

УДК 581.1:582.542.11:546.48

ВЛИЯНИЕ КАДМИЯ НА НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ У РАСТЕНИЙ ТИМОФЕЕВКИ ЛУГОВОЙ (*PHLEUM PRATENSE* L.)

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

Институт биологии Карельского научного центра РАН

В условиях вегетационного опыта изучалось влияние кадмия на ряд основных физиологических процессов растений тимopheевки луговой (*Phleum pratense* L.). Опыты показали, что после 40 дней воздействия кадмия в концентрации 40 мг/кг субстрата у растений наблюдается торможение роста, которое в большей степени проявляется в отношении надземных органов. Кадмий вызывал также снижение содержания зеленых пигментов, но функциональная активность фотосинтетического аппарата растений при этом поддерживалась на высоком уровне. Установлено также, что под влиянием металла увеличивается число устьиц на единицу площади листа и возрастают интенсивность транспирации и устьичная проводимость, хотя нарушений в оводненности тканей органов не происходит. Полученные результаты свидетельствуют о высокой металлоустойчивости тимopheевки луговой, которая достигается за счет структурно-функциональных изменений, направленных на поддержание высокой интенсивности фотосинтеза и необходимого водного баланса.

Ключевые слова: *Phleum pratense* L., кадмий, рост, фотосинтез, водный обмен.

Yu. V. Batova, N. M. Kaznina, G. F. Laidinen, A. F. Titov. EFFECT OF CADMIUM ON SOME PHYSIOLOGICAL PROCESSES IN TIMOTHY (*PHLEUM PRATENSE* L.)

The effect of cadmium on some major physiological processes in timothy (*Phleum pratense* L.) was studied in a greenhouse experiment. After 40 days of exposure to 40 mg/kg cadmium the plants demonstrated growth inhibition, which was the most pronounced in the above-ground organs. Cadmium also reduced the content of green pigments, but the functional activity of the plants' photosynthetic apparatus remained high. We found also that treatment with the metal increased the number of stomata per unit leaf area, and promoted the transpiration rate and stomatal conductance, although the water content in the organs remained unaffected. The results prove timothy is highly resistant to the metal owing to the structural and functional modifications targeted at maintaining the high rate of photosynthesis and adequate water balance.

Key words: *Phleum pratense* L., cadmium, growth, photosynthesis, water metabolism.

Введение

Тяжелые металлы являются одним из наиболее опасных загрязнителей окружающей среды. Вблизи предприятий горнодобывающей, металлургической, химической промышленности и теплоэнергетики содержание тяжелых металлов в почве может многократно превышать их фоновые значения [Merrington, Alloway, 1994; Лянгузова, 2005]. В результате на этих территориях происходит нарушение естественных фитоценозов, в частности, изменяется их видовой состав – увеличивается долевое участие видов с высокой металлоустойчивостью и снижается представительство менее устойчивых видов [Жуйкова и др., 2002; Лайдинен и др., 2011]. К числу устойчивых видов относится целый ряд многолетних злаков, включая тимopheевку луговую [Алексеева-Попова, 1991; Титов и др., 2007].

Тимopheевка луговая (*Phleum pratense* L.) имеет широкое распространение в подзоне средней и северной тайги [Раменская, 1983] и участвует в формировании травянистых сообществ различных типов, в том числе существующих вблизи промышленных предприятий [Атабаева, 2007; Казнина и др., 2009; Лайдинен и др., 2011]. Известно также, что тимopheевка используется для озеленения крупных промышленных городов и территорий, прилегающих к автомобильным магистралям [Мифтахова, 2005], а также для рекультивации техногенно нарушенных территорий [Ламанова, Шеремет, 2011]. Все это говорит о высокой металлоустойчивости данного вида. Однако имеющиеся в литературе сведения о влиянии тяжелых металлов на растения тимopheевки луговой касаются главным образом ростовых показателей и содержания фотосинтетических пигментов [Атабаева, 2007; Титов и др., 2007; Казнина и др., 2009], хотя для оценки ее адаптивного потенциала необходимо в первую очередь изучить влияние тяжелых металлов на основные физиологические процессы растений.

Исходя из вышеизложенного, целью настоящего исследования явилось изучение влияния кадмия, как одного из наиболее токсичных тяжелых металлов, на ряд важнейших физиологических процессов (рост, фотосинтез, транспирацию) растений тимopheевки луговой.

Материалы и методы

Исследования проведены с использованием приборно-аналитической базы Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН.

Семена тимopheевки луговой были собраны в одной из дикорастущих популяций вблизи г. Петрозаводска. Проращивание семян проводили в лабораторных условиях в чашках Петри при температуре воздуха 22° в течение 7 дней. Затем проростки высаживали в сосуды с песком объемом 1 дм³ и выращивали в условиях вегетационного опыта. В опытных вариантах в сосуды добавляли кадмий в форме сульфата в концентрации 40 мг/кг. Полив растений осуществляли половинным раствором Кнопа.

Анализ растений проводили через 40 дней после высадки в сосуды. Действие кадмия на рост растений оценивали по следующим показателям: длина наиболее развитого корня, высота главного побега, сырая и сухая биомасса подземных и надземных органов. О влиянии кадмия на состояние фотосинтетического аппарата (ФСА) судили по изменению (по отношению к контролю) площади листовой пластинки полностью сформированного (5-го) листа, интенсивности фотосинтеза, параметров флуоресценции хлорофилла (максимальной и реальной квантовой эффективности фотосистемы II (ФС II)), содержания фотосинтетических пигментов. Влияние кадмия на водный обмен растений оценивали по изменению оводненности тканей корня и побега, интенсивности транспирации и величине устьичной проводимости, а также по состоянию устьичного аппарата.

Площадь листовой пластинки рассчитывали по формуле $S = 2/3ld$, где l – длина, d – ширина листовой пластинки [Аникиев, Кутузов, 1961]. Содержание хлорофиллов a , b и каротиноидов определяли спектрофотометрически, экстрагируя 80%-м ацетоном [Шлык, 1971]. Расчет доли хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) от их суммы проводили с учетом того, что весь хлорофилл b находится в светособирающем комплексе, а отношение хлорофиллов a/b в ССК равно 1,2 [Lichtenthaler, 1987]. Измерение параметров флуоресценции хлорофилла осуществляли с использованием флуориметра MINI-PAM (Walz, Германия). Максимальную квантовую эффективность ФС II (F_v/F_m) рассчитывали как отношение переменной флуоресценции (F_v) к максимальной (F_m) у адаптированных к темноте листьев. Реальную квантовую эффективность ФС II (Yield) определяли у адаптированных к свету листьев по формуле: $Yield = (F_r' - F_t) / F_r'$, где F_r' – максимальный уровень флуоресценции, F_t – стационарный уровень флуоресценции [Maxwell, Johnson, 2000]. Оводненность тканей рассчитывали по общепринятой формуле. Интенсивность фотосинтеза, транспирации и устьичную проводимость определяли с помощью уста-

новки для исследования CO₂-газообмена и водяных паров HCM-1000 (Walz, Германия). Подсчет числа устьиц на нижнем эпидермисе листа и измерение размеров замыкающих клеток и устьичной щели осуществляли методом отпечатков [Жолкевич, Пильщикова, 1989] с использованием светового микроскопа Микмед 2 (ЛОМО, Россия) и окуляр-микрометра.

Биологическая повторность в пределах каждого варианта опыта составляла не менее 10 растений. В таблицах и на рисунках приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки по двум независимым опытам. Достоверность различий между вариантами опыта оценивали с помощью критерия Стьюдента ($P \leq 0,05$).

Результаты и обсуждение

Проведенные исследования показали, что кадмий в изученной концентрации вызывает у растений тимофеевки луговой 30-процентное снижение накопления биомассы. При этом его негативное влияние на рост в большей степени проявлялось в отношении надземных органов. Так, под действием металла существенно снижались (по отношению к контролю) высота главного побега, накопление сырой и сухой биомассы побегов (табл. 1). В то же время на длину и накопление сырой биомассы корней кадмий не оказал заметного влияния, а уменьшение их сухой биомассы было выражено в меньшей степени, чем биомассы побегов.

Таблица 1. Влияние кадмия (40 мг/кг субстрата) на рост растений тимофеевки луговой

Показатель	Контроль	Cd ²⁺	% от контроля
Высота побега, см	30,1 ± 0,7	20,7 ± 1,2	69*
Сырая биомасса побега, мг	771 ± 58	478 ± 54	62*
Сухая биомасса побега, мг	135 ± 12	73 ± 9	54*
Длина корня, см	19,6 ± 0,7	18,6 ± 0,4	95
Сырая биомасса корня, мг	610 ± 53	521 ± 67	85
Сухая биомасса корня, мг	65 ± 6	40 ± 5	62*
Сырая биомасса растения, мг	1381 ± 98	999 ± 115	72*

* – здесь и в табл. 2, 3 различия по отношению к контролю достоверны при $P \leq 0,05$.

Как правило, под действием кадмия у растений в большей степени тормозится рост корней, поскольку они первыми контактируют с ионами металла, а кадмий, как известно, может воздействовать на рост непосредственно, нарушая процессы деления и растяжения клеток [Серегин, Иванов, 2001]. Хотя в ряде случа-

ев при действии кадмия наблюдается ингибирование роста надземных органов растений при сохранении роста корневой системы, как показано, например, на ячмене [Puertas-Mejía et al., 2010]. Такая же реакция отмечена у растений пшеницы в условиях засоления [Francois et al., 1986] и у растений *Festuca pratensis* при дефиците элементов минерального питания [Усманов, 1987]. Авторы полагают, что перераспределение биомассы в пользу корней является одной из важных адаптивных реакций при подобных стрессовых воздействиях.

Помимо прямого действия, кадмий может тормозить рост растений и опосредованно, через изменение характера протекания физиологических процессов. При этом установлено, что наиболее чувствительным к данному металлу является фотосинтез [Bertrand, Poirier, 2005]. При оценке влияния кадмия на ФСА растений нами было выявлено, что под действием металла заметно уменьшается площадь листовой пластинки и снижается содержание зеленых пигментов (табл. 2). Причем уменьшение количества хлорофилла *b* было выражено в гораздо большей степени, чем хлорофилла *a*, что приводило к заметному увеличению отношения *a/b* и снижению доли хлорофиллов в ССК. Отмеченные изменения, очевидно, связаны со структурными перестройками в мембранах хлоропластов, которые, как известно, играют важную роль в механизмах регуляции работы ФСА [Мокроносов и др., 2006].

Таблица 2. Влияние кадмия (40 мг/кг субстрата) на состояние фотосинтетического аппарата растений тимофеевки луговой

Показатель	Контроль	Cd ²⁺	% от контроля
Площадь 5-го листа, см ²	7,5 ± 0,4	4,8 ± 0,5	64*
Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/г сырого веса	1,23 ± 0,06	0,82 ± 0,01	67*
Содержание хлорофилла <i>b</i> , мг/г сырого веса	0,68 ± 0,03	0,23 ± 0,01	33*
Содержание каротиноидов, мг/г сырого веса	0,53 ± 0,03	0,54 ± 0,01	101
Отношение хлорофиллов <i>a/b</i>	1,80 ± 0,04	3,65 ± 0,05	203*
Доля хлорофиллов в ССК, %	78,8 ± 1,1	47,4 ± 0,5	60*
Fv/Fm (максимальная квантовая эффективность ФС II)	0,77 ± 0,003	0,78 ± 0,002	101
Yield (реальная квантовая эффективность ФС II)	0,75 ± 0,003	0,75 ± 0,002	99
Интенсивность фотосинтеза, мМоль CO ₂ /м ² ·с	26,1 ± 1,5	39,5 ± 0,6	151*

В отличие от зеленых пигментов содержание каротиноидов в присутствии кадмия не изменялось (табл. 2), что, очевидно, связано с их защитной функцией [Таланова и др., 2001]. Сохранение высокой концентрации каротиноидов может рассматриваться в качестве одного из адаптационных механизмов, обеспечивающих не только эффективное поглощение энергии, но и предотвращение повреждений ФСА в неблагоприятных условиях внешней среды.

Хлороз листьев, обычно свидетельствующий об уменьшении количества зеленых пигментов, является характерным признаком токсического действия кадмия на ФСА растений. Как следует из имеющихся в литературе данных, этот эффект может быть связан с негативным влиянием металла на биосинтез хлорофилла [Padmaja et al., 1990; Siedlecka, Krupa, 1999] и/или с усилением деградации пигментов [Abdel-Basset et al., 1995], а также со снижением количества хлоропластов в клетках листа [Baryla et al., 2001; Sandalio et al., 2001; Казнина и др., 2006].

Снижение содержания хлорофиллов, в свою очередь, считается одной из главных причин торможения скорости фотосинтеза у растений в присутствии кадмия [Ouzounidou et al., 1997]. Однако в наших опытах, несмотря на уменьшение количества зеленых пигментов, негативного влияния кадмия на интенсивность фотосинтеза обнаружено не было. Более того, в присутствии кадмия скорость этого процесса даже возросла (табл. 2). Не было отмечено и изменения показателей, отражающих функциональную активность ФС II. Так, величины показателей Fv/Fm и Yield, характеризующие соответственно максимальную фотохимическую активность ФС II и долю световой энергии, используемой комплексом ФС II на транспорт электронов [Maxwell, Jonson, 2000], практически не различались у растений опытного и контрольного вариантов. В опытах с растениями *Brassica napus* было установлено, что при длительном воздействии кадмия депигментация листьев, связанная с уменьшением количества хлоропластов, не сопровождается изменениями в фотохимической активности ФС II [Baryla et al., 2001]. Активизация работы ФСА на фоне снижения количества хлорофиллов обнаружена у бобов после 2-недельного воздействия на них кадмия в концентрациях от 10^{-7} до 10^{-5} М [Караваев и др., 2001] и у *Populus tremula* после 28 суток экспозиции на растворе с этим металлом в концентрации $2 \cdot 10^{-5}$ М [Kieffer et al., 2009].

Отмеченная выше способность растений поддерживать высокую интенсивность фотосинтеза в неблагоприятных условиях внешней среды имеет важное приспособительное зна-

чение, поскольку позволяет удовлетворить потребности в энергетических и пластических ресурсах, необходимых для процесса адаптации [Климов, 2003]. Причем, как показано на примере холодной адаптации растений, чем сильнее выражена способность к сохранению функциональной активности ФСА при действии стрессора, тем выше устойчивость растений к данному фактору [Климов и др., 1997].

Проведенное нами исследование также показало, что растения тимфеевки луговой способны в присутствии кадмия поддерживать на высоком уровне показатели водного обмена. В частности, металл не только не оказал негативного влияния на оводненность тканей корня и побега, но более того, изученные показатели даже несколько возросли (табл. 3). При анализе состояния устьичного аппарата было обнаружено, что у растений, подвергнутых действию кадмия, увеличивалось количество устьиц на единицу площади листа. При этом размеры замыкающих клеток устьиц и устьичной щели не изменялись.

Таблица 3. Влияние кадмия (40 мг/кг субстрата) на показатели водного обмена растений тимфеевки луговой

Показатель	Контроль	Cd ²⁺	% от контроля
Кол-во устьиц, шт./мм ²	121,8 ± 5,1	228,6 ± 9,2	188*
Длина замыкающих клеток устьиц, мкм	44,4 ± 0,9	44,5 ± 0,7	100
Ширина замыкающих клеток устьиц, мкм	22,0 ± 0,7	22,8 ± 0,5	104
Длина устьичной щели, мкм	21,7 ± 0,6	21,7 ± 0,4	100
Ширина устьичной щели, мкм	10,9 ± 0,3	10,8 ± 0,3	99
Устьичная проводимость, мМ/м ² ·с	53,4 ± 5,2	142,0 ± 0,2	266*
Интенсивность транспирации, мМ/м ² ·с	1,6 ± 0,1	3,6 ± 0,2	223*
Оводненность тканей корня, %	89,3 ± 0,5	92,2 ± 0,4	103*
Оводненность тканей побега, %	82,6 ± 0,6	84,7 ± 0,3	103*

Известно, что устьичный аппарат растений играет важную роль в адаптации к меняющимся условиям произрастания [Coupe et al., 2006]. Быстрая реакция на флуктуации внешних факторов заключается в изменении размера устьичной щели, что позволяет предотвратить потери воды, например, в условиях засухи или засоления [Hetherington, Woodward, 2003]. Установлено, что кадмий вызывает закрытие устьиц у целого ряда культурных растений: кукурузы и подсолнечника [Bazzaz et al., 1974], бобов [Barceló et al., 1988], рапса [Baryla et al., 2001] и гороха [Sandalio et al., 2001].

Помимо изменения размеров устьичной щели в процессе адаптации растений к неблагоприятным условиям произрастания может меняться количество устьиц во вновь образующихся листьях [Coupe et al., 2006]. Сравнительно недавно было обнаружено, что зрелые листья способны передавать молодым листьям сигнал об изменениях в окружающей среде, который, в свою очередь, инициирует у них изменения в развитии устьичного аппарата за счет коррекции активности определенных групп генов (*TMM*, *YODA*, гены *ER*-семейства), кодирующих белки, участвующие в регуляции процесса деления клеток-предшественниц на две замыкающие клетки устьица [Bergmann, 2006]. В ряде работ указывается, что длительное или постоянное воздействие техногенных загрязнителей вызывает серьезные изменения анатомического строения листьев растений в сторону усиления их ксероморфности, которое проявляется, помимо прочего, в уменьшении размеров листовой пластинки и увеличении числа устьиц на единицу площади [Смирнов, 1986; Зиятдинова и др., 2012]. Полагают, что механизмы, участвующие в регуляции водного обмена растений в условиях недостатка влаги, используются ими и для обеспечения устойчивости к техногенным факторам [Гетко, 1989].

Сведения об изменении числа устьиц у растений в присутствии кадмия в литературе единичны. Показано, например, что под влиянием металла уменьшалось количество устьиц у сахарной свеклы [Greger, Johansson, 1992], *Brassica napus* [Baryla et al., 2001], ячменя [Казнина и др., 2011]. Обнаружено также, что характер структурных изменений устьичного аппарата во многом зависит от концентрации металла и вида растения [Coupe et al., 2006], а также от расположения листа [Özyiğit, Akinci, 2009]. Однако конкретный механизм влияния кадмия на формирование устьиц остается невыясненным.

Обнаруженное нами увеличение числа устьиц у тимофеевки луговой в присутствии кадмия при отсутствии выраженных изменений в размере замыкающих клеток и устьичной щели, очевидно, явилось основной причиной значительного повышения интенсивности транспирации и устьичной проводимости (табл. 3). При этом поддержание оводненности тканей при повышенном уровне транспирации обеспечивается, по-видимому, сохранением активного роста корня и его поглотительной способности [Barceló, Poschenrieder, 1990].

Помимо регуляции водного режима растений, устьица, как известно, оказывают существенное влияние на процесс фотосинтеза, из-

меняя скорость поступления CO_2 в хлоропласты из атмосферы [Кузнецов, Дмитриева, 2006]. Поэтому возрастание скорости фотосинтеза, отмеченное нами у тимофеевки в присутствии кадмия, можно, по-видимому, объяснить увеличением количества устьиц и усилением устьичной проводимости. В литературе имеются сведения, что изменение количества устьиц на поверхности листа может оказывать влияние на скорость фотосинтеза и накопление биомассы у травянистых растений [Mooney et al., 1991], и это рассматривается авторами как один из механизмов адаптации к неблагоприятным условиям внешней среды.

В целом полученные нами данные свидетельствуют о способности растений тимофеевки луговой длительное время расти в присутствии сравнительно высоких концентраций кадмия в корнеобитаемой зоне без существенного нарушения у них основных физиологических функций. При этом в растениях могут происходить значительные структурные (уменьшение содержания хлорофиллов, увеличение количества устьиц) и функциональные (увеличение интенсивности фотосинтеза и транспирации, возрастание устьичной проводимости) изменения, которые позволяют им поддерживать нормальную работу ФСА и обеспечивают необходимый водный баланс. Важно, что все эти изменения происходят на фоне ингибирования роста побега и сохранения активного роста корня и, очевидно, имеют защитно-приспособительный характер, способствуя поддержанию жизнедеятельности растений в присутствии повышенных концентраций кадмия во внешней среде.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», подпрограмма «Биоразнообразие: состояние и динамика».

Литература

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

Аникиев В. В., Кутузов Ф. Ф. Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков // Физиология растений. 1961. Т. 8, № 3. С. 375–377.

Атабаева С. Д. Физиолого-биохимические основы действия тяжелых металлов на растения: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Алматы, 2007. 34 с.

Гетко Н. В. Растения в техногенной среде: структура и функция ассимиляционного аппарата. Минск.: Наука и техника, 1989. 208 с.

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.

Жуйкова Т. В., Мордвина Е. С., Баймашева А. О., Фриз О. А. Фитоиндикация и промышленный регион / Биота горных территорий. Екатеринбург. 2002. С. 53–65.

Зиятдинова К. З., Уразгильдин Р. В., Денисова А. В. Морфология листьев и побегов дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях загрязнения окружающей среды (на примере Уфимского промышленного центра) // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1(6). С. 1466–1469.

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: материалы Междунар. научной конф., посвященной 200-летию Казанской ботанической школы (23–27 января 2006 г., Казань). Казань, 2006. С. 153–155.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Влияние промышленного загрязнения почвы тяжелыми металлами на морфологические признаки растений *Phleum pratense* L. // Труды КарНЦ РАН. 2009, № 3. С. 50–55.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Влияние кадмия на водный обмен растений ячменя // Труды КарНЦ РАН. 2011, № 3. С. 57–61.

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.

Климов С. В. Холодовое закаливание растений – результат поддержания повышенного отношения фотосинтез/дыхание при низких температурах // Изв. РАН Сер. биол. 2003. № 1. С. 57–62.

Климов С. В., Астахова В. Н., Трунова Т. И. Связь холодоустойчивости растений с фотосинтезом // Физиология растений. 1997. Т. 44, № 6. С. 879–886.

Кузнецов Вл. В., Дмитриева Г. А. Физиология растений. М.: Высшая школа. 2006. 736 с.

Лайдинен Г. Ф., Казнина Н. М., Батова Ю. В., Титов А. Ф. Состояние травянистой растительности в условиях промышленного загрязнения (на примере Южной Карелии) // Раст. ресурсы. 2011. Т. 47, вып. 4. С. 51–61.

Ламанова Т. Г., Шеремет Н. В. Состояние агропопуляций *Phleum pratense* (Poaceae) на отвалах в лесостепи Кузнецкой котловины // Раст. ресурсы. 2011. Т. 47, вып. 4. С. 61–74.

Лянгузова И. В. Промышленное загрязнение окружающей среды (краткий обзор проблемы) / Проблемы экологии растительных сообществ. СПб.: ООО «ВВМ», 2005. С. 23–27.

Мифтахова С. А. Биологические основы интродукции некоторых видов злаковых трав для газонно-среднетаежной подзоны республики Коми // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2005. 22 с.

Мокронос А. Т., Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Академия, 2006. 446 с.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 215 с.

Смирнов И. А. Роль устьичного аппарата в формировании газовойносливости древесных растений // Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1986. № 10. С. 72–75.

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.

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

Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 170 с.

Усманов И. Ю. Аутоэкологические адаптации растений к изменениям азотного питания. Уфа: Изд. БФ АН СССР, 1987. 148 с.

Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биологические методы в физиологии растений М.: Наука, 1971. С. 154–170.

Abdel-Basset R., Issa A. A., Adam M. S. Chlorophyllase activity: effects of heavy metals and calcium // Photosynthetica. 1995. Vol. 31. P. 421–425.

Baryla 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. Vol. 212. P. 696–709.

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

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

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. Vol. 32. P. 373–377.

Bergmann D. Stomatal development from neighborly to global communication // Curr. Opin. Plant Biol. 2006. Vol. 9. P. 478–483.

Bertrand M., Poirier I. Photosynthetic organisms and excess of metals // Photosynthetica. 2005. Vol. 43. P. 345–353.

Coupe S. A., Palmer B. G., Lake J. A., Overy S. A., Oxborough K., Woodward F. I., Gray J. E., Quick W. P. Systemic signaling of environmental cues in *Arabidopsis* leaves // J. Exp. Bot. 2006. Vol. 57. P. 329–341.

Francois L. E., Maas E. V., Donovan T. J., Youngs V. L. Effect of salinity on grain and quality, vegetative growth and germination of semi-dwarf and durum wheat // Agron. J. 1986. Vol. 78. P. 1053–1058.

Greger M., Johansson M. Cadmium effects on leaf transpiration of sugar beet (*Beta vulgaris*) // Physiol. Plant. 1992. Vol. 86. P. 465–473.

Hetherington A. M., Woodward F. I. The role of stomata in sensing and driving environmental change // Nature. 2003. Vol. 424. P. 901–908.

Kieffer P., Schröder P., Dommès J., Hoffmann L., Renaut J., Hausman J.-F. Proteomic and enzymatic response of poplar to cadmium stress // J. Proteomics. 2009. Vol. 72. P. 379–396.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // Methods Enzymol. 1987. Vol. 148. P. 350–382.

Maxwell K., Johnson G. N. Chlorophyll fluorescence – practical guide // J. Exp. Bot. 2000. Vol. 51. P. 659–668.

Alloway B. J. The flux of Cd, Cu, Pb and Zn in mining polluted soils // Water Air Soil Pollut Merrington G. 1994. Vol. 73. P. 333–344.

Mooney H. A., Drake D. G., Luxmoore R. J. et al. Predicting ecosystem response to elevated CO₂ concentrations // Bioscience. 1991. Vol. 41. P. 96–104.

Ouzounidou G., Moustakas M., Eleftheriou E. P. Physiological and ultrastructural effects of cadmium on wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves // Environ. Contamin. Toxicol. 1997. Vol. 32, N 2. P. 154–160.

Özyiğit I. I., Akinci S. 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.

Padmaja K., Prasad D. P. K., Prasad A. R. K. Inhibition of chlorophyll synthesis in *Phaseolus vulgaris* L. seedlings by cadmium acetate // Photosynthetica. 1990. Vol. 24, N 3. P. 399–405.

Puertas-Mejía M. A., Ruiz-Díez B., Fernández-Pascual M. Effect of cadmium ion excess over cell structure and functioning of *Zea mays* and *Hordeum vulgare* // Biochem. Syst. Ecol. 2010. Vol. 38. P. 285–291.

Sandalio L. M., Dalurzo H. C., Gomes M., Romero-Puertas M. C., del Río L. A. Cadmium-induced changes in the growth and oxidative metabolism of pea plants // J. Exp. Bot. 2001. Vol. 52, N 364. P. 2115–2126.

Siedlecka A., Krupa Z. Cd/Fe interaction in higher plants – its consequences for the photosynthetic apparatus // Photosynthetica. 1999. Vol. 36, N 3. P. 321–331.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Батова Юлия Валерьевна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия 185910
e-mail: batova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Казнина Наталья Мстиславовна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
e-mail: kaznina@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Лайдинен Галина Федоровна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
e-mail: laidinen@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Титов Александр Федорович

председатель КарНЦ РАН, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.
руководитель лаб. экологической физиологии растений
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
e-mail: titov@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769710

Batova, Yulia

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

Kaznina, Natalia

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

Laidinen, Galina

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

Titov, Alexandr

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: titov@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769710