

УДК 581.11:633.16:546.48

## ВЛИЯНИЕ КАДМИЯ НА ВОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ

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

Институт биологии Карельского научного центра РАН

В лабораторных условиях изучали влияние ионов кадмия на некоторые показатели водного обмена растений ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) с. Зазерский 85. Опыты показали, что 4-суточная экспозиция на питательном растворе с добавлением металла (100 мкМ) вызывает у растений торможение роста корня, уменьшение числа и размеров устьиц в листьях, частичное закрытие устьичной щели и снижение устьичной проводимости. Указанные изменения приводили к замедлению транспирации растений, хотя нарушений в оводненности тканей органов при этом не происходило. Последнее, очевидно, связано прежде всего с уменьшением скорости транспирации, а также, возможно, с преимущественно симпластическим транспортом воды в клетках, характерным для растений этого вида.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare* L., кадмий, водный обмен, оводненность тканей, устьичный аппарат, интенсивность транспирации.

### N. M. Kaznina, A. F. Titov, G. F. Laidinen, J. V. Batova. EFFECT OF CADMIUM ON WATER RELATIONS IN BARLEY PLANTS

The effect of cadmium on some parameters of water relations in barley plants (*Hordeum vulgare* L.) was studied under laboratory conditions. The experiments showed that four-day exposure on nutritious solution containing the metal (100 µM) inhibited root growth, caused a reduction in the number and size of stomata, partial closing of the stomatal aperture and decrease in stomatal conductance. These changes inhibited transpiration although there was no significant change in the water content in tissues. The latter fact is obviously connected first of all with reduction in the rate of transpiration, and probably also with the mainly symplastic water transport in cells, characteristic of this species.

Key words: *Hordeum vulgare* L., cadmium, water relations, water content in tissues, stomatal apparatus, transpiration.

### Введение

Водный обмен – одна из наиболее важных составляющих жизнедеятельности растений. Поддержание в клетках и тканях определенного уровня водного баланса является обязательным условием не только нормального роста и развития растений, но и их устойчивости к факторам внешней среды. Тем не менее почти любые изменения в окружающей среде тем или иным образом отражаются на

водном обмене растений [Кудоярова и др., 2001]. Например, действие высоких температур [Rodriguez, Davies, 1982; Кудоярова и др., 2007], почвенной засухи [Шматько и др., 1989], засоления [Sohan et al., 1999; Ахиярова и др., 2006] и закисления почв [Barceló, Poschenrieder, 1990] приводит к значительным его нарушениям. Известно также и о негативном влиянии на водообмен тяжелых металлов [Kastori et al., 1992; Vassilev et al., 1998; Perfus-Barbeoch et al., 2002], хотя экс-

периментальных данных по этому вопросу сравнительно немного.

Кадмий является одним из наиболее токсичных тяжелых металлов для всех живых организмов [Prasad, 1995]. Его высокие концентрации в почве вызывают у растений нарушение многих физиологических процессов, прежде всего таких как рост [Серегин, Иванов, 2001; Титов и др., 2002] и фотосинтез [Sheoran et al., 1990; Siedleska, Krupa, 1996; Караваев и др., 2001]. Гораздо меньше изучено действие кадмия на водный обмен растений, хотя предполагают, что нарушение водного баланса под влиянием этого металла – одна из главных причин его сильной фитотоксичности [Vassilev et al., 1998].

Исходя из вышеизложенного, целью данной работы явилось изучение влияния кадмия на некоторые показатели водного обмена растений ячменя.

## Материалы и методы

Исследовались проростки ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) с. Зазерский 85. С этой целью семена проращивали в сосудах с песком при температуре воздуха 20–22°C, освещенности 10 клк, фотопериоде 14 ч. На 3-и сут после посева при появлении шильца 1-го листа проростки переносили в сосуды объемом 2 л на половинный питательный раствор Кнопа (контроль). В опытном варианте к питательному раствору добавляли 100 мкМ кадмия в форме сульфата.

После 4-суточной экспозиции на растворе с металлом у контрольных и опытных растений измеряли длину главного корня и высоту побега, определяли подземную и надземную биомассу. Влияние кадмия на водный режим оценивали по изменению (по отношению к контролю) оводненности тканей органов, интенсивности транспирации, устьичной проводимости, а также по состоянию устьичного аппарата. Оводненность тканей рассчитывали по общепринятой формуле. Интенсивность транспирации и устьичную проводимость измеряли с помощью установки для исследования CO<sub>2</sub>-газообмена и водяных паров HCM-1000 (Walz, Германия). Подсчет числа устьиц на нижнем эпидермисе листа, измерение размеров замыкающих клеток и устьичной щели осуществляли методом отпечатков с использованием светового микроскопа Микмед 2 (ЛОМО, Россия) и окуляр-микрометра [Жолкевич, Пильщикова, 1989].

Повторность в пределах одного варианта опыта составляла 10 растений, опыт повторяли трижды. В таблицах представлены средние значения по трем независимым опытам и их стандартные ошибки. Достоверность различий

оценивали с помощью критерия Стьюдента при  $P < 0,05$ .

## Результаты и обсуждение

Исследования показали, что кадмий в концентрации 100 мкМ тормозит рост как подземных, так и надземных органов растений ячменя. Так, через 4 сут экспозиции на растворе с металлом отмечено заметное отставание опытных растений по сравнению с контрольными по таким показателям, как длина главного корня и высота побега, а также их биомасса, однако оводненность тканей при этом практически не изменялась (табл. 1). Очевидно, поддержание высокого уровня оводненности клеток можно в данном случае объяснить тем, что у ячменя, в отличие от большинства других видов сосудистых растений, основную роль в транспорте воды к сосудам ксилемы играет симпластический путь, позволяющий в неблагоприятных условиях среды более эффективно (по сравнению с апопластическим) осуществлять контроль за поступлением воды в клетки, усиливая водопоглотительную способность корней [Steudle, Jeschke, 1983; Физиология растений, 2005; Веселов и др., 2007]. Некоторые авторы указывают также на усиление притока воды в клетки за счет увеличения размеров подземных органов и/или уменьшения транспирации листьев [Barceló, Poschenrieder, 1990]. Поскольку в наших экспериментах рост корня при наличии кадмия в питательном растворе тормозился (на 20 % по сравнению с контролем), сохранение оводненности тканей у опытных растений на уровне контроля, очевидно, связано с заметным снижением (на 24 %) интенсивности транспирации (табл. 2).

Нами также обнаружено, что под действием кадмия у растений ячменя на нижнем эпидермисе листа, сформированного за время экспозиции на растворе с металлом, оказалось меньше (на 21 % по сравнению с контролем) устьиц и уменьшалась длина замыкающих клеток устьиц (на 17 %). Аналогичный эффект выявлен также у *Brassica juncea* L. Czern, выращенных на субстрате с добавлением кадмия в концентрации 20 мкМ [Zhu et al., 2005], у сахарной свеклы при действии металла в концентрации 10 мкМ [Greger, Johansson, 2006] и у *Urtica pilulifera* L. при применении кадмия в концентрации 100 и 200 мкМ [Özyigit, Akinci, 2009]. Однако следует подчеркнуть, что конкретный механизм влияния кадмия на формирование устьичного аппарата к настоящему времени практически не изучен. Высказано лишь предположение о его воздействии на деление протодермальных клеток-предшественниц на две замыкающие клетки [Bergmann, 2004].

Таблица 1. Влияние кадмия (100 мкМ) на линейные размеры, биомассу и оводненность тканей корня и побега у растений ячменя

Варианты опыта	Корень		Побег		Оводненность тканей, %	
	длина, см	сырая биомасса, мг	высота, см	сырая биомасса, мг	корень	побег
Контроль	8,3 ± 0,6	81,6 ± 3,3	12,1 ± 0,2	122,0 ± 4,2	91,2 ± 0,1	92,7 ± 0,2
Cd	6,6 ± 0,3*	73,7 ± 3,9*	10,5 ± 0,3*	103,5 ± 1,1*	90,9 ± 0,2	90,7 ± 0,1

\* Здесь и в табл. 2 различия по отношению к контролю достоверны при  $P < 0,05$ .

Таблица 2. Влияние кадмия (100 мкМ) на показатели водного обмена растений ячменя

Показатели	Контроль	Cd	% от контроля
Интенсивность транспирации (мм/м <sup>2</sup> ·с)	1,44 ± 0,10	1,07 ± 0,07	76*
Количество устьиц (шт./мм <sup>2</sup> )	278,0 ± 4,6	219,6 ± 4,9	79*
Длина замыкающих клеток устьиц (мкм)	50,38 ± 0,79	41,88 ± 0,79	83*
Длина устьичной щели (мкм)	25,20 ± 0,28	20,83 ± 0,32	83*
Ширина устьичной щели (мкм)	11,31 ± 0,17	7,03 ± 0,18	62*
Устьичная проводимость (мм/м <sup>2</sup> ·с)	98,30 ± 7,61	72,02 ± 1,63	61*

Помимо уменьшения числа и размеров устьиц, у опытных растений обнаружено также и уменьшение длины (на 17% по сравнению с контролем) и ширины (на 38%) устьичной щели, что в итоге приводило к значительному снижению (на 39%) устьичной проводимости. Ранее полное или частичное закрытие устьиц под влиянием кадмия наблюдали у растений кукурузы и подсолнечника [Bazzaz et al., 1974], бобов [Barceló et al., 1988], рапса [Baryla et al., 2001] и гороха [Sandalio et al., 2001]. Предположительно, оно может быть связано с утечкой ионов калия из замыкающих клеток вследствие увеличения проницаемости мембран [Poschenrieder et al., 1989; Neill et al., 2008].

## Выводы

Таким образом, выявленные нами изменения в устьичном аппарате растений ячменя при действии кадмия, а также уменьшение устьичной проводимости явились, очевидно, основными причинами замедления скорости транспирации. Однако нельзя исключить, что снижение скорости этого процесса может быть также связано и с уменьшением под влиянием металла размеров корневой системы [Hardiman, Jacoby, 1984; Prasad, 1995] и/или снижением количества и диаметра сосудов ксилемы [Barceló, Poschenrieder, 1990; Kahle, 1993].

В целом наши исследования показали, что кадмий в концентрации 100 мкМ оказывает отрицательное влияние на водный обмен растений ячменя. Уменьшение размеров корня при воздействии металла, снижение числа и размеров устьиц, частичное закрытие устьичной щели и, как следствие, существенное уменьшение устьичной проводимости приводили к замедлению транспирации растений. Вместе с тем снижение скорости этого процесса, а также преимущественно симпластический транспорт воды в клетках, характер-

ный для ячменя, очевидно, позволяют растениям этого вида сохранять высокий уровень оводненности тканей корня и побега в присутствии кадмия, что необходимо для поддержания их жизнедеятельности в этих условиях.

## Литература

- Ахиярова Г. Р., Фрике В., Веселов Д. С. и др. Накопление и распределение АБК в тканях листа и устьичная проводимость при водном стрессе, индуцированном засолением // Цитология. 2006. Т. 48, № 1. С. 918–923.
- Веселов Д. С., Шарипова Г. В., Кудоярова Г. Р. Сравнительное изучение реакции растений ячменя (*Hordeum vulgare*) и пшеницы (*Triticum durum*) на кратковременное и длительное действие натрий-хлоридного засоления // Агрехимия. 2007. № 7. С. 41–48.
- Жолкевич В. Н., Пильщикова Н. В. Методы изучения транспирации и состояния устьиц // Водный обмен растений / В. Н. Жолкевич, Н. А. Гусев, А. В. Капля и др. М.: Наука, 1989. С. 152–167.
- Караваев В. А., Баулин А. М., Гордиенко Т. В. и др. Изменение фотосинтетического аппарата листьев бобов в зависимости от содержания тяжелых металлов в среде выращивания // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 1. С. 47–54.
- Кудоярова Г. Р., Дедов А. В., Фархутдинов Р. Г., Веселова С. В. Передача сигналов и быстрая стрессовая реакция растений // Вестник Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2001. С. 85–87.
- Кудоярова Г. Р., Веселов Д. С., Фаизов Р. Г. и др. Реакция устьиц на изменение температуры и влажности воздуха у растений разных сортов пшеницы, районированных в контрастных климатических условиях // Физиология растений. 2007. Т. 54, № 1. С. 54–58.
- Серегин И. В., Иванов В. Б. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 4. С. 606–630.
- Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Казнина Н. М. Влияние высоких концентраций кадмия на рост и разви-

тие ячменя и овса на ранних этапах онтогенеза // Агробиохимия. 2002. № 9. С. 61–65.

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

Физиология растений: уч. для студ. вузов / Ред. И. П. Ермаков. М.: изд. центр Академия, 2005. 640 с.

Шматько И. Г., Григорюк И. А., Шведова О. Е. Устойчивость растений к водному и температурному стрессам. Киев: Наукова думка, 1985. 221 с.

Barceló J., Vázquez M. D., Poshenrieder C. Cadmium-induced structural and ultrastructural changes in the vascular system of bush bean stem // Bot. Acta. 1988. Vol. 101. P. 254–261.

Barceló J., Poshenrieder C. Plant water relations as affected by heavy metal stress: a review // J. Plant Nutr. 1990. Vol. 13. P. 1–37.

Baryla A., Carrier P., Coulomb 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. Vol. 212. P. 296–709.

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

Bergmann D. C. Integrating signals in stomatal development // Plant Biol. 2004. Vol. 6. P. 26–32.

Greger M., Johansson M. Cadmium effects on leaf transpiration of sugar beet (*Beta vulgaris*) // Physiol. Plant. 2006. Vol. 86. P. 465–473.

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

Kahle H. Response of roots of trees to heavy metals // Env. Exp. Bot. 1993. Vol. 33. P. 99–119.

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

Neill S., Barros R., Bright J., Desikan R. Nitric oxide, stomatal closure, and abiotic stress // J. Exp. Bot. 2008. Vol. 59. P. 165–176.

Özyiğit I. I., Akinci Ş. Effects of some stress factor (aluminium, cadmium and drought) on stomata of roman nettle (*Urtica pilulifera* L.) // Not. Bot. Hort. Agrobot. Cl. 2009. Vol. 37. P. 108–115.

Perfus-Barbeoch L., Leonhardt N., Vavasseur A., Forestier C. Heavy metal toxicity: cadmium permeates through calcium channels and disturbs the plant water status // Plant J. 2002. Vol. 32. P. 539–548.

Poshenrieder C., Gunse B., Barceló J. Influence of cadmium on water relations, stomatal resistance and abscisic content in expanding bean leaves // Plant Physiol. 1989. Vol. 90. P. 1365–1371.

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

Rodríguez J. L., Davies W. J. The effects of temperature and ABA on stomata of *Zea mays* L. // J. Exp. Bot. 1982. Vol. 33. P. 977–987.

Sandalio L. M., Dalurzo H. C., Gomes M. Cadmium-induced changes in the growth and oxidative metabolism of pea plants // J. Exp. Bot. 2001. Vol. 364. P. 2115–2126.

Sheoran I. S., Singal H. R., Singh R. Effect of cadmium and nickel on photosynthesis and enzymes of photosynthetic carbon reduction cycle in pigeon pea (*Cajanus cajan* L.) // Photosynth. Res. 1990. Vol. 23. P. 345–351.

Siedlecka A., Krupa Z. Interaction between cadmium and iron and effects on photosynthetic capacity of primary leaves of *Phaseolus vulgaris* // Plant Physiol. Biochem. 1996. Vol. 35. P. 951–957.

Sohan D., Jasoni R., Zajicek J. Plant-water relations of Na-Cl and calcium-treated sunflower plants // J. Exp. Bot. 1999. Vol. 42. P. 105–111.

Stedule E., Jeschke W. D. Water transport in barley roots // Planta. 1983. Vol. 158. P. 237–248.

Vassilev A., Berova M., Zlatev Z. Influence of Cd<sup>2+</sup> on growth, chlorophyll content, and water relations in young barley plants // Biol. Plant. 1998. Vol. 41. P. 601–606.

Zhu R., Macfie S. M., Ding Z. Cadmium-induced plant stress investigated by scanning electrochemical microscopy // J. Exp. Bot. 2005. Vol. 56. P. 2831–2838.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Казнина Наталья Мстиславовна

старший научный сотрудник, к.б.н.  
ИБ КарНЦ РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: kaznina@krc.karelia.ru  
тел. (8142) 762706

### Титов Александр Федорович

Председатель КарНЦ РАН, д.б.н., проф., чл.-корр. РАН,  
ИБ КарНЦ РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: titov@krc.karelia.ru

### Kaznina, Natalia

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Science  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: kaznina@krc.karelia.ru  
tel. (8142) 762706

### Titov, Aleksandr

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Science  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: titov@krc.karelia.ru

**Лайдинен Галина Федоровна**

старший научный сотрудник, к.б.н.  
ИБ КарНЦ РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: laidinen@krc.karelia.ru  
тел. (8142) 762706

**Батова Юлия Валерьевна**

младший научный сотрудник, к.б.н.  
ИБ КарНЦ РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: batova@krc.karelia.ru  
тел. (8142) 762706

**Laidinen, Galina**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Science  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: laidinen@krc.karelia.ru  
tel. (8142) 762706

**Batova, Julia**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Science  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: batova@krc.karelia.ru  
tel. (8142) 762706