by Mount Etna volcano // Geophys. Res. Lett. 1978. N 5. P. 245–248.

Burzyński M. Influence of lead on the chlorophyll content and on initial steps of its synthesis in greening cucumber seedlings // Acta Soc. Bot. Pol. 1985. V. 54, N. 1. P. 95–105.

Burzyński M. The influence of lead and cadmium on the absorption and distribution of potassium, calcium, magnesium and iron in cucumber seedlings // Acta Physiol. Plant. 1987. V. 9. P. 229–238.

Burzyński M., Jakobi M. Influence of lead on auxine-induced cell elongation // Acta Soc. Bot. Pol. 1983. V. 52, N 2. P. 231–239.

Burzyński M., Buczek J. Interaction between cadmium and molybdenum affecting the chlorophyll content and accumulation of some heavy metals in the second leaf of *Cucumis sativus* L. // Acta Physiol. Plant. 1989. V. 11. P. 137–145.

Burzyński M., Kłobus G. Changes of photosynthetic parameters in cucumber leaves under Cu, Cd and Pb stress // Photosynthetica. 2004. V. 42, N 4. P. 505–510.

Cakmak I., Welch R.M., Hart J., Norvell W.A., Oztürk L., Kochian L.V. Uptake and retranslocation of leaf-applied cadmium (^{109}Cd) in diploid, tetraploid and hexaploid wheats // J. Exp. Bot. 2000. V. 51, N 343. P. 221–226.

Carrier P., Baryla A., Havaux M. Cadmium distribution and microlocalization in oilseed rape plants (*Brassica napus*) after long-term grown on cadmium-contaminated soil // Planta. 2003. V. 216. P. 939–950.

Caspi V., Droppa M., Horvath G., Malkin S., Marder J.B., Raskin V.I. The effect of copper on chlorophyll organization during greening of barley leaves // *Photosynth. Res.* 1999. V. 62. P. 165–174.

Cataldo C.A., Garland T.R., Wildung R.E. Cadmium uptake kinetics in intact soybean plants // *Plant Physiol.* 1983. V. 73. P. 844–848.

Chaney R.L. Plant uptake of inorganic waste constituents // *Land treatment of hazardous wastes*. Park Ridge, USA, New York: Noyes Data Corp., 1983. P. 50–76.

Chaney R.L., Malik M., Li Y.M., Brown S.L., Brewer E.P., Angle J.S., Baker A.J.M. Phytoremediation of soil metals // *Curr. Opin. Biotechnol.* 1997. V. 8, N 3. P. 279–284.

Charbonnel-Campaa L., Lauga B., Combes D. Isolation of a type 2 metallothionein-like gene preferentially expressed in the tapetum in *Zea mays* // *Gene*. 2000. V. 254. P. 199–208.

Chardonens A.N., Bookum W.M. ten B., Kuijper L.D.J., Verkleij J.A.C., Ernst W.H.O. Distribution of cadmium in leaves of cadmium tolerant and sensitive ecotypes of *Silene vulgaris* // *Physiol. Plant.* 1998. V. 104. P. 75–80.

Chen S.L., Kao C.H. Cd induced changes in proline level and peroxidase activity in roots of rice seedlings // *Plant Growth Regul.* 1995. V. 17. P. 67–71.

Chen C.T., Chen L.-M., Lin C.C., Kao C.H. Regulation of proline accumulation in detached rice leaves exposed to excess copper // *Plant Sci.* 2001. V. 160. P. 283–290.

Cheshire M.V., Bick W., De Kock P.C., Inkson R.H. The effects of copper and nitrogen on amino acid composition of oat straw // *Plant Soil.* 1982. V. 66. P. 139–148.

Choi Y.-E., Hadara E., Wada M., Tsudow H., Morita Y., Kusano T., Sano H. Detoxification of cadmium in tobacco plants: formation and active excretion of crystals containing cadmium and calcium through trichomes // *Planta*. 2001. V. 213. P. 45–50.

Choudhary M., Bailey L.D., Grant C.A. Effect of zinc on cadmium concentration in the tissue of durum wheat // *Can. J. Plant Sci.* 1994. V. 74. P. 549–552.

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.

Clemens S. Molecular mechanisms of plant metal tolerance and homeostasis // *Planta*. 2001. V. 212. P. 475–486.

Clemens S., Simm C. *Schizosaccharomyces pombe* as a model for metal homeostasis in plant cells: the phytochelatin-dependent pathway is the main cadmium detoxification mechanism // *New Phytol.* 2003. V. 159. P. 323–330.

Clemens S., Palmgren M.G., Krämer U. A long way ahead: understanding and engineering plant metal accumulation // Trends Plant Sci. 2002. V. 7, N 7. P. 309–315.

Clemens S., Kim E.J., Neumann D., Schroeder J.J. Tolerance to toxic metals by a gene family of phytochelatin synthases from plants and yeast // EMBO J. 1999. V. 18. P. 3325–3333.

Clijsters H., Van Assche F. Inhibition of photosynthesis by heavy metals // Photosynth. Res. 1985. V. 70. P. 31–40.

Cobbett C.S. Phytochelatins and their roles in heavy metal detoxification // Plant Physiol. 2000. V. 123. P. 825–832.

Cook C.M., Kostidou A., Vardaka E., Lanaras T. Effect of copper on the growth, photosynthesis and nutrient concentrations of *Phaseolus* plants // Photosynthetica. 1997. V. 34. № 2. P. 179–193.

Costa G., Morel J.L. Cadmium uptake by *Lupinus albus* (L.): cadmium excretion, a possible mechanism of cadmium tolerance // J. Plant Nutr. 1993. V. 16. P. 1921–1929.

Costa G., Morel J.L. Efficiency of H⁺-ATPase activity cadmium uptake by four cultivars lettuce // J. Plant Nutr. 1994. V. 17. P. 627–637.

Coughtrey P.J., Martin M.N. Cadmium uptake and distribution in tolerant and nontolerant populations of *Holcus lanatus* grown in solution culture // Oikos. 1978. V. 30. P. 555–560.

Cox R.M., Hutchinson T.C. Multiple and co-tolerance to metals in the grass *Deschampsia caespitosa*: adaptation, preadaptation and «cost» // J. Plant Nutr. 1981. V. 3, N 1. P. 731–741.

Culter J.M., Rains D.W. Characterization of cadmium uptake by plant tissue // Plant Physiol. 1974. V. 54, № 1. P. 67–71.

Cunningham S.D., Ow D.W. Promises and prospects of phytoremediation // Plant Physiol. 1996. V. 110. P. 715–719.

Cunningham S.D., Berti W.R., Huang J.W. Phytoremediation of contaminated soil // Trends Biotechnol. 1995. V. 13. P. 393–397.

Das P., Samantaray S., Rout G.R. Studies of cadmium toxicity in plants: a review // Environ. Pollut. 1997. V. 98, № 1. P. 29–36.

Davies M.S., Francis D., Thomas J.D. Rapidly of cellular changes induced by zinc in a zinc tolerant and non-tolerant cultivar of *Festuca rubra* L. // New Phytol. 1991. V. 117. P. 103–108.

Davis B.E., White H.M. Trace elements in vegetables grown on soil contaminated by base metal mining // J. Plant. Nutr. 1981. V. 3, N 3–4. P. 387–396.

Davis M.A., Pritchard G.S., Boyd R.S., Prior S.A. Development and induced responses of nickel-based defense and organic defenses in the Ni-hyperaccumulating shrub, *Psychotria douarrei* // New Phytol. 2001. V. 150. P. 49–58.

De Knecht J.A., Koevoets P.L.M., Verkleij J.A.C., Ernst W.H.O. Evidence against a role for phytochelatins in naturally selected increased cadmium tolerance in *Silene vulgaris* (Moench) Garcke. // New Phytol. 1992. V. 122. P. 681–688.

De Knecht J.A., van Dillen M., Koevoets P.L.M., Schat H., Verkleij J.A.C., Ernst W.H.O. Phytochelatins in cadmium-sensitive and cadmium-tolerant *Silene vulgaris*. Chain length distribution and sulfide incorporation // Plant Physiol. 1994. V. 104. P. 255–261.

Delhaize E., Jackson P.J., Lujan L.D., Robinson N.J. Poly(γ -glutamylcysteinyl)glycine synthesis in *Datura innoxia* and binding with cadmium // Plant Physiol. 1989. V. 89. P. 700–706.

Denny H.J., Wilkins D.A. Zinc tolerance in *Betula* spp. I. Effect of external concentration of zinc on growth and uptake // New Phytol. 1987. V. 106. P. 517–524.

Devi S.R., Prasad M.N.L. Antioxidant capacity of *Brassica juncea* plants exposed to elevated levels of copper // Rus. J. Plant Physiol. 2005. V. 52. N 2. P. 205–208.

Di Cagno R., Guidi L., Stefani A., Soldatini G.F. Effect of cadmium on growth of *Helianthus annuus* seedlings: physiological aspects // New Phytol. 1999. V. 144. P. 65–71.

Dunbar K.R., McLaughlin M.J., Reid R.J. The uptake and partitioning of cadmium in two cultivars of potato (*Solanum tuberosum* L.) // J. Exp. Bot. 2003. V. 54, N 381. P. 349–354.

Ebbs S.D., Lasat M.M., Brady D.J., Cornish J., Gordon R., Kochian L.V. Phytoextraction of cadmium and zinc from a contaminated site // J. Environ. Qual. 1997. V. 26. P. 1424–1430.

Enstone D.E., Peterson C.A. The apoplastic permeability of root apices // Can. J. Bot. 1992. V. 70. P. 1502–1512.

Ernst W.H.O. Physiological and biochemical aspects of metal tolerance // Effects of air pollutants on plants. Cambridge ect., 1976. P. 115–133.

Ernst W.H.O. Biochemical aspects of cadmium in plants // Cadmium in the environment. New York, 1980. P. 639–653.

Ernst W.H.O. Evolution of metal hyperaccumulation and phytoremediation hype // New Phytol. 2000. V. 146. P. 357–358.

Ernst W.H.O., Verkleij J.A.C., Schat H. Metal tolerance in plants // Acta Bot. Neerl. 1992. V. 43. P. 229–248.

Ernst W.H.O., Nelissen H.J.M., Bookum W.M.T. Combination toxicology of metal –enriched soils: physiological responses of a Zn- and Cd-resistant ecotype of *Silene vulgaris* on polymetallic soils // Environ. Exp. Bot. 2000. V. 43. P. 55–71.

Evans I.M., Gatehouse L.N., Gatehouse J.A., Robinson N.J., Croy R.R.D. A gene from pea (*Pisum sativum* L.) with homology to metallothionein genes // FEBS Letters. 1990. V. 262. P. 29–32.

Ferro M., Salvis D., Brugière S., Miras S., Kowalski S., Louwagie M., Garin J., Joyard J., Rolland N. Proteomics of the chloroplast envelope membranes from *Arabidopsis thaliana* // Mol. Cell. Proteom. 2003. V. 2. P. 325–345.

Florjin P.J., Van Beusichem M.L. Uptake and distribution of cadmium in maize inbred lines // Plant Soil. 1993a. V. 150. P. 25–32.

Florjin P.J., Van Beusichem M.L. Cadmium distribution in maize inbred lines: effects of pH and level of Cd supply // Plant Soil. 1993b. V. 153. P. 79–84.

Fluharty A.L., Sanadi D.K. On the mechanism of oxidative phosphorylation. 4. Localization of the dithiol in oxidative phosphorylation with respect to the oligomycin inhibition site // Biochemistry. 1973. V. 2, N 3. P. 519–522.

Fodor F., Szabonagy A., Erdei L. The effect of cadmium on fluidity and H^+ -ATFase activity of plasma membrane from sunflower and wheat roots // J. Plant. Physiol. 1995. V. 147. P. 87–92.

Fodor F., Sárvári É., Láng F., Szigeti Z., Cseh E. Effects of Pb and Cd on cucumber depending on the Fe-complex in the culture solution // J. Plant Physiol. 1996. V. 148. P. 434–439.

Foroughi M., Venter F., Teicher K. Experimentelle ermittlung der schwermetallanreicherung und verteilung in buschbohnen (*Phaseolus vulgaris* L.) // Landwirt. Forsch. 1982. Bd. 32, S.-H. 38. S. 239–248.

Foy C.D., Chaney R.L., White M.C. The physiology of metal toxicity in lands // Annu. Rev. Plant. Physiol. 1978. N 29. P. 511–566.

Fuhrer J. Ethylene biosynthesis and cadmium toxicity in leaf tissue of bean *Phaseolus vulgaris* L. // Plant Physiol. 1982. V. 70. P. 162–167.

Garty J., Karay Y., Harel J. Effect of low pH, heavy metals and anions on chlorophyll degradation in the lichen *Ramalina duriaei* (de not) Bagl. // Environ. Exp. Bot. 1992. V. 32. P. 229–241.

Glavac V., Koenies H., Ebben U. Seasonal variation and axial distribution of cadmium concentrations in trunk xylem sap of beech trees (*Fagus sylvatica* L.) // Angew. Bot. 1990. V. 64. P. 357–364.

Godbold D.L. Cadmium uptake in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings // Tree Physiol. 1991. N 9. P. 349–357.

Godbold D.L., Knetter C. Use of root elongation studies to determine aluminum and lead toxicity in *Picea abies* seedlings // J. Plant Physiol. 1991. V. 138. P. 231–235.

Godbold D.L., Yorst W.J., Collins J.C., Thurman D.A., Marchner H.

Accumulation of zinc and organic acids in roots of zinc-tolerant and non-tolerant ecotypes of *Deschampsia caespitosa* // J. Plant Physiol. 1984. V. 116. P. 59–69.

Godzic B. Heavy metals content in plants from zinc dumps and reference areas // Polish. Bot. Stud. 1993. V. 5. P. 113–132.

Gouia H., Suzuki A., Brulfert J., Ghorbal M.N. Effects of cadmium on the co-ordination of nitrogen and carbon metabolism in bean seedlings // J. Plant Physiol. 2003. V. 160, N 4. P. 367–376.

Grant C.A., Buckley W.T., Bailey L.D., Selles F. Cadmium accumulation in crops // Can. J. Plant Sci. 1998. V. 78. P. 1–17.

Greger M., Lindberg S. Effects of Cd^{2+} and EDTA on young sugar beets (*Beta vulgaris*). I. Cd^{2+} uptake and sugar accumulation // Physiol. Plant. 1987. V. 66. P. 69–74.

Greger M., Ögren E. Direct and indirect effects of Cd^{2+} on photosynthesis in sugar beet (*Beta vulgaris*) // Physiol. Plant. 1991. V. 83. P. 129–135.

Greger M., Bertell G. Effects of Ca^{2+} and Cd^{2+} on the carbohydrate metabolism in sugar beet (*Beta vulgaris*) // J. Exp. Bot. 1992. V. 247. P. 167–173.

Greger M., Landberg T. Use of willow in phytoextraction // Int. J. Phytorem. 1999. V 1, N 2. P. 115–123.

Greszta J., Braniewski S., Chrzanowska E. Poziom metali ciekzych w glebach i roslinach wokół hut cynku // Mat. III Kraj. Konf. Pulawy. 1985. Cr. 2. P. 15–17.

Gries G.E., Wagner G.J. Association of nickel versus transport of cadmium and calcium in tonoplast vesicles of oat roots // Planta. 1998. V. 204. P. 390–396.

Grill E., Winnacker E.L., Zenk M.H. Phytochelatins: The principal heavy-metal complexing peptides of higher plants // Science. 1985. V. 230. P. 674–676.

Grill E., Winnacker E.L., Zenk M.H. Phytochelatins, a class of heavy-metal-binding peptides from plants are functionally analogous to metallothioneins // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1987. V. 84. P. 439–443.

Grill E., Löffler S., Winnacker E.L., Zenk M.H. Phytochelatins, the heavy-metal-binding peptides of plants, are synthesized from glutathione by a specific γ -glutamylcysteine dipeptidyl transpeptidase (phytochelatase synthase) // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1989. V. 86. P. 6838–6842.

Grilling C.A., Peterson P.J. The significance of the cadmium species in uptake and metabolism of cadmium in crop plants // J. Plant Nutr. 1981. V. 3, N 1–4. P. 707–720.

Groppa M.D., Tomaro M.L., Benavides M.P. Polyamines as protectors against cadmium or copper-induced oxidative damage in sunflower leaf discs // Plant Sci. 2001. V. 161. P. 481–488.

Guerinot M.L. The ZIP family of metal transporters // Biochim. Biophys. Acta. 2000. V. 1465. P. 190–198.

Gunnarsson O. Heavy metals in fertilizers do they cause environmental and health problems? // Fertil. Agric. 1983. N 85. P. 27–42.

Guo Y.L., Schulz R., Marschner H. Genotypic differences in uptake and distribution of cadmium and nickel in plants // Angew. Bot. 1995. V. 69. P. 42–48.

Guo W.-J., Bundithya W., Goldsbrough P.B. Characterization of the *Arabidopsis* metallothionein gene family: tissue-specific expression and induction during senescence and in response to copper // New Phytol. 2003. V. 159. P. 369–381.

Gussarsson M., Adalsteinsson S., Jensen P., Asp H. Cadmium and copper interactions on the accumulation and distribution of Cd and Cu in birch (*Betula pendula* Roth) seedlings // Plant Soil. 1995. V. 171. P. 185–187.

Ha S.-B., Smith A.P., Howden R., Dietrich W.M., Buggs S., O'Connell M.J., Goldsbrough P.B., Cobbett C.S. Phytochelatin synthase genes from *Arabidopsis* and the yeast *Schizosaccharomyces pombe* // Plant Cell. 1999. V. 11. P. 1153–1164.

Haag-Kerwer A., Schäfer H.J., Heiss S., Walter C., Rausch Th. Cadmium exposure in *Brassica juncea* causes a decline in transpiration rate and leaf expansion without effect on photosynthesis // J. Exp. Bot. 1999. V. 50, N 341. P. 1827–1835.

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, N 393. P. 22601–2613.

Hamer D.H. Metallothioneins // Annu. Rev. Biochem. 1986. V. 55. P. 913–951.

Hampp R., Ziegler H., Ziegler I. Die Wirkung von Bleiionen auf die 14CO_2 -fixierung und die ATF-bildung von Spinatchloroplasten // Biochem. Physiol. Pflanzen. 1973. V. 164. P. 126–134.

Hardiman R.T., Jacoby B. Absorption and translocation of cadmium in bush beans *Phaseolus vulgaris* // Physiol. Plant. 1984. V. 61. P. 670–674.

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, N 360. P. 1473–1481.

Hart J.J., Welch R.M., Norvell W.A., Sullivan L.A., Kochian L.V. Characterization of cadmium binding, uptake and translocation in intact seedlings of bread and durum wheat cultivars // Plant Physiol. 1998 V. 116. P. 1413–1420.

Hartley-Whitaker J., Ainsworth G.A., Vooijs R., Ten B.W., Schat H., Meharg A.A. Phytochelatins are involved in differential arsenate tolerance in *Holcus lanatus* L. // Plant Physiol. 2001. V. 126. P. 299–306.

Haslett B.S., Reid R.J., Rengel Z. Zinc mobility in wheat: uptake and distribution of zinc applied to leaves or roots // Ann. Bot. 2001. V. 87. P. 379–386.

Haussling M., Jorns C.A., Lehmbecker G., Hecht-Buchholz C., Marschner H. Ion and water uptake in relation to root development of Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) // J. Plant Physiol. 1988. V. 133. P. 486–491.

Haydon M.J., Cobbett C.S. Transporters of ligands for essential metal ions in plants // New Phytol. 2007a. V. 174. P. 499–506.

Haydon M.J., Cobbett C.S. A novel major facilitator superfamily protein at the tonoplast influences zinc tolerance and accumulation in *Arabidopsis* // Plant Physiol. 2007b. V. 143. P. 1705–1719.

Heath S.M., Soutworth D., D'Allura J.A. Localization of nickel in epidermal subsidiary cells of leaves of *Thlaspi montanum* var. *siskiyouense* (Brassicaceae) using energy-dispersive X-Ray Microanalysis // Int. J. Plant. Sci. 1997. V. 158. P. 184–188.

Heiss S., Wachter A., Bogs J., Cobbett C., Rausch T. Phytochelatin synthase (PCS) protein is induced in *Brassica juncea* leaves after prolonged Cd exposure // J. Exp. Bot. 2003. V. 54. N 389. P. 1833–1839.

Hernández L.E., Lozano-Rodríguez E., Gárate A., Carpena-Ruiz R. Influence of cadmium on the uptake, tissue accumulation and subcellular distribution of manganese in pea seedlings // Plant Sci. 1998. V. 132. P. 139–151.

Herren T., Feller U. Effect of locally increased zinc content of zinc transport from the flag leaf lamina to maturing grains of wheat // J. Plant Nutr. 1996. V. 19. P. 379–387.

Herren T., Feller U. Transport of cadmium via xylem and phloem in maturing wheat shoots: comparison with the translocation of zinc, strontium and rubidium // Ann. Bot. 1997. V. 80. P. 623–628.

Hirschi K.D., Zhen R.G., Cunningham K.W., Rea P.A., Fink G.R. CAX1, an H^+/Ca^{2+} antiporter from *Arabidopsis* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1996. V. 93. P. 8782–8786.

Hollenbach B., Schreiber L., Hartung W., Dietz K.-J. Cadmium leads to stimulated expression of the lipid transfer protein genes in barley: implications for the involvement of lipid transfer proteins in wax assembly // Planta. 1997. V. 203. P. 9–19.

Horváth G., Droppa M., Oravecz A., Raskin V.I., Marder J.B. Formation of the photosynthetic apparatus during greening of cadmium-poisoned barley leaves // Planta. 1996. V. 199. P. 238–243.

Hovmand M.F., Tjell J.C., Mosbaek H. Plant uptake of airborne cadmium // Environ. Pollut. Ser. A. 1983. V. 30. P. 27–32.

Howden R., Goldsbrough P.B., Andersen C.S., Cobbett C.S. Cadmium-sensitive, cad1 mutants of *Arabidopsis thaliana* are phytochelatin deficient // Plant Physiol. 1995. V. 107. P. 1059–1066.

Howe G., Merchart S. Heavy metal-activated synthesis of peptides in *Chlamydomonas reinhardtii* // Plant Physiol. 1992. V. 98, N 1. P. 127–136.

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.

Huang J.W., Chen J., Betri W.R., Cunningham S.D. Phytoremediation of lead-contaminated soils: role of synthetic chelates in lead phytoextraction // Environ. Sci. Technol. 1997. V. 31. P. 800–805.

Huang B., Goldsbrough P.B. Cadmium tolerance in tobacco cell culture and its relevance to temperature stress // Plant Cell Rep. 1988. V. 7. P. 119–122.

Inouhe M., Ito R., Ito S., Sasada N., Tohoyama H., Joho M. Azuki bean cells are hypersensitive to cadmium and do not synthesize phytochelatins // Plant Physiol. 2000. V. 123. P. 1029–1036.

Jalil A., Selles E., Clarke J.M. Effect of cadmium on growth and uptake of cadmium and other elements by durum wheat // J. Plant Nutr. 1994. V. 17. P. 1839–1858.

Jemal F., Didierjean L., Ghrir R., Ghorbal M.H., Burkard G. Characterization of cadmium binding peptides from pepper (*Capsium annuum*) // Plant Sci. 1998. V. 137. P. 143–154.

Jentschke G., Godbold D.L. Metal toxicity and ectomycorrhizas // Physiol. Plant. 2000. V. 109. P. 107–116.

Jiang W., Liu D., Hou W. Hyperaccumulation of lead by roots, hypocotyls and shoots of *Brassica juncea* // Biol. Plant. 2000. V 43, N 4. P. 603–606.

John M.R. Interrelationships between plant cadmium and uptake of some other elements from culture solutions by oats and lettuce // Environ. Pollut. 1976. V. 11. P. 85–95.

Jordan M.J. Effect of zinc smelter emissions and fire on a chestnut – oak woodland // Ecology. 1975. V. 56, N 1. P. 78–91.

Kačabová P., Nátr L. Effect of lead on growth characteristics and chlorophyll content in barley seedlings // Photosynthetica. 1986. V. 20, N 4. P. 411–417.

Kannan S. Mechanisms of foliar uptake of plant nutrients: accomplishments and prospects // J. Plant Nutr. 1980. V. 2, N 6. P. 717–735.

Kannan S., Keppler H. Absorption and transport of Pb^{2+} in young pea seedlings // Z. Naturforsch. 1976. V. 31, N 7–8. P. 393–396.

Kaplan D., Heimer Y.M., Abeliovich A., Goldbrought P.B. Cadmium toxicity and resistance in *Chlorella sp.* // Plant Sci. 1995. V. 109, N 2. P. 129–137.

Kärenlampi S., Schat H., Vangronsveld J., Verkleij J.A.C., van der Lelie D., Mergeay M., Tervahauta A.I. Genetic engineering in the improvement of plants for phytoremediation of metal polluted soils // Environ. Pollut. 2000. V. 107. P. 225–231.

Kastori R., Petrovič M., Petrovič N. Effect of excess lead, cadmium, copper and zinc on water relations in sunflower // J. Plant Nutr. 1992. V. 15. P. 2427–2439.

Kawashima I., Inokuchi Y., Chino M., Kimura M., Shimizu N. Isolation of a gene for metallothionein-like protein from soybean // Plant Cell Physiol. 1991. V. 32. P. 913–916.

Kennedy C.D., Gonsalves F.A.N. The action of divalent zink, cadmium, mercury, copper and lead on the trans-root potential and H^+ efflux of excised roots // J. Exp. Bot. 1987. V. 38. P. 800–817.

Kessler A., Brand M.D. The mechanism of the stimulation of state 4 respiration by cadmium in potato tuber (*Solanum tuberosum*) mitochondria // Plant Physiol. Biochem. 1995. V. 33. P. 519–528.

Kevrešan S., Kiršek S., Kandrač J., Petrovič N., Kelemen Dj. Dynamics of cadmium distribution in the intercellular space and inside cell in soybean roots, stems and leaves // Boil. Plant. 2003. V. 46, N 1. P. 85–88.

Khan D.I., Duckett J.G., Frankland B., Kirkham J.B. An X-ray microanalytical study of distribution of cadmium in roots of *Zea mays* L. // Plant Physiol. 1984. V. 115. P. 19–28.

Khudsar T., Mahmooduzzafar, Iqbal M. Cadmium-induced changes in leaf epidermis, photosynthetic rate and pigment concentrations in *Cajanus cajan* // Biol. Plant. 2001. V. 44, N 1. P. 59–64.

Khudsar T., Mahmooduzzafar, Iqbal M., Sairam R.K. Zinc-induced changes in morpho-physiological and biochemical parameters in *Artemisia annua* // Biol. Plant. 2004. V. 48, N 2. P. 255–260.

Khurana N., Singh M.V., Chatterjee C. Copper stress alters physiology and deteriorates seed quality of rapeseed // J. Plant. Nutr. 2006. V. 29, N 1. P. 93–101.

Kim Y.-Y., Yang Y.-Y., Lee Y. Pb and Cd uptake in rice roots // Physiol. Plant. 2002. V. 116. P. 368–372.

Kim C.-G., Bell J.N.B., Power S.A. Effect of soil cadmium on *Pinus sylvestris* L. seedlings // Plant Soil. 2003. V. 257. P. 443–449.

Kinght B., Zhao E.J., McGrath S.P., Shen Z.G. Zinc and cadmium uptake by the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* in contaminated soils and its effects on the concentration and chemical speciation of metal in soil solution // Plant Soil. 1997. V. 197. P. 71–78.

Klapheck S., Flienger W., Zimmer I. Hydroxymethyl-phytochelatin [(γ-

glutamylcysteine)_n-serine)] are metal-induced peptides of the Poaceae // Plant Physiol. 1994. V. 104. P. 1325–1332.

Klapheck S., Schlunz S., Bergmann L. Synthesis of phytochelatins and homo-phytochelatins in *Pisum sativum* L. // Plant Physiol. 1995. V. 107. P. 515–521.

Kneer R., Zenk M.H. Phytochelatins protect plant enzymes from heavy metal poisoning // Phytochem. 1992. V. 31. P. 2663–2667.

Kondo N., Imai K., Isobe M., Goto T., Murasugi A., Wada-Nakagawa C., Yayashi Y. Cadystin A and B, major unit peptides comprising cadmium binding peptides induced in a fission yeast – separation, revision of structures and synthesis // Tetrahedron Lett. 1984. V. 25. P. 3869–3872.

Kosobrukhov A., Knyazeva I., Mudrik V. *Plantago major* plants responses to increase content of lead in soil: Growth and photosynthesis // Plant Growth Regul. 2004. V. 42. P. 145–151.

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.

Krämer U. Cadmium for all meals – plants with an unusual appetite // New Phytol. 2000. V. 145. P. 1–5.

Krämer U., Cotter-Howells J.D., Charnock J.M., Baker A.J.M., Smith J.A.C. Free histidine as a metal chelator in plants that accumulate nickel // Nature. 1996. V. 379. P. 635–638.

Krämer U., Smith R.D., Wenzel W.W., Raskin I., Salt D.E. The role of metal transport and tolerance in nickel hyperaccumulation by *Thlaspi goesingense* Halacsy // Plant Physiol. 1997. V. 115. P. 1641–1650.

Krämer U., Pickering I.J., Prince R.C., Raskin I., Salt D.E. Subcellular localization and speciation of nickel in hyper-accumulator and non-hyperaccumulator *Thlaspi* species // Plant Physiol. 2000. V. 122. P. 1343–1353.

Krupa Z. Cadmium-induced changes in the composition and structure of the light-harvesting chlorophyll a/b protein complex II in radish cotyledons // Physiol. Plant. 1988. V. 73. P. 518–524.

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.

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., Öquist G., Huner N.P.A. The effect of cadmium on photosynthesis of *Phaseolus vulgaris* – a fluorescence analysis // Physiol. Plant. 1993. V. 88. P. 626–630.

Kuboi N., Noguchi A., Yazaki J. Family-dependent cadmium accumulation characteristics in higher plants // Plant Soil. 1986. V. 92. P. 405–415.

Kumar V., Yadav D.V., Yadav D.S. Effect of nitrogen sources and copper levels on yield, nitrogen and copper contents of wheat (*Triticum aestivum* L.) // Plant Soil. 1990. V. 126. P. 79–83.

Kumar N. P.B.A., Dushenkov V., Motto H., Raskin I. Phytoextraction: the use of plants to remove heavy metals from soils // Environ. Sci. Technol. 1995. V. 29. P. 1232–1238.

Küpper H., Zhao F.J., Mc Grath S.P. Cellular compartmentation of zinc in leaves of the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* // Plant Physiol. 1999. V. 119. P. 305–311.

Küpper H., Lombi E., Zhao F.J., McGrath S.H. Cellular compartmentation of cadmium and zinc in relation to other elements in hyperaccumulator *Arabidopsis halleri* // Planta. 2000. V. 212. P. 75–84.

Küpper H., Lombi E., Zhao F.J., Wieshammer G., McGrath S.H. Cellular compartmentation of nickel in the hyperaccumulators *Alyssum lesbiacum*, *Alyssum bertolonii* and *Thlaspi goesingense* // J. Exp. Bot. 2001. V. 52, N 365. P. 2291–2300.

Lamoreaux R.J., Chaney W.R. The effect of cadmium on net photosynthesis, transpiration and dark respiration of excised silver maple leaves // Physiol. Plant. 1978. V. 4, N 3. P. 231–236.

Lane B., Kajoika R., Kennedy R. The wheat-germ Ec protein is zinc-containing metallothionein // Biochem. Cell Biol. 1987. V. 65. P. 1001–1005.

Lane S.D., Martin E.S., Garrod J.F. Lead toxicity effects on indole-3-acetic acid induced cell elongation // Planta. 1978. V. 144, N 1. P. 79–84.

Lane S.D., Martin E.S. An ultrastructural examination of lead localization in germinating seeds of *Raphanus sativus* // Z. Pflanzenphysiol. 1982. V. 107. S. 33–40.

Lasat M.M., Baker A.J.M., Kochian L.V. Physiological characterization of root Zn^{2+} absorption and translocation to shoots in Zn hyperaccumulator and nonaccumulator species of *Thlaspi* // Plant Physiol. 1996. V. 112. P. 1715–1722.

Lasat M.M., Pence N.S., Garvin D.F., Ebbs S.D., Kochian L.V. Molecular physiology of zinc transport in the Zn hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* // J. Exp. Bot. 2000. V. 51. P. 71–79.

Leblova S., Mucha A., Spirhanzlova E. Compartmentation of cadmium, copper, lead, and zinc in seedlings of maize (*Zea mays* L.) and induction of metallothionein // Biologia (Bratislava). 1986. V. 41. P. 777–785.

Lee K.C., Cunningham B.A., Paulsen G.M., Liang G.N., Moore R.B. Effect of cadmium on respiration rate and activities of several enzymes in soybean seedlings // Physiol. Plant. 1976. V. 36. P. 4–6.

Lee S., Moo J.S., Domier L.L., Korban S.S. Molecular characterization of phytochelatin synthase expression in transgenic *Arabidopsis* // Plant Physiol. Biochem. 2002. V. 40. P. 727–733.

Levitt J. Responses of plants to environmental stresses. V.2. Acad. Press. 1980. 606 p.

Leita L., De Nobili M., Cesco C., Mondini C. Analysis of intercellular cadmium forms in roots and leaves of bush bean // J. Plant Nutr. 1996. V. 19. P. 527–533.

Li E.H., Miles C.D. Effects of cadmium on photoreaction II of chloroplasts // Plant Sci. Lett. 1975. N 5. P. 33–40.

Lidon F.C., Henriques F.S. Oxygen metabolism in higher plant chloroplasts // Photosynthetica. 1993. V. 29. P. 249–279.

Lin C.-Y., Chen Y.-M., Key J.L. Solute leakage in soybean seedlings under various heat shock regimes // Plant Cell Physiol. 1985. V. 26. P. 1493–1498.

Liso R., Calabrese G., Bintoni M.B., Arrigoni O. Responship between ascorbic acid and cell division // Exp. Cell Res. 1984. V. 150. P. 314–320.

Little P.E. A study of heavy metal contamination of leaf surfaces // Environ. Pollut. 1973. V. 5, N 3. P. 159–172.

Little P.E., Martin M.N. A survey of zink, lead and cadmium in soil and natural vegetation around a smelting complex // Environ. Pollut. 1972. V. 3, N 3. P. 241–254.

Liu D., Jiang W., Gao X. Effects of cadmium on root growth, cell division and nucleoli in root tip cells of garlic // Biol. Plant. 2003/4. V. 47, N 1. P. 79–83.

Liu J., Li K., Xu J., Zhang Z., Ma T., Lu X., Yang J., Zhu Q. Lead toxicity, uptake, and translocation in different rice cultivars // Plant Sci. 2003. V. 165. P. 793–802.

Lombi E., Zhao F.J., Dunham S.J., McGrath S.P. Cadmium accumulation in population of *Thlaspi caerulescens* and *Thlaspi goesingense* // New Phytol. 2000. V. 145. P. 11–20.

Lombi E., Zhao F.J., McGrath S.P., Young S.D., Saccahi G.A. Physiological evidence for a high-affinity cadmium transporter highly expressed in *Thlaspi caerulescens* ecotype // New Phytol. 2001. V. 149. P. 53–60.

Long X.X., Yang X.E., Ni W.Z. Advance and perspectives in technologies for remediation of heavy metal polluted soils // Chinese J. Appl. Ecol. 2002. V. 13. P. 757–762.

Lozano-Rodríguez E., Hernander L.E., Bonay P., Carpena-Ruiz R.O. Distribution of cadmium in shoot and root tissues of maize and pea plants: physiological disturbances // J. Exp. Bot. 1997. V. 48. P. 123–128.

Lucero H., Andreo C., Vallejos R.H. Sulphydryl groups in photosynthetic energy conservation. III. Inhibition of photophosphorylation in spinach chloroplasts by CdCl_2 // Plant Sci Lett. 1976. P. 309–313.

Luo Y.M., Christie P., Baker A.J.M. Soil solution Zn and pH dynamics in non-rhizosphere of *Thlaspi caerulescens* grown in a Zn/Cd contaminated soil // Chemosphere. 2000. V. 41. P. 161–164.

Ma M., Lau P.-S., Jia Y.-T., Tsang W.-K., Lam S.K.S., Tam N.F.Y., Wong Y.-S. The isolation and characterization of Type 1 metallothionein (MT) cDNA from a heavy-metal-tolerant plant, *Festuca rubra* cv. Merlin // Plant Sci. 2003. V. 164. P. 51–60.

Macnair M.R. The genetics of metal tolerance in vascular plants // New Phytol. 1993. V. 124. P. 541–559.

Macnair M.R. Life history variation in *Thlaspi caerulescens* // New Phytol. 2007. V. 173. P. 6–8.

Macnair M.R., Bert V., Huitson S.B., Samitou-Laprade P., Petit D. Zinc tolerance and hyperaccumulation are genetically independent characters // Proc. Royal Soc. Lond. Ser. B. 1999. V. 266. P. 2175–2179.

Maksymiec W. Effect of copper on cellular processes in higher plants // Photosynthetica. 1997. V. 34, N 3. P. 321–342.

Maksymiec W., Bednara J., Baszynski T. Responses of runner bean plants to excess copper as a function of plant growth stages: effects on morphology and structure of primary leaves and their chloroplast ultrastructure // Photosynthetica. 1995. V. 31, N 3. P. 427–435.

Maksymiec W., Russa R., Urbanik-Sypniewska T., Baszyński T. Changes in acyl lipid and fatty acid composition in thylakoids of copper non-tolerant spinach exposed to excess copper // J. Plant Physiol. 1992. V. 140. P. 52–55.

Malabica R. Accumulation of heavy metals in plants grown in industrial areas // Indian. Biol. 1990. V. 22, N 2. P. 33–38.

Mari S., Gendre D., Pianelli K., Ouerdane L., Lobinski R., Briat J.-F., Lebrun M., Czernic P. Root-to-shoot long-distance circulation of nicotianamine and nicotianamine-nickel chelates in the metal hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* // J. Exp. Bot. 2006. V. 57, N 15. P. 4111–4122.

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* // Pers. J. Plant Physiol. 1997. V. 150. P. 173–177.

Maxwell K., Johnson G.N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide // J. Exp. Bot. 2000. V. 51, N 345. P. 659–668.

McGrath S.P., Shen Z.G., Zhao F.J. Heavy metal uptake and chemical changes in rhizosphere in *Thlaspi caerulescens* and *Thlaspi ochroleucum* grown in contaminated soils // Plant Soil. 1997. V. 188. P. 153–159.

McGrath S.P., Zhao F.J., Lombi E. Phytoremediation of metals, metalloids and radionuclides // Adv. Agron. 2002. V. 75. P. 1–56.

Meharg A.A. Mechanisms of plant resistance to metal and metalloid ions and potential biotechnological applications // *Plant Soil*. 2005. V. 274. P. 163–174.

Meharg A.A., Macnair M.R. An altered phosphate uptake system in arsenate-tolerant *Holcus lanatus* // *New Phytol*. 1990. V. 116. P. 29–35.

Mendoza-Cózalt D.G., Moreno-Sánchez R. Cd²⁺ transport and storage in the chloroplast of *Euglena gracilis* // *Biochim. Biophys. Acta* 2005. V. 1706. P. 66–97.

Merrington G., Alloway B. J. The flux of Cd, Cu, Pb and Zn in mining polluted soils // *Water Air Soil Pollut.* 1994. V. 73. P. 333–344.

Metwally A., Safronova V.I., Belimov A.A., Dietz K.J. Genotypic variation of response to cadmium toxicity in *Pisum sativum* L. // *J. Exp. Bot.* 2005. V. 56, N. 409. P. 1267–179.

Meuwly P., Rauser W. E. Alternation of thiol pools in roots and shoots of maize seedlings exposed to Cd // *Plant Physiol.* 1992. V. 99. P. 8–15.

Miller R.J., Bittell J.E., Koeppel D.E. The effect of cadmium on electron and energy transfer reactions in corn mitochondria // *Physiol. Plant.* 1973. V. 28. P. 166–171.

Misra A., Ramani S. Inhibition of iron absorption by zinc induced Fe-deficiency in Japanese mint // *Acta Physiol. Plant.* 1991. V. 13. P. 37–42.

Mohanty N., Vass I., Demeter S. Copper toxicity affects photosystem II electron transport at the secondary quione acceptor QB // *Plant Physiol.* 1989. V. 90. P. 175–179.

Molas J. Changes in morphological and anatomical structure of cabbage (*Brassica oleracea* L.) outer leaves and in ultrastructure of their chloroplasts caused by an *in vitro* excess of nickel // *Photosynthetica*. 1997. V. 34, N 4. P. 513–522.

Molas J. Changes of chloroplast ultrastructure and total chlorophyll concentration in cabbage leaves caused by excess of organic Ni (II) complex // *Environ. Exp. Bot.* 2002. V. 47. P. 115–126.

Monnet F., Vaillant N., Vernay P., Coudret A., Sallanon H., Himi A. Relationship between PSII activity, CO₂ fixation, and Zn, Mn and Mg contents of *Lolium perenne* under zinc stress // *J. Plant Physiol.* 2001. V. 158. P. 1137–1144.

Moral R., Palacios G., Gomez I., Navarro-Pedreno J., Mataix J. Distribution and accumulation heavy metals (Cd, Ni and Cr) in tomato plant // *Eresenius Environ. Bull.* 1994. V. 3. P. 395–399.

Morel J.L., Mench M., Guckert A. Measurement of Pb²⁺, Cu²⁺ and Cd²⁺ binding with mucilage exudates from maize (*Zea mays* L.) roots // *Biol. Fertil. Soils*. 1986. V. 2. P. 29–34.

Murphy A., Taiz L. Comparison of metallothionein gene expression and nonprotein thiols in ten *Arabidopsis thaliana* // *Plant. Physiol.* 1995. V. 109. P. 945–954.

Murphy A., Zhou J., Goldsbrough P.B., Taiz L. Purification and immunological identification of metallothioneins 1 and 2 from *Arabidopsis thaliana* // Plant. Physiol. 1997. V. 113. P. 1293–1301.

Myśliwa-Kurdziel B., Strzałka K. Influence of Cd(II), Cr(VI) and Fe(III) on early steps of deetiolation process in wheat: fluorescence spectral changes of protochlorophyllide and newly formed chlorophyllide // Agr. Ecosys. Environ. 2004. V. 106. P. 199–207.

Nakasawa R., Kato H., Kameda Y., Takenada H. Optimum assay conditions of the activity of phytochelatin synthase from tobacco cells // Biol. Plant. 2002. V. 45, N 2. P. 311–313.

Nagel K., Adelmeier U., Voigt J. Subcellular distribution of cadmium in the unicellular green alga *Chlamydomonas reinhardtii* // J. Plant Physiol. 1996. V. 149. P. 86–90.

Navari-Izzo F., Quartacci M.C. Phytoremediation of metals // Minerva Siotech. 2001. V. 13. P. 73–83.

Navas P., Villalba J.M., Cordoba F. Ascorbate function at the plasma membrane // Biochim. Biophys. Acta. 1994. V. 1197. P. 1–13.

Neumann D., Lichtenberger O., Gunther D., Tschiersch K., Nover L. Heat-shock proteins induce heavy-metal tolerance in higher plants // Planta. 1994. V. 194. P. 360–367.

Neumann D., Nieden U.Z., Lichtenberger O., Leopold I. How does *Armeria maritima* tolerate high heavy metal concentrations? // J. Plant Physiol. 1995. V. 146. P. 704–717.

Nicholson F.A., Jones K.C., Johnston A.E. Effect of phosphate fertilizers and atmospheric deposition on long-term changes in the cadmium content of soils and crops // Environ. Sci. Technol. 1994. V. 28. P. 2170–2175.

Nishizono H., Kubota K., Suzuki S., Ishii F. Accumulation of heavy metals in cell walls of *Polygonum cuspidatum* roots from metalliferous habitats // Plant Cell Physiol. 1989. V. 30. P. 595–598.

Noret N., Meers P., Poschenrieder C., Barceló J., Escarre J. Palatability of *Thlapsi caerulescens* for snails: influence of zinc and glucosinolates // New Phytol. 2005. V. 165. P. 763–771.

Norwell W.A., Welch R.M., Adams M.L., Kochian L.V. Reduction of Fe(III), Mn(III), and Cu(II) chelates by roots of pea (*Pisum sativum* L.) or soybean (*Glycine max*) // Plant Soil. 1993. V. 155/156. P. 123–126.

Nováková M., Matějová E., Šofrová D. Cd²⁺ effect on photosynthetic apparatus in *Synechococcus elongatus* and spinach (*Spinacia oleracea* L.) // Photosynthetica. 2004. V. 42, N 3. P. 425–430.

Nrragu J.O. The biogeochemistry of lead in the environment. Amsterdam: Elsevier, 1978. 154 p.

Okumura N., Nishizawa N.K., Umehara Y., Mori S. An iron deficiency-

specific cDNA from barley roots having 2 homologous cystein-rich MT domains // Plant Mol. Biol. 1991. V. 17. P. 531–533.

Ortiz D.F., Ruscitti T., McCue K.F., Ow D.W. Transport of metal-binding peptides by HMT1, a fission yeast ABC-type vacuolar membrane protein // J. Biol. Chem. 1995. V. 270. P. 4721–4728.

Orzech K.A., Burke J.J. Heat shock and the protection against metal toxicity in wheat leaves // Plant Cell Environ. 1988. V. 11. P. 711–714.

Ouzounidou G. The use of photoacoustic spectroscopy in assessing leaf photosynthesis under copper stress: correlation of energy storage to photosystem II fluorescence parameters and redox change of P700 // Plant Sci. 1996. V. 113. P. 229–237.

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, N 2. P. 154–160.

Pacyna J.M. Atmospheric trace elements from natural and anthropogenic sources // Adv. Environ. Sci. Technol. 1986. V. 17. P. 33–52.

Pacyna J.M., Hanssen D.E. Emission and long-range transport of trace-elements in Europe // Tellus. 1984. V. 36, № 3. P. 163–178.

Padmaja K., Prasad D.P.K., Prasad A.R.K. Inhibition of chlorophyll synthesis in *Phaseolus vulgaris* L. Seedlings by cadmium acetate // Photosynthetica. 1990. V. 24, N 3. P. 399–405.

Page V., Feller U.R.S. Selective transport of zinc, manganese, nickel, cobalt and cadmium in the root system and transfer to the leaves in young wheat plants // Ann. Bot. 2005. V. 96. P. 425–434.

Palmer E.F., Warwick F., Keller W. Brassicaceae (Cruciferae) family, plant biotechnology and phytoremediation // Int. J. Phytorem. 2001. V. 3. P. 245–287.

Panda S.K., Chaudhury I., Khan M.N. Heavy metals induce lipid peroxidation and affect antioxidants in wheat leaves // Biol. Plant. 2003. V. 46, N 2. P. 289–294.

Pätsikkä E., Aro E.-M., Tyystjärvi E. Mechanism of copper-enhanced photoinhibition in thylakoid membranes // Physiol. Plant. 2001. V. 113. P. 142–150.

Pearson C., Kirkham K. Water relation of wheat cultivars grown with cadmium // J. Plant. Nutr. 1981. V. 3. P. 309–318.

Pelosi P., Fiorentini R., Galoppini C. On the nature of nickel compounds in *Alyssum bertolonii* Desv. // Agric. Biol. Chem. 1976. V. 40. P. 1641–1642.

Pence N.S., Larsen P.B., Ebbs S.D., Letham D.L.D., Lasat M.M., Garvin D.F., Eide D., Kovchian L.V. The molecular physiology of heavy metal transport in the Zn/Cd hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2000. V. 97. P. 4956–4960.

Perfus-Barbeoch L., Leonhardt N., Vavasasseur 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.

Persans M.W., Nieman K., Salt D.E. Functional activity and role of cation-efflux family members in Ni hyperaccumulation in *Thlaspi goesingense* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2003. V. 98. P. 9995–10000.

Persans M.W., Yan X., Patnoe J.-M.M.L., Krämer U., Salt D.E. Molecular dissection in the role of histidine in nickel hyperaccumulation in *Thlaspi goesingense* (Hálácsy) // *Plant Physiol.* 1999. V. 121. P. 1117–1126.

Peterson P.J. Metals and micronutrients: uptake and utilization by plants. L.: Academ. Press, 1983. 51 p.

Petit C.M., Van de Geijn S.C. In vivo measurement of cadmium transport and accumulations in the stems of intact tomato plants // *Planta.* 1978. V. 138, N 2. P. 137–143.

Picchioni G.A., Weinbaum S.A., Brown P.H. Retention and the kinetics of uptake and export of foliar-applied, labeled boron by apple, pear, prune, and sweet cherry leaves // *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1995. V. 120. P. 28–35.

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.

Polar E. Variations in zinc content of subcellular fractions from young and old roots, stems and leaves of broad bean (*Vicia faba*) // *Physiol. Plant.* 1976. V. 38. P. 159–165.

Pollard A., Baker A.J.M. Quantitative genetics zinc hyperaccumulation of *Thlaspi caerulescens* // *New Physiol.* 1996. V. 132. P. 113–118.

Popelka J.C., Schubert S., Schuiz R., Hansen A.P. Cadmium uptake and translocation during reproductive development of peanut (*Arachis hypogaea* L.) // *Angew. Bot.* 1996. V. 70. P. 140–143.

Poschenrieder C., Barceló J. Water relation in heavy metals stressed plants. // *Heavy Metal Stress in Plants. From Molecules to Ecosystems.* Berlin – Heidelberg – New York: Springer-Verlag, 1999. P. 207–231.

Poschenrieder C., Gunse B., Barceló 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.

Powell M.J., Davies M.S., Francis D. The influence of Zinc on the cell cycle in the root meristem of a zinc-tolerant and a non-tolerant cultivar of *Festuca rubra* L. // *New Phytol.* 1986. V. 102. P. 419–428.

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

Prasad M.N.V., Malec P., Waloszek A., Bojko M., Strzałka K. Physiological responses of *Lemna trisulca* L. (duckweed) to cadmium and copper bioaccumulation // Plant Sci. 2001. V. 161. P. 881–889.

Prasad K.V.S.K., Saradhi P.P., Sharmila P. Concerted action of antioxidant enzymes and curtailed growth under zinc toxicity in *Brassica juncea* // Env. Exp. Bot. 1999. V. 42, N 1. P. 1–10.

Price D., Joshi J.M. Ferritin: a zinc detoxicant and a zinc ion donor // Proc. Natl. Acad. Sci. 1982. V. 79. P. 3116–3119.

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.

Ramos J., Clemente M.R., Naya L., Loscos J., Pérez-Rontomé C., Sao S., Tabata S., Becana M. Phytochelatin synthases of the model legume *Lotus japonicus*. A small multigene family with differential response to cadmium and alternatively spliced variants // Plant Physiol. 2007. V. 143. P. 1110–1118.

Raskin I., Smith R.D., Salt D.E. Phytoremediation of metals: using plants to remove pollutants from the environment // Curr. Opin. Biotechnol. 1997. V. 8. P. 221–226.

Rauser W.E. Compartmental efflux analysis and removal of extracellular cadmium from roots // Plant Physiol. 1987. V. 85. P. 62–65.

Rauser W.E. Phytochelatins // Annu. Rev. Biochem. 1990. V. 59. P. 61–86.

Rauser W.E. Phytochelatins and related peptides. Structure, biosynthesis and function // Plant Physiol. 1995. V. 109. P. 1141–1149.

Rauser W.E. Structure and function of metal chelators produced by plants // Cell Biochem. Biophys. 1999. V. 31. P. 19–48.

Reboredo F. Interaction between copper and zinc and their uptake by *Halimione portulacoides* (L.) // Aellen. Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1994. V. 52. P. 598–605.

Reddy G.N., Prasad M.N.V. Characterization of cadmium binding protein from *Scenedesmus quadricauda* and Cd toxicity reversal by phytochelatin constituting amino acids and citrate // J. Plant Physiol. 1992. V. 140, N 2. P. 156–162.

Reese R.N., Roberts L.W. Effect of cadmium on whole cell and mitochondrial respiration in tobacco cell suspension cultures (*Nicotiana tabacum* L.) // J. Plant Physiol. 1985. V. 120, N 2. P. 123–130.

Reese R.N., Wagner G.J. Properties of tobacco (*Nicotiana tabacum*) cadmium-binding peptide(s) // Biochem. J. 1987. V. 241. P. 641–647.

Reese R.N., White C.A., Winge D.R. Cadmium sulfide crystallites in Cd-(γ -EC)_nG peptide complexes from tomato // Plant Physiol. 1992. V. 98. P. 225–229.

Robinson B.H., Evans I.M., Cheeks C., Jackson P.J. Plant metallothioneins // Biochem. J. 1993. V. 295. P. 1–10.

Robinson N.J., Wilson J.R., Turner J.S. Expression of the type 2 metallothionein-like gene MT2 from *Arabidopsis thaliana* in Zn(2+)-metallothionein-deficient *Synechococcus* PCC 7942: putative role for MT2 in Zn²⁺ metabolism // Plant Mol. Biol. 1996. V. 30. P. 1169–1179.

Robinson B.H., Leblanc M., Petit D., Brooks R.R., Kurkman J.H., Gregg P.E. The potential of *Thlaspi caerulescens* for phytoremediation contaminated soils // Plant Soil. 1998. V. 203. P. 47–56.

Romanowska E., Igamberdiev A.V., Parys E., Gardeström P. Stimulation of respiration by Pb²⁺ in detached leaves and mitochondria of C3 and C4 plants // Physiol. Plant. 2002. V. 116, N 2. P. 148–154.

Saber N.E., Abdel-Moneim A.M., Barakat S.Y. Role of organic acids in sunflower tolerance to heavy metals // Biol. Plant. 1999. V. 42, N 1. P. 65–73.

Sagner S., Kneer R., Wanner G., Cosson J.P., Deus-Neumann B., Zenk M.H. Hyperaccumulation, complexation and distribution of nickel in *Sebertia acuminata* // Phytochemistry. 1998. V. 47. P. 339–347.

Salt D.E., Wagner G.J. Cadmium transport across tonoplast vesicles from oat roots: evidence for Cd²⁺/H⁺ antiport activity // J. Biol. Chem. 1993. V. 268. P. 12297–12302.

Salt D.E., Rauser W.E. MgATP-dependent transport of phytochelatin across the tonoplast of oat roots // Plant Physiol. 1995. V. 107. P. 1293–1301.

Salt D.E., Smith R.D., Raskin I. Phytoremediation // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1998. V. 49. P. 643–668.

Salt D.E., Prince R.C., Pickering I.J., Raskin I. Mechanisms of cadmium mobility and accumulation in Indian Mustard // Plant Physiol. 1995. V. 109. P. 1427–1433.

Salt D.E., Prince R.C., Baker A.J.M., Raskin I., Pickering I.J. Zinc ligands in the metal hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* as determined using X-ray spectroscopy // Environ. Sci. Technol. 1999. V. 33. P. 713–717.

Salt D.E., Blaylock M., Kumar P.B.A.N., Dushenkov V., Ensley B.D., Chet I., Raskin I. Phytoremediation: a novel strategy for the removal of toxic metals from environment using plants // Biotechnology. 1996. V. 13. P. 468–474.

Sandalio L.M., Dalurzo H.C., Gomes M., Romero-Puertas M.C., del Rio L.A. Cadmium-induced changes in the growth and oxidative metabolism of pea plants // J. Exp. Bot. 2001. V. 52, N 364. P. 2115–2126.

Sanità di Toppi L., Gabbrielli R. Response to cadmium in higher plants // Environ. Exp. Bot. 1999. V. 41. P. 105–130.

Sarret G., Saumitow-Laprade P., Bert V., Proux O., Hazemann J.L., Traverse A.S., Marcus M.A., Manceau A. Forms of zinc accumulated in the hyperaccumulator *Arabidopsis halleri* // Plant Physiol. 2002. V. 130. P. 1815–1826.

Sauerheck D., Rictz E. Zur cadmiumbelastung von Mineraldüngen in Abhängigkeit von Rohstoff und Herstellungsverfahren // Landwirt. Forsch. 1981. V. 37. P. 685–696.

Schat H., Sharma S.S., Vooijs R. Heavy metal-induced accumulation of free proline in a metal-tolerant and a nontolerant ecotype of *Silene vulgaris* // Physiol. Plant. 1997. V. 101. P. 477–482.

Schat H., Llugany M., Vooijs R., Hartley-Whitaker J., Bleeker P.A. The role of phytochelatins in constitutive and adaptive heavy metal tolerances in hyperaccumulator and non-hyperaccumulator metallophytes // J. Exp. Bot. 2002. V. 53, N 379. P. 2381–2392.

Schoefs B., Franck F. Photochlorophyllide reduction: Mechanisms and evolution // Photochem. Photobiol. 2003. V. 78. P. 543–557.

Schreiber U., Bilger W., Neubauer C. Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis // Ecophysiology of photosynthesis. Berlin: Ecological Studies, 1994. V. 100. P. 49–70.

Schützendübel A., Polle A. Plant responses to abiotic stresses: heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization // J. Exp. Bot. 2002. V. 53, N 372. P. 1351–1365.

Senden M.H.M.N., Van Paassen F.J.M., Van der Meer A.J.G.M., Wolterbeek H.T. Cadmium–citric acid– xylem cell wall interactions in tomato plants // Plant Cell Environ. 1992. V. 15. P. 71–79.

Šeršeň F., Králová K. New facts about CdCl₂ action on the photosynthetic apparatus of spinach chloroplasts and its comparison with HgCl₂ action // Photosynthetica. 2001. V. 39. P. 575–580.

Severne B.C. Nickel accumulation by *Hybanthus floribundus* // Nature. 1974. V. 248. P. 807–808.

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, N. 2. P. 189–196.

Sharma P., Dubey R.S. Lead toxicity in plants // Bras. J. Plant Physiol. 2005. V. 17, N 1. P. 35–52.

Shen Z.G., Zhao F.J., Mc Grath S.P. Uptake and transport of zinc in the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* and non-hyperaccumulator *Thlaspi ochroleucum* // Plant Cell Environ. 1997. V. 20. P. 898–906.

Sheoran I.S., Singal H.R., Singh R. Effect of cadmium and nickel on photosynthesis and enzymes of the photosynthetic carbon reduction cycle in pigeon pea (*Cajanus cajan* L.) // Photosynth. Res. 1990. V. 23. P. 345–351.

Shioli Y., Tamai H., Sasa T. Inhibition of photosystem II in the green alga *Ankistrodesmus falcatus* by copper // *Phytology*. 1978. V. 44. P. 434–438.

Sidhy A.S., Randhava N.S. Effect of a high level of magnesium on the absorption of zinc by wheat seedlings and its translocation in them // *J. Res. Pujab Agr. Univ.* 1979. V. 16, N 4. P. 467–469.

Siedlecka A. Some aspects of interactions between heavy metals and plant mineral nutrients // *Acta Soc. Bot. Pol.* 1995. V. 64, N 3. P. 262–272.

Siedlecka A., Baszynski T. Inhibition of electron flow around photosystem I in chloroplasts of Cd-treated maize plants is due to Cd-induced iron deficiency // *Physiol. Plant.* 1993. V. 87. P. 199–202.

Siedlecka A., Krupa Z. Interaction between cadmium and iron and its effects on photosynthetic capacity of primary leaves of *Phaseolus vulgaris* // *Plant Physiol. Biochem.* 1996. V. 35. P. 951–957.

Siedlecka A., Krupa Z. Cd/Fe interaction in higher plants – its consequences for the photosynthetic apparatus // *Photosynthetica*. 1999. V. 36, N 3. P. 321–331.

Siedlecka A., Samuelsson G., Garderström P., Kleczkowski L.A., Krupa Z. The «activatore model» of plant response to moderate cadmium stress – relationship between carbonic anhydrase and Rubisco // *Photosynthesis: Mechanisms and Effects*. Dordrecht – Boston – London: Kluwer Academic Publ., 1998. Vol. IV. P. 2677–2680.

Silver S. Bacterial resistance to toxic metal ions – a review // *Gene*. 1996. V. 179. P. 9–19.

Skórzyńska-Polit E., Baszyński T. The changes in PS II complex polypeptides under cadmium treatment – are they of direct or indirect nature? // *Acta Plant Physiol.* 1991. V. 138. P. 454–459.

Skórzyńska-Polit E., Baszyński T. Differences in sensitivity of the photosynthetic apparatus in Cd-stressed runner bean plants in relation to their age // *Plant Sci.* 1997. V. 128, N 1. P. 11–21.

Smilde K.W., Van Luit B., Van Driel W. The extraction by soil and absorption by plants of applied zinc and cadmium // *Plant Soil*. 1992. V. 143. P. 233–238.

Smýkalová I., Zámečnicková B. The relationship between salinity and cadmium stress in barley // *Biol. Plant*. 2003. V. 46, N 2. P. 269–273.

Snowden K.C., Gardner R.C. 5 genes induced by aluminium in wheat (*Triticum aestivum* L.) roots // *Plant Physiol.* 1993. V. 103. P. 855–861.

Somashekaraiyah B.V., Padmaja K., Prasad A.R.K. Phytotoxicity of cadmium ions on germinating seedlings of mung bean (*Phaseolus vulgaris*): involvement of lipid peroxides in chlorophyll degradation // *Physiol. Plant.* 1992. V. 85. P. 85–89.

Souza J.F., Rauser W.E. Maize and radish sequester excess cadmium and zinc in different ways // Plant Sci. 2003. V. 165. P. 1009–1022.

Steffens J.C. The heavy metal-binding peptides of plants // Annu. Rev. Plant Physiol. 1990. V. 41. P. 553–575.

Stiborova M., Doubravova M., Brezninova 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.

Stiborova M., Doubravova M., Brezninova 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.

Stobart A.K., Griffiths W.T., Ameen-Bukhari I., Sherwood R. P. The effect of Cd²⁺ on the biosynthesis of chlorophyll in leaves of barley // Physiol. Plant. 1985. V. 63. P. 293–298.

Stolt J.P., Sneller F.E.C. Bryngelsson T., Lundborg T., Schat H. Phytochelatin and cadmium accumulation in wheat // Env. Exp. Bot. 2003. V. 49. P. 21–28.

Strickland R.C., Chaney W.R. Cadmium influence on respiratory gas exchange of *Pinus resinosa* pollen // Physiol. Plant. 1979. V. 47, N 1. P. 129–131.

Stroinski A. Some physiological and biochemical aspects of plant resistance to cadmium effect. Antioxidative system // Acta Physiol. Plant. 1999. V. 21. P. 175–188.

Stoyanova D.P., Tchakolova E.S. Cadmium-induced ultrastructural changes in chloroplasts of the leaves and stems parenchyma in *Myriophyllum spicatum* // 1997. V. 34. P. 241–248.

Suzuki N., Koizumi N., Sano H. Screening in cadmium-responsive genes in *Arabidopsis thaliana* // Plant Cell Environ. 2001. V. 24. N 11. P. 1177–1188.

Taylor G.J. Exclusion of metals from the symplasm: a possible mechanism of metal tolerance in higher plants // J. Plant Nutr. 1987. V. 10, N 9/16. P. 1213–1222.

Taylor G.J. Current topics in plant biochemistry and physiology. Missouri, 1991. 57 p.

Thomas R.M., Singh V.P. Reduction of cadmium-induced inhibition of chlorophyll and carotenoid accumulation in *Cucumis sativus* L. by uniconazole (S. 3307) // Photosynthetica. 1996. V. 32. P. 145–148.

Thomine S., Wang R., Ward J.M., Crawford N.M., Schroeder J.I. Cadmium and iron transport by members of a plant metal transporter family in *Arabidopsis* with homology to Nramp genes // Proc. Natl. Acad. Sci. USA.. 2000. V. 97. P. 4991–4996.

Thomine S., Leleèvre F., Debarbieux E., Schroeder J.I., Barbier-Brygoo H. AtNRAMP3, a multispecific vacuolar metal transporter involved in plant responses to iron deficiency // *Plant J.* 2003. V. 34. P. 685–695.

Thumann J., Grill E., Winnacker E.-L., Zenk M.H. Reactivation of metal-requiring apoenzymes by phytochelatin-metal complexes // *FEBS Lett.* 1991. V. 284. P. 66–69.

Thurman D.A., Runkin G.A. The role of organic acid in zinc tolerance in *Deschampsia caespitosa* // *New Phytol.* 1982. V. 91. P. 629–632.

Thys C., Vanthome P., Schrevens E., De Proft M. Interactions of Cd with Zn, Cu, Mn and Fe fer lettuce (*Lactuca sativa* L.) in hydroponic culture // *Plant Cell Environ.* 1991. V. 14. P. 713–717.

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.

Tukendorf A. The response of spinach plants to excess of copper and cadmium // *Photosynthetica.* 1993. V. 28. P. 573–575.

Tukendorf A., Baszynski T. The *in vivo* effect of cadmium on photochemical activities in chloroplasts of runner bean plants // *Acta Physiol. Plant.* 1991, N 13. P. 81–87.

Turner R.G. Heavy metal tolerance in plant // *Ecological Aspects of the Mineral Nutrition of Plants.* 9th Symp. Brit. Ecol. Soc. Blackwell. Oxford, 1970. P. 399–420.

Uribe E.G., Stark B. Inhibition of photosynthetic energy conversion by cupric ion. Evidence for Cu^{2+} -coupling factor interaction // *Plant Physiol.* 1982. V. 69. P. 1040–1045.

Vallee B.L., Ulmer D.D. Biochemical effects of mercury, cadmium and lead // *Annu. Rev. Biochem.* 1972. N 41. P. 91–128.

Van Assche F., Cardinaels C., Glijsters H. Induction of enzyme capacity in plants as a result of heavy metal toxicity: Dose-response relations in *Phaseolus vulgaris* L., treated with zinc and cadmium // *Environ. Pollut.* 1988. V. 52. P. 103–115.

Van Assche F., Glijsters H. Effects of metals on enzyme activity in plants // *Plant Cell Environ.* 1990. V. 13, N 1. P. 195–206.

Van der Zaal D.J., Neuteboom L.W., Pinas J.E., Chardonnes A.N., Schat H., Verkleij J.A., Hooykaas P.J. Overexpression of a novel *Arabidopsis* gene related to putative zinc-transporter genes from animals can lead to enhanced zinc resistance and accumulation // *Plant. Physiol.* 1999. V. 119. P. 1047–1056.

Van Hoof N.A.L., Hassinen V.H., Hakvoort H.W.K., Ballintijn K.F., Schat H., Verkleij J.A.C., Ernst W.H.O. Enhanced copper tolerance in *Silene vulgaris* (Moench) Garcke population from copper mines is associated with

increased transcript levels of a 2b-type metallothionein gene // Plant Physiol. 2001. V. 127. P.1519–1526.

Vázquez M.D., Barceló J., Poschenreider C., Madico J., Hatton P., Baker A.J.M., Cope G.H. Localization of zinc and cadmium in *Thlaspi caerulescens* (Brassicaceae), a metallophyte that can hyperaccumulate both metals // J. Plant Physiol. 1992. V. 140, N 3. P. 350–355.

Vázquez M.D., Poschenreider C., Barceló J., Baker A.J.M., Hatton P., Cope G.H. Compartmentalization of zinc in roots and leaves of zinc hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* J. and C. Presl. // Bot. Acta. 1994. V. 107. P. 243–250.

Vassil A.D., Kapulnik Y., Raskin D.E., Salt D.E. The role of EDTA in lead transport and accumulation by Indian mustard // Plant Physiol. 1998. V. 117. P. 447–453.

Vassilev A., Iordanov I. Reductive analysis of factors limiting growth of cadmium-treated plants: a review // Bulg. J. Plant. Physiol. 1997. V. 23, N. 3–4. P. 114–133.

Vassilev A., Kerin V., Atanasov P. Effect of cadmium pollution of soil upon productivity and seedling qualities of two winter barley (*H. vulgare* L.) cultivars // Bulg. J. Agric. Sci. 1996. V. 2. P. 333–340.

Vassilev A., Iordanov 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., Manolov P. Chlorophyll fluorescence of barley (*H. vulgare* L.) seedlings grown in excess of Cd // Bulg. J. Plant. Physiol. 1999. V. 25, N 3–4. P. 67–76.

Vassilev A., Berova M., Zlatev Z. Influence of Cd²⁺ on growth, chlorophyll content, and water relations in young barley plants // Biol. Plant. 1998a. V. 41, N 4. P. 601–606.

Vassilev A., Tsonev T., Yordanov I. Physiological response of barley plants (*Hordeum vulgare* L.) to cadmium contamination in soil during ontogenesis // Environ. Pollut. 1998b. V. 103. P. 289–297.

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, N 4. P. 12–21.

Vassilev A., Lidon F., Scotti P., Da Graca M., Iordanov I. Cadmium-induced changes in chloroplast lipids and photosystem activities in barley plants // Biol. Plant. 2004. V. 48, N 1. P. 153–156.

Veltrup W. Effect of heavy metals on the calcium absorption by intact barley roots // J. Plant Nutr. 1981. V. 3, N 1–4. P. 225–231.

Verkleij J.A.C., Koevoets P.L.M., Blake-Kalff M.M.A., Chardonens A.N. Evidence for an important role in the tonoplast in the mechanism of naturally selected Zn tolerance in *Silene vulgaris* // J. Plant. Physiol. 1998. V. 153. P. 188–191.

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.

Vitória A.P., Rodriguez A.P.M., Cunha M., Lea P.J., Azevedo R.A. Structural changes in radish seedlings exposed to cadmium // Biol. Plant. 2003/4. V. 47, N 4. P. 561–568.

Vogeli-Lange R., Wagner G.J. Subcellular localization of cadmium and cadmium-binding peptides in tobacco leaves: implication of a transport function for cadmium-binding // Plant Physiol. 1990. V. 92. P. 1086–1093.

Von Wirén N., Klair S., Bansal S., Briat J.-F., Khodr H., Shioiri T., Leigh R.A., Hider R.C. Nicotianamine chelates both Fe^{III} and Fe^{II}. Implication for metal transport in plants // Plant Physiol. 1999. V. 119, N 3. P. 1107–1114.

Wagatsuma T., Akiba R. Mechanisms of forming resistance of plants to heavy metals // Soil Sci. Plant Nutr. 1989. V. 35. P. 443–450.

Wagner G.J. Accumulation of cadmium in crop plants and consequences to human health // Adv. Agron. 1993. V. 51. P. 173–212.

Wainwright S.L., Woolhouse H.W. Some physiological aspects of copper and zinc tolerance in *Agrostis tenuis* Sibth.: cell elongation and membrane damage // J. Exp. Bot. 1977. V. 28. P. 1029–1036.

Wallace A. Excess trace metal effects on calcium distribution in plants // Commun. Soil. Sci. Plant Anal. 1979. V. 10, N 1–2. P. 473–479.

Wallace A., Wallace G.A., Cha J.W. Some modifications in trace metal toxicities and deficiencies in plants resulting from interactions with other elements and chelating agents – the special case of iron // J. Plant Nutr. 1992. V. 15. P. 1589–1598.

Weber M.B., Schat H., Ten Bookum-Van Der Maarel W.M. Effect of copper toxicity on contents of nitrogen compounds in *Silene vulgaris* (Moench.) Garcke // Plant Soil. 1991. V. 133. P. 101–109.

Weigel H.J. The effect of Cd²⁺ on photosynthetic reactions of mesophyll protoplasts // Physiol. Plant. 1985. V. 63. P. 192–200.

Welch R.M. Micronutrient nutrition of plants // Plant Sci. 1995. V. 14. P. 49–82.

Welch R.M., Hart J.J., Norvell W.A., Sullivan L.A., Kochian L.V. Effects of nutrient solution zinc activity on net uptake, translocation and roots export of cadmium and zinc by separated sections of intact durum wheat (*Triticum turgidum* L. var *durum*) seedling roots // Plant Soil. 1999. V. 208. P. 243–250.

Whitelaw C.A., Huguet J.A., Thurman D.A., Tomsett A.B. The isolation and characterization of type II metallothionein-like genes from tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) // Plant Mol. Biol. 1997. V. 33. P. 503–511.

Whiting S.N., Leake J.R., McGrath S.P., Baker A.J.M. Positive responses to Zn and Cd by roots of the Zn and Cd hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* // New Phytol. 2000. V. 145. P. 199–210.

Whiting S.N., Leake J.R., McGrath S.P., Baker A.J.M. Assessment of Zn mobilization in the rhizosphere of *Thlaspi caerulescens* by bioassay with non-accumulator plants and soil extraction // Plant Soil. 2001. V. 237. P. 147–156.

Wierzbicka M. Lead accumulation and its translocation in roots of *Allium cepa* L. – autoradiographic and ultrastructural studies // Plant Cell Environ. 1987. V. 10. P. 17–26.

Wierzbicka M. Resumption of mitotic activity in *Allium cepa* root tips during treatment with lead salts // Environ. Exp. Bot. 1994. V. 34. P. 173–180.

Wierzbicka M., Obidzińska J. The effect of Lead on Seed imbibitions and germination in different plant species // Plant Sci. 1998. V. 137, N 2. P. 155–171.

Williams C., David D. Some effect of the distribution of cadmium and phosphate in root zone on cadmium content of plants // Austral. J. Soil Res. 1977. V. 15, N 1. P. 59–64.

Williams L.E., Pittman J.K., Hall J.L. Emerging mechanisms for heavy metal transport in plants // Biochim. Biophys. Acta. 2000. N 77803. P. 1–23.

Wójcik M., Tukiendorf A. Cd-tolerance of maize, rye and wheat seedlings // Acta Physiol. Plant. 1999. V. 21, N 2. P. 99–107

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

Wolgiehn R., Neumann D. Metal stress response and tolerance of cultured cells from *Silene vulgaris* and *Lycopersicon peruvianum*: role of heat stress proteins // J. Plant Physiol. 1999. V. 154. P. 1539–1550.

Wong M.K., Chuan G.K., Koh L.L., Ang K.P., Hew C.S. The uptake of cadmium by *Brassica chinensis* and its effect on plant zinc and iron distribution // Environ. Exp. Bot. 1984. V. 24. P. 189–195.

Woźny A., Schneider J., Gwóźdź E.A. The effects of lead and kinetin on greening barley leaves // Biol. Plant. 1995. V. 37, N 4. P. 541–552.

Wu F., Zhang G., Dominy P. Four barley genotypes respond differently to cadmium: lipid peroxidation and activities of antioxidant capacity // Environ. Exp. Bot. 2003. V. 50. P. 67–78.

Xiang C., Oliver D.J. Glutathione metabolic genes coordinately respond to heavy metals and jasmonic acid in *Arabidopsis* // Plant Cell. 1998. V. 10. P. 1539–1550.

Yang Y.Y., Jung J.Y., Song W.-Y., Suh H.-S., Lee Y. Identification of rice varieties with high tolerance or sensitivity to lead and characterization of the mechanism of tolerance // Plant Physiol. 2000. V. 124. P. 1019–1026.

Yang X.E., Long X.X., Ni W.Z. Zinc tolerance and hyperaccumulation in a new ecotype of *Sedum alfredii* Hance // Acta Phytoecol. Sinica. 2001. V. 25, N 6. P. 670–677.

Yang X.E., Baligar V.C., Martens D.C., Clark R.B. Influx, transport and accumulation of cadmium in plant species grown at different Cd^{2+} activities // J. Environ. Sci. Health. 1995. V. 30. P. 569–583.

Yang X.E., Baligar V.C., Martens D.C., Clark R.B. Cadmium effects on influx and transport of mineral nutrients in plant species // J. Plant. Nutr. 1996. V. 19, N 3–4. P. 643–656.

Yang X.E., Baligar V.C., Foster J.C., Martens D.C. Accumulation and transport of nickel in relation to organic acid in ryegrass and maize grown with different nickel levels // Plant. Soil. 1997. V. 196. P. 271–276.

Yang X.E., Long X.X., Ni W.Z., Fu C.X. *Sedum alfredii* H: a new Zn hyperaccumulating plant first found in China // Chin. Sci. Bull. 2002. V. 47. P. 1634–1673.

Yang X.E., Long X.X., Ye H.B., Calvert D.V., Stoffella P.J. Cadmium tolerance and hyperaccumulation in new Zn-hyperaccumulating plant species (*Sedum alfredii* Hance) // Plant Soil. 2004. V. 259. P. 181–189.

Yu L.H., Umeda M., Liu J.Y., Zhao N.M., Uchhimiy H. A novel MT gene of rice plants is strongly expressed in the node portion of the stem // Gene. 1998. V. 206. P. 29–35.

Zaharieva I., Taneva S.G., Goltsev V. Effect of PSII antennae size on the induction kinetics of prompt and delayed chlorophyll fluorescence // Bulg. J. Plant Physiol. 1999. V. 25. P. 17–30.

Zenk M.H. Heavy metal detoxication in higher plants – a review // Gene. 1996. V. 179. P. 21–30.

Zhao F.J., Lombi E., Breedon T., McGrath S.P. Zinc hyperaccumulation and cellular distribution in *Arabidopsis halleri* // Plant Cell Environ. 2000. V. 23. P. 507–514.

Zhao F.J., Lombi E., McGrath S.P. Assessing the potential for zinc and cadmium phytoextraction with the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* // Plant Soil. 2003. V. 249. P. 37–43.

Zhou J., Goldsbrough P.B. Structure, organization and expression of metallothionein family in *Arabidopsis* // Mol. Genet. 1995. V. 248. P. 318–328.

Zhu Y.L., Pilon-Smits E.A.H., Tarun A.S., Jouanin L., Terry N. Overexpression of glutathione synthetase in Indian mustard enhances cadmium accumulation and tolerance // Plant Physiol. 1999. V. 119. P. 73–79.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. Тяжелые металлы в окружающей среде и растениях	6
1.1. Содержание тяжелых металлов в почвах, воде, воздухе	6
1.2. Пути поступления тяжелых металлов в растения	12
1.3. Накопление и распределение тяжелых металлов в органах, тканях и клетках растений	18
1.4. Гипераккумуляция тяжелых металлов растениями и возможно- сти их использования для восстановления загрязненных почв	29
Глава 2. Влияние тяжелых металлов на основные физиологические процессы растений	36
2.1. Рост	36
2.2. Развитие	52
2.3. Фотосинтез	55
2.4. Дыхание	68
2.5. Водный обмен	72
2.6. Минеральное питание	76
2.7. Продуктивность	83
Глава 3. Механизмы устойчивости растений к действию тяжелых металлов.....	89
3.1. Клеточные и молекулярные механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам	90
3.2. Механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам, функционирующие на уровне тканей, органов и целого организма	110
3.3. Механизмы гипераккумуляции тяжелых металлов растениями	113
3.4. «Кросс-адаптация» и устойчивость растений к тяжелым металлам	118
Заключение	126
Литература	130

**А.Ф. Титов, В.В. Таланова,
Н.М. Казнина, Г.Ф. Лайдинен**

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ТЯЖЕЛЫМ МЕТАЛЛАМ

*Печатается по решению Ученого совета
Института леса Карельского научного центра РАН*

Изд. лиц. № 00041 от 30.08.99 г. Сдано в печать 09.06.07.
Формат 60×84¹/₁₆. Гарнитура Times.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 11,0. Усл. печ. л. 10,0.
Тираж 300 экз. Изд. № 28. Заказ № 667.

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