

Российская академия наук. Сибирское отделение
Государственная публичная научно-техническая библиотека
Институт почвоведения и агрохимии

Серия "Экология"

Издается с 1989 г.

Выпуск 47

В.С. Барсукова

**ФИЗИОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ
УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К ТЯЖЕЛЫМ
МЕТАЛЛАМ**

Аналитический обзор

Новосибирск, 1997

ББК Е573.1

Барсукова В.С. Физиолого-генетические аспекты устойчивости растений к тяжелым металлам = Physiological and genetic aspects of plants resistivity to heavy metals: Аналит. обзор / СО РАН; ГПНТБ; Ин-т почвоведения и агрохимии. - Новосибирск, 1997. - 63 с. (Сер. "Экология". Вып. 47).

Защита пищевых цепей от загрязнения тяжелыми металлами может осуществляться посредством использования мощного адаптивного потенциала растений по устойчивости к эдафическим факторам среды. Защита обеспечивается способностью растений за счет механизмов поглощения и нейтрализации тяжелых металлов накапливать относительно низкое их содержание в товарной части продукции. Обзор освещает ряд аспектов, связанных с адаптивным потенциалом растений по устойчивости к тяжелым металлам. Наиболее широко представлены в научной литературе исследования эффекта доз тяжелых металлов на метаболизм, рост и репродуктивные функции культурных растений. Менее изучены возможные механизмы защиты растений от поступления тяжелых металлов. Наиболее важными, на наш взгляд, являются работы, в которых рассматривается спектр изменчивости по устойчивости к загрязнению тяжелыми металлами на уровне семейства, рода, вида, сорта, так как научные результаты этих исследований служат основой изучения генетической детерминации устойчивости культурных растений к тяжелым металлам и разработки принципов экологической селекции растений.

Литературный анализ изученности адаптивного потенциала растений по устойчивости к загрязнению тяжелыми металлами будет полезен специалистам по экологии, физиологии и генетике растений, а также студентам и аспирантам соответствующих специальностей.

Plant potential adaptability in relation to heavy metal resistance may be used as an effective means of protecting food webs from contamination. The protection are provided with the capacity of plant to accumulate and to distribute the heavy metals between the plant organs yielding relatively low concentration of the metals in usefull organs.

The review include several aspects of plant adaptability to heavy metals including (1) influence of heavy metals on plant metabolism, growth, and productivity; (2) physiological and biochemical mechanisms of plant protection from heavy metal; (3) genetic potential of plant families, genera, species, cultivars with respect to resistance to heavy metal. These data are very important for selection of cultivars with low accumulation of heavy metal in usefull organs.

Научный редактор д.б.н. И.М. Гаджиев

Обзор подготовлен к печати к.п.н. О.Л. Лаврик
Н.И. Коноваловой

ISBN 5-7623-1242-9

© Государственная публичная
научно-техническая библиотека
Сибирского отделения
Российской академии наук
(ГПНТБ СО РАН), 1997

ВВЕДЕНИЕ

Обзор посвящен физиолого-генетическим основам устойчивости растений к присутствию в среде токсичных концентраций тяжелых металлов (ТМ). Данная тема исследований приобретает особую актуальность в условиях возрастающего антропогенного загрязнения окружающей среды. В обзоре обобщены результаты исследований отечественных и зарубежных ученых, а также неопубликованные ранее данные, полученные автором.

В связи с тем, что результаты исследований основ устойчивости растений к загрязнению ТМ необходимы для принятия решений в области сельского хозяйства, промышленности, медицины, социальной сферы, считаем развитие этого научного направления актуальным. Необходимо заметить, что многие вопросы, касающиеся этой области исследований еще недостаточно изучены, что доказывается некоторой противоречивостью экспериментальных данных и различиями в их интерпретации.

Имеющиеся в научной литературе данные, отражающие генетическую характеристику эдафических параметров растений в нормальных условиях и в условиях загрязнения ТМ, малочисленны и фрагментарны. Поэтому требуется проведение широкомасштабных генетических исследований с учетом климатических факторов и свойств субстрата, на котором выращиваются растения. В настоящее время существует необходимость изучения эволюционно сформированного потенциала культурных и диких растений по устойчивости к токсическим дозам ТМ. Результаты этих исследований позволят определить генетическую детерминацию признака металлоустойчивости к конкретному поллютанту, что в свою очередь будет стимулировать разработку принципов экологической селекции растений.

На современной стадии развития исследований основ устойчивости растений к присутствию ТМ, представляется уместным анализ работ, рассматривающих влияние ТМ на физиологические и биохимические функции растений, а также проявление возможных механизмов защиты растений от поступления ТМ. Обсуждаемые работы по изучению спектра изменчивости металлоустойчивости на уровне семейства, рода, вида, сорта представляют ценность с селекционно-генетической позиции. Разработка принципов экологической селекции металлоустойчивых растений является относительно новой, но перспективной областью научных исследований. Отчасти это обусловлено экономией материальных затрат на создание устойчивых сортов с незагрязненной товарной продукцией, по сравнению с проведением мероприятий техногенного характера, например, таких как глубокое запахивание верхнего загрязненного слоя почвы, промывание почвы, внесение в почву комплексантов тяжелых металлов, преследующих

эту же цель. Не менее важным чем экономия материальных средств является наименьшее вмешательство в функционирование естественных экосистем при использовании селекционно-генетического подхода при решении проблем, связанных с загрязнением окружающей среды. Считаем, что предлагаемый аналитический обзор будет некоторым вкладом в разработку этого направления исследований.

Глава 1. ТОКСИЧЕСКАЯ РОЛЬ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В СИСТЕМЕ ЭЛЕМЕНТЫ ПИТАНИЯ - СУБСТРАТ - РАСТЕНИЯ

Исследования проблем, связанных с устойчивостью растений, в нашей стране начали развиваться в 30-х годах. Инициатором этих исследований был Н.И. Вавилов. Большая заслуга в изучении механизмов устойчивости принадлежит Н.А. Максимова, П.А. Генкелю, Б.А. Рубину, J. Levitt, P. Albersheim и др.

Так как процессы роста и развития растений находятся под влиянием всего комплекса экологических факторов, составляющих среду обитания организмов, то каждый организм испытывает на себе воздействие других видов растений, животных и человека. В связи с бурным развитием промышленности влияние антропогенного фактора резко возросло. К экстремальным факторам, способным вызвать повреждения растительных организмов, следует отнести загрязнение окружающей среды ТМ. К ТМ условно относят химические элементы с атомной массой свыше 50, обладающие свойствами металлов или металлоидов. Существует два источника поступления ТМ в окружающую среду: природный и техногенный. Из природных наибольшее значение имеют выветривание горных пород и минералов, эрозия почв, вулканическая деятельность, высокие естественные уровни содержания ТМ (Глазовская, 1992). Наиболее мощный поток ТМ в среду обеспечивает антропогенный фактор (Добровольский, 1980; Алексеев, 1987; Зимаков и др., 1990): развитие металлургических, угледобывающих и энергетических мощностей (Hutchinson et al., 1974; Nriagu, 1988; Ягодин, 1990; Ильин, 1991; Барахтенова, 1993), продукты сжигания топлива (Lagerwerff, 1970; Никифорова, 1981; Берзиня, 1980), использование сточных вод (Bingham et al., 1975; Гармаш и др., 1989; Okamoto, 1990; Chang et al., 1990), а также систематическое применение больших доз удобрений (Минеев и др., 1981; Басманов и др., 1990; Ягодин и др., 1989). Загрязнение от промышленных предприятий носит локальный характер, а выбросы, возникающие при сжигании топлива, распространяются повсеместно: до 95% ТМ ассоциированы в атмосфере с высокодисперсионными аэрозолями. По данным С. Patterson (1971), интенсивность вовлечения в биохимический круговорот соединений ТМ из техногенных источников в среднем в 100 раз выше, чем из природных.

С одной стороны, большинство химических элементов необходимы для нормальной жизнедеятельности растений (Виноградов, 1935), поэтому рассуждая об устойчивости растений к ТМ, мы имеем в виду их токсические концентрации в субстрате. С другой стороны, при сравнении устойчивости ряда популяций одного вида выбранная концентрация должна обеспечивать ясное различие в росте крайних по устойчивости популяций, так как

слишком большая концентрация металла может свести к нулю рост самой устойчивой, а при слишком малой все популяции будут расти одинаково хорошо. Таким образом, следует крайне осторожно относиться к выбору концентраций, используемых при определении металлоустойчивости, особенно, при работе с ранее не изучавшимися видами и популяциями.

Наибольший техногенный пресс испытывают наземные экосистемы. Естественные уровни содержания ТМ в почвах подвержены значительным колебаниям и зависят от их концентрации в материнских породах, рельефа и климата. Анализ данных о количестве кадмия в почвах мира позволил сделать заключение о том, что его концентрация изменяется в диапазоне от 0,01 до 0,5 мг/кг (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989), по данным А. Page и F. Bingham (1973) оно может составлять 11 мг/кг, в зонах сильного загрязнения его содержание возрастает в десятки раз (Jhotmhas, Law, 1977). На незагрязненных территориях Западной Сибири (образцы 1964 - 1968 гг.), по данным В. Ильина (1991), концентрация кадмия составляет 0,01 - 0,264 мг/кг.

Валовое содержание никеля в почвах мира колеблется от 1 до 200 мг/кг (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). В почвах Западной Сибири его валовое количество изменяется от 15 до 50 мг/кг, подвижная форма составляет от валовой 30 - 40% (Ильин, 1987). Приведенные концентрации характеризуют районы антропогенно незагрязненные. Содержание никеля при загрязнении может возрастать в 2 раза и более (Лукашев и др., 1984) и даже составлять 100-кратное превышение кларка (Петрунина, 1974).

Если мировой кларк свинца в почвах составляет от 5 до 10 мг/кг, то содержание свинца в почве некоторых промышленных районов достигает нескольких десятков тысяч миллиграмм на 1 кг почвы (Никифорова, 1975).

Известно, что почва способна (до определенного предела) переводить токсические элементы в малоподвижное состояние. В фиксации ТМ основную роль играет гумусированность и дисперсность почвы, а также реакция среды (Wollan, Beckett, 1979). По данным Е. Каплуновой (1983), около 20 - 22% кадмия поглощается необменно, менее 10% его от общего количества находится в растворимой и обменной форме. Согласно данным Ф. Тихомирова с соавт. (1987) и В. Оголевой, Л. Чердаковой (1986), 64% от валового содержания никеля находится в прочнофиксированном состоянии, 20 - 30% составляют кислоторастворимые (1н НСI) формы и 1 - 5% представляют наиболее доступные водорастворимые и обменные формы.

Взаимоотношения в системе почва - растение с позиций поступления ТМ в растительный организм представляют собой сложную проблему и являются дискуссионными (Smeyers-Verbeke et al., 1978; Ягодин и др., 1988; Глазковская, 1989). Попыткой их решения можно считать создание комплексных математических моделей (Pinsky et al., 1989; Пинский, Пачепский, 1991). Между содержанием подвижных соединений никеля и кадмия в почве и их концентрацией в тканях растений не наблюдается прямой зависимости (Soil Testing..., 1973; Puckett, Burton, 1981; Farago, Cole, 1988), что существенно осложняет экологическую экспертизу. Реакция биологических свойств почвы на ТМ не всегда совпадает с их накоплением в растениях, поэтому использовать показатели биологических свойств почв как диагностический признак на получение безопасной продукции можно только

при использовании данных, полученных в системе: почва - ТМ в почве - ТМ в растениях (Тяжелые металлы..., 1994).

Изучение поведения кадмия и никеля в растениях и поиск путей управления им обусловлены потенциальной токсичностью небольших концентраций металлов для животных и человека (Сидоренко, Ицкова, 1980; Гигиена..., 1985; Гончарук, Сидоренко, 1986; Габович, Прилучина, 1987; Бандман и др., 1988; Elghany et al., 1990). Кадмий имеет очень высокий кумулятивный эффект и медленно выводится из организма животных и человека (Козаченко и др., 1987). Ряд исследователей (Садовникова, Зырин, 1985; Ягодин и др., 1989) указывают на то, что кадмий в 2 - 20 раз токсичнее для растений, животных и человека, чем другие металлы. И кадмий, и никель очень мобильны в органах растений, они способны концентрироваться не только в корнях и листьях но и что наиболее опасно, в зерне (Holstead et al., 1969; Welch, Cary, 1975; Ильин, Степанова, 1980; Гармаш, 1985; Сингх, Ракипов, 1987; Юдинцева и др., 1988; Калашникова, 1991). Так как через растениеводческую продукцию открывается пищевая цепь, то серьезную опасность представляют микроэлементозы животных и человека, а именно канцерогенез, кадмиевая кардиомиопатия, нарушение репродуктивной функции, работы почек, кишечного тракта и других систем (Михалева, Черняев, 1990; Авцын и др., 1991).

Высшие растения благодаря различным морфологическим и физиологическим свойствам способны адаптироваться к неблагоприятным факторам. Растение, являясь саморегулируемой системой, обладая мощным адаптивным потенциалом (Жученко, 1988), может быть активным компонентом в системе почва - растение. Факторы, способные вызывать повреждения в растительном организме, индуцируют у него целый комплекс защитно-приспособительных реакций. Изучение степени выраженности таких реакций позволяет проводить сравнительную характеристику устойчивости отдельных генотипов растений. Выживаемость растительных организмов, их способность сохранять высокую продуктивность в экстремальных условиях существования зависит от устойчивости всех молекулярных и клеточных систем. Познание закономерностей, лежащих в основе устойчивости к факторам среды, позволяет не только диагностировать эти свойства на разных этапах индивидуального развития, но и изменять их, о чем свидетельствуют результаты исследований J. Verkleij и H. Schat (1990), приводимые в монографии, посвященной изучению эволюционных аспектов устойчивости растений к тяжелым металлам.

Активное отношение растительного организма к воздействию неблагоприятных факторов проявляется в его адаптивных возможностях. Несмотря на то, что растения способны адаптироваться к химическим стрессам, большинство видов растений весьма чувствительны к избытку микроэлементов. Однако установить токсические концентрации для конкретного растения в естественных условиях его произрастания весьма затруднительно. Видимые симптомы токсичности могут проявиться уже в том случае, когда растения испытывают необратимые физиологические изменения. И самое главное, что касается культурных видов растений, ткани этих растений могут накопить такое количество токсического элемента, которое будет опасно для здоровья человека, потребляющего эту

растительную продукцию. Поэтому также важное значение имеет изучение адаптации растений естественных экосистем к высоким содержаниям ТМ, знание ее физиологических основ необходимо для предсказания путей развития растительного покрова в районах с возрастающей загрязненностью металлами и выработки научных подходов к его сохранению. Природные металлоустойчивые популяции могут быть использованы при создании генетического банка устойчивости высших растений к загрязнению ТМ.

Проблема устойчивости растений к загрязнению ТМ имеет как теоретическое, так и практическое значение. Очень важно получение урожая, сочетающего в себе высокую продуктивность и чистоту товарной продукции. Второе является, на наш взгляд, более существенным с позиции сохранения чистоты пищевых цепей и в конечном результате сохранения здоровья людей.

Необходимо отметить, что устойчивость для растений - это способность выжить и оставить потомство, а для человека как потребителя растениеводческой продукции, представляют интерес генотипы, способные дать незагрязненную товарную продукцию. Считаем необходимым ввести основные понятия устойчивости, которых мы придерживались при написании данного обзора. В научной и справочной литературе (Биологический ..., 1989; Реймерс, Яблоков, 1982; Чайлахян, 1982) понятия устойчивости имеют следующее трактование. Устойчивость экологическая - способность экосистемы сохранять свою структуру и функциональные способности при воздействии внешних факторов. Устойчивость биологическая - способность организмов не только сохранять свою структуру и функциональные особенности, но и давать потомство при воздействии внешних факторов.

Не все ТМ представляют одинаковую опасность для биоты. В литературе неоднократно приводились ряды ТМ по степени их токсичности для растений (Wood, 1974; Kitagishi, 1981). А. Кабата-Пендиас и Х. Пендиас (1989) констатируют, что несмотря на расхождения в опубликованных уровнях токсичности, к числу приоритетных загрязнителей как для высших растений, так и для микроорганизмов, следует отнести Hg, Cu, Ni, Pb, Co, Cd, Ag, Be, Sn. Степень токсичности элемента различна для каждого типа эксперимента, но хорошо коррелирует:

- с электроотрицательностью двухвалентных ионов;
- произведением растворимости сульфидов;
- устойчивостью хелатов;
- биологической доступностью.

Метаболические нарушения в растениях вызываются как недостатком, так и избытком микрокомпонентов питания. В литературе имеется большое число работ о вредном действии избытка микроэлементов, однако природа этих эффектов еще плохо изучена (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Спротивляемость растений действию микроэлементов не представляет собой единый механизм, а включает в себя несколько метаболических процессов:

- селективное поглощение ионов;
- пониженную проницаемость мембран или другие различия в их структуре и функциях;
- иммобилизацию ионов в корнях, листьях, семенах;

удаление ионов из метаболических процессов путем отложения в фиксированных или нерастворимых формах в различных органах;

изменение характера метаболизма - усиление действия энзиматических систем, которые подвергаются ингибированию, возрастание содержания антагонистических метаболитов или восстановление метаболических цепей за счет пропуска ингибированной позиции;

адаптацию к замещению физиологического элемента токсическим в энзиме;

удаление ионов из растений при вымывании через листья, соковыделении, сбрасывании листьев и выделении через корни.

Значительное место в проблеме металлоустойчивости растений занимает вопрос о физиологических и биохимических механизмах этого явления (Ecological..., 1991). Трудности изучения устойчивости заключаются в том, что она является комплексом физиологических свойств и процессов в растительном организме и оценить их количественный вклад в реализацию наследственного уровня устойчивости сложно (Verkleij et al., 1991). Устойчивость необходимо рассматривать не как отдельное звено обмена веществ, а в процессе многообразных и взаимосвязанных реакций метаболизма (Antonovics et al., 1971; Мельничук, 1990).

Генетическая специфика минерального питания растений в условиях загрязнения ТМ проявляется во многих морфологических и анатомических особенностях, физиологических и биохимических процессах, которые влияют на усвоение, концентрацию и содержание определенных элементов у генотипов. Эта специфика определяет структурные и метаболические изменения у растений. Согласно многим обзорным работам (Гуральчук, 1994; Молчан, 1996), выделим основные изменения, вызываемые повышенным содержанием ТМ в субстрате, и подробнее остановимся на каждом процессе.

Глава 2. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ИНАКТИВАЦИИ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

2.1. Ионный транспорт

В настоящее время приобретает актуальность проблема функционирования системы ионного поглощения в широком диапазоне концентраций, а также изучение пластичности транспортного аппарата, в том числе изменение проницаемости клеточных мембран. Многолетние исследования по изучению ионного транспорта проведены одним из самых крупных ученых в этой области исследований - Е. Epstein (1972). Обзор по различию генотипов растений в поглощении и транспорте, накоплении и использован ии ионов железа, азота, фосфора, калия, кальция, магния, марганца, бора, меди, цинка и молибдена сделан R. Clark (1983). Изучая различные по кислотоустойчивости генотипы растений, Э. Климашевский (1991) рекомендует использовать показатель катионообменной емкости корней при характеристике физиологической активности корневой системы. Л. Воробьев (1988) считает, что более простым в экспериментальном исполнении является измерение H^+ -емкости. Ацидофицирующая активность корневой системы, связанная с работой мембранных АТФ-аз, рассматривается автором как источник движущей силы для поглощения элементов минерального питания растений. E. Marre (1979), J. Cheeseman и J. Hanson (1979), учитывая метаболическую природу электрических явлений, доказали регуляторную функцию биоэлектрических явлений в физиологических процессах. Интенсивное изучение транспортного аппарата мембран в последние годы проводится не только с целью оптимизации минерального питания, но и в связи с изучением устойчивости растений к неблагоприятным условиям ионного соотношения в субстрате. Активная секреция протонов из клеток корней - один из процессов трансмембранных потоков в растении. Способность растений смещать реакцию среды описана еще Д. Сабининым (1965).

При исследовании транспорта ионов кадмия в тонопласте корней овса D. Salt и G. Wagner (1993) доказали взаимосвязь в транспорте ионов кадмия и водорода.

Взяв за основу электроаналитический способ экспресс-диагностики потенциальной продуктивности растений, разработанный Л. Воробьевым и Н. Егоровой (1989), и при непосредственном участии в проведении экспериментов Н. Егоровой (ИПиФ РАН, Пушкино), нами был изучен трансмембранный перенос протонов (H^+ -отток) и поглощение макроэлемента калия (K^+ -приток) в условиях загрязнения питательной среды никелем на сортах пшеницы, контрастных по устойчивости к никелю. В процессе

исследований измерялась функциональная активность мембранных белков, выполняющих трансмембранный перенос протонов в растительных клетках двух сортов пшеницы: устойчивого сорта Новосибирская 67 и неустойчивого С. Spring, оценивалась ацидофицирующая активность как интегральный показатель транспортной активности калия в присутствии в среде ионов загрязнителя - никеля. Эксперимент проводился в диапазоне растущих концентраций поллютанта. Проростки сорта С. Spring имели более выраженную депрессию накопления биомассы на всех (3, 6, 9 мг/л) нагрузках никеля. Показатель накопления воздушно-сухого вещества является результатом целого комплекса физиологических процессов. Функциональная активность транспорта ионов в корневой системе - один из них. Исследования H^+ -оттока и K^+ -притока с течением времени достоверно различались у контрастных по устойчивости сортов пшеницы (неопубликованные данные В. Барсуковой, Н. Егоровой).

Так как мембрана растительной клетки - первый барьер, который преодолевают ТМ, то нарушения в соотношении питательных элементов в растительном организме непосредственно связаны со сбоями в работе мембран в первую очередь. Этот факт доказывается рядом авторов, проводивших свои исследования с разными культурами и металлами. О. Воскресенская (1987) изучала влияние цинка на барьерные функции мембран у овса; S. Cocucci, S. Morgutti (1986) - никеля, кобальта, цинка у кукурузы; R. Rose et al. (1990); R. Rose, I. Picazo (1990) - кадмия и никеля у риса; G. Geuns et al. (1992) - кадмия у бобовых; P. Pandolfini et al. (1992) - никеля у пшеницы.

Одной из причин адаптации растений к избытку ионов металлов J. Cumming, G. Taylor (1990) считают транспорт ионов металлов из цитоплазмы.

2.2. Изменение активности ферментов

Изучение ферментативной активности обусловлено сложностью их выделения и несовпадением результатов, наблюдаемых *in vivo*, с результатами полученными на выделенных ферментах. Это подтверждает работа А. Косицина и Н. Алексеевой-Поповой (1983), в которой приводится обзор довольно многочисленных исследований действия ТМ на ферментативную активность. Авторы изучали механизм токсического действия ТМ и генотипическую адаптацию видов к их действию и показали, что цинк, кадмий, свинец инактивируют за счет денатурации белков на 50% большинство ферментов при концентрациях 10^{-4} и 10^{-6} М, медь - при концентрации 10^{-9} и 10^{-6} М. Повреждение ферментов относится к главным факторам токсического действия ТМ. Выработка металлоустойчивых ферментов за счет изменения их молекулярных свойств является одним из механизмов адаптации у растений устойчивой популяции.

Е. Виноградова с соавт. (1990), изучая влияние промышленных токсикантов на пероксидазу листьев тополя канадского, установили, что пероксидаза, выделенная из растений техногенных экотопов, менее чувствительна к действию высоких концентраций меди, фенола и пиридина.

Работы R. Cox, T. Hutchinson (1980); J. Qureshi, H. Collin (1981) также

объясняют механизм формирования устойчивости у растений выработкой металлоустойчивых ферментов. J. Qureshi с соавт. (1986), работая с культурой ткани *Agrostis tenuis*, пришли к выводу, что она способна синтезировать металлоустойчивый фермент, но механизм накопления металлов культурой тканей и интактным растением различен.

Т. Игошина и А. Косицин (1990) показали, что очищенная карбоангидраза из листьев неустойчивых популяций перловника поникающего инактивируется свинцом, в то время как фермент устойчивой популяции и клона активируется им. Мунир Аль-Хабиб Аль-Аруд и Т. Яцюк (1990) доказали, что имеет место изменение изоферментного состава полифенолоксидазы и пероксидазы озимой пшеницы при добавлении в питательную смесь нитрата свинца. P. Chongpradithum с соавт. (1992) установили увеличение экспрессии генов цитозольной Cu, Zn-супероксиддисмутазы под влиянием избытка меди.

Изучая влияние никеля (3, 6 и 9 мг/кг почвы) на биохимические процессы у люцерны синегибридной, В. Оголева, Л. Чердакова (1986) установили, что увеличение концентрации никеля приводит к повышению активности аскорбиноксидазы, пероксидазы и каталазы, а также содержания аскорбиновой кислоты. При этом отмечено угнетение активности полифенолоксидазы. Можно сделать предположение, что подобная активация окислительно-восстановительных процессов свидетельствует не только об улучшении обмена веществ, но и о возможности участия ферментов в процессе формирования защитных функций растительного организма в случае присутствия токсической дозы металла.

При выращивании фасоли на среде с избытком цинка В. Давыдова, К. Моченят (1980) обнаружили возрастание активности ведущего фермента биосинтеза фенолов - фенилаланин-аммиакилазы, что подтверждает факт увеличения содержания фенолов в условиях загрязнения цинком. Этот вывод согласуется также с исследованиями Ю. Смирнова (1982), показавшего, что избыток никеля, хрома и бора обуславливает значительное увеличение общего содержания фенольных соединений в растительном организме. Важно отметить, что это увеличение наблюдалось до проявления визуальных симптомов токсичности.

Изучая ферментативную активность растений ячменя сорта Московский 121 в условиях произрастания на почве с повышенным содержанием цинка, никеля и марганца, Н. Краснова (1990) установила, что самым чувствительным ферментом к загрязнению указанными металлами является инвертаза. В присутствии солей никеля и цинка ее активность уменьшилась в 3 раза, при внесении марганца в 1,4 раза. Действие щелочной фосфатазы ингибировалось в 2,3 раза под действием никеля. Активность кислой фосфатазы незначительно уменьшалась при внесении цинка и марганца.

2.3. Образование комплексообразующих агентов

Устойчивость растений к повышенным дозам ТМ в субстрате может быть обусловлена индуцированным синтезом низкомолекулярных белков - металлотионеинов. Интенсивное изучение так называемых "шоковых" белков начало проводиться с начала 80-х годов. Показано, что связывающие металлы белки растений характеризуются низкой молекулярной массой (до

10 кД), высоким содержанием цистеина (30%). Гены металлотионеина идентифицированы у грибов *Candida glabrata*: при экспозиции с медью установлена экспрессия двух генов - MT 1 и MT2 (Reddy, Prasad, 1992). Также ген металлотионеина описан A. de Framond (1991) у кукурузы и I. Kawashima с соавт. (1991) - у сои. Некоторые исследователи выделяют фитохелатины, которые состоят из линейных цепей глютаминовой кислоты и цистеина с конечным глицином (Grill, 1990). По мнению G. Reddy и M. Prasad (1992), фитохелатины относятся к классу металлотионеинов, они также связывают ионы ТМ в виде тиолатных комплексов. Многие ионы ТМ образуют такие комплексы: кадмий, никель, ртуть, свинец. Кроме белков типа металлотионеинов и фитохелатинов в растениях в ответ на повышенное содержание ТМ может индуцироваться синтез фитоалексинов (Kodama Osamu et al., 1988; Novak et al., 1986).

По мнению М. Бернацкой с соавт. (1976), в условиях ионной токсичности происходят существенные перестройки в синтезе белков. При этом активность митохондрий трансформируется в низкоэнергетическое состояние: повышается скорость поглощения кислорода при одновременном снижении сопряженности процессов окисления и фосфорилирования. Так как информационный поток идет по схеме ДНК - РНК - белок - признак, то существуют белки, влияющие на активность митохондрий и образующиеся под влиянием ионного стресса - "стрессовые белки", предохраняющие клетки от летального исхода при действии на растения ингибирующих их рост факторов (Рост..., 1988).

Работа А. Соболева с соавт. (1982) свидетельствует о том, что при избыточном поступлении кадмия в растение начинается усиленное продуцирование аминокислот, которые необходимы для перевода кадмия в нетоксичную форму или же для синтеза специального белка - металлотионеина, связывающего кадмий.

Т. Богдан и Е. Ткачук (1990) связывают устойчивость пшеницы сорта Киянка к присутствию лития в почве с возросшим содержанием пролина в листьях и колосе.

Некоторые ученые связывают металлоустойчивость с выработкой иных комплексообразующих агентов. Так, по мнению R. Turner (1969), такой комплексообразующий агент в своем составе содержит серу, которая играет существенную роль в связывании металла. В работах P. Pelosi с соавт. (1976), L. Pancaro с соавт. (1978) показано, что накопление никеля в листьях некоторых видов *Alyssum* сопровождается синтезом большого количества яблочной и молочной кислот, образующих с никелем прочные связи. R. Karamonos с соавт. (1976) и Н. Дубова с соавт. (1988) описывают соединения, способные комплексовать металл. Это низкомолекулярные белки (с молекулярной массой до 10000), богатые цистеином, а также высокомолекулярные (с массой более 50000). Данные соединения локализованы в цитоплазме клеток корней. Кадмий также может образовывать низкорастворимый комплекс с фосфатами (Sillen, Martell, 1964).

У устойчивой к цинку популяции *Agrostis tenuis*, сформировавшейся вблизи завода, цинк в листьях связывается яблочной кислотой с образованием растворимого комплекса. Содержание яблочной кислоты в листьях устойчивой популяции составило 1,72 мкМ/г сырого вещества по сравнению с 0,89 мкМ/г в листьях неустойчивой популяции. Яблочная

кислота при этом играет роль переносчика цинка из цитоплазмы в вакуоль (Ernst, 1976).

Сравнивая листья табака, выращенные в условиях загрязнения ртутью, с листьями контрольного варианта, P. Pelosi с соавт. (1976) установили, что этот металл связывался в тканях листьев с цистеином, глутаминовой кислотой и глицином. В контрольных листьях эти соединения не были обнаружены.

Характеризуя формы растворимого кадмия и никеля в корнях различных культур (кукуруза, бобы, капуста, рис), Y. Guo, H. Marshner (1995) отмечают фитохелаты, которые можно выделить из протеинов и низкомолекулярных растворов посредством гель-фильтрации, методом, предложенным N. Mutoh, Y. Hayashi (1991). Авторы приводят данные концентраций кадмия, никеля и цинка, выделенные из 80 фракций растворимой части этих металлов. Первый пик на диаграмме (фракция 20 - 24) соответствует высокомолекулярным соединениям, второй (31 - 46) - соединениям подобным фитохелатам (Baunemann, Hofner, 1991; Becher, Hoefner, 1994), третий (50 - 65) - низкомолекулярным соединениям, таким как органические кислоты, аминокислоты и, вероятно, свободные ионы металлов. Больше всего кадмия в корнях бобов и капусты было обнаружено в виде низко- и высокомолекулярных соединений и меньше всего в виде фитохелатов. Напротив, у кукурузы и риса большие количества растворимого кадмия были представлены фитохелатами. Цинк и никель не были обнаружены во фракциях, представленных фитохелатами. Никель отмечен только во фракции низкомолекулярных соединений в корнях бобов и кукурузы.

W. Rauser (1990); J. Steffens (1990) также выделяют полипептиды как основной компонент в связывании кадмия при срабатывании механизма детоксикации. Они также предполагают необходимость этого связывания в распределении металла между надземной и подземной частями растений.

Участие пептидов в межклеточном связывании кадмия в листьях табака отмечают R. Vogeli-Lange, G. Wagner (1990). Изучение роли кадмийсвязывающих пептидов в проявлении степени устойчивости табака к токсическим дозам кадмия было диссертационной темой исследования R. Vogeli-Lange (1990).

P. Florijn с соавт. (1993) обнаружил у генотипов кукурузы, выращенных в условиях кадмиевого загрязнения, различия в количестве кислоторастворимых тиолсодержащих соединений. У линий, исключаящих накопление кадмия в надземной части, концентрация этих соединений была ниже по сравнению с загрязненными линиями. Это можно объяснить тем, что формирование кадмийсвязывающих полипептидов вызывает различия в распределении металла по растению.

Измерения в корневом экстракте бобов и двух инбредных линий кукурузы (B₃₇ и F₂) растворимой фракции кадмия Y. Guo, H. Marscher (1995) показали, что меньше всего (29%) эта фракция была у бобов. Необходимо отметить, что линии кукурузы отличались накоплением кадмия: у B₃₇ его содержание выше. Растворимая фракция кадмия в корнях линии B₃₇ составила 58,6%, а у F₂ - 60,1%. В опытах также применялся ингибитор синтеза фитохелатов - бутионинсульфоксимин. Наибольший эффект от ингибитора отмечен для кукурузы. Наиболее низкое содержание кадмия в

растворимой форме и более низкий синтез фитохелатов в корнях бобов по сравнению с линиями кукурузы, возможно, является основной причиной более низкой транслокации кадмия из корней в надземную часть бобов. В данном случае авторы рассматривают фитохелаты как соединения, способствующие транспорту металла. Образование фитохелатов в корнях проростков кукурузы в условиях кадмиевого загрязнения отмечают A. Tendorf, W. Rauser (1990).

Ассимиляция растениями железа, марганца, цинка и меди в условиях различной обеспеченности железом, а также связывание ТМ с никотинаминовой и лимонной кислотами было изучено A. Pich с соавт. (1994). У двух генотипов томата, различающихся по содержанию никотинаминовой кислоты (дикий тип содержит ее, а мутант - нет), в шести частях надземной части растений и трех частях корней измерялось содержание поглощенных ТМ. Положительная корреляция между уровнем железа и концентрацией никотинаминовой кислоты отмечена только для кончика роста побега и киселемного сока дикого типа томата. Высокая корреляция между содержанием меди и транслокацией никотинаминовой кислоты, а также высокая стабильность комплекса меди с никотинаминовой кислотой позволяет сделать заключение о хелатировании меди в киселеме, в то время как транслокация железа, марганца, цинка не зависит от никотиновой кислоты. Эти же два типа томата были объектами исследований A. Pich, G. Schotz (1993) при изучении влияния никотинаминовой кислоты и уровня железа на активность 4-железосодержащих и 2-железосодержащих ферментов. Применение никотинаминовой кислоты по-разному влияет на активность аконитазы, каталазы, пероксидазы в листьях и корнях мутантного и дикого типов томатов. Уровень железа в среде не влиял на активность NAD-малатдигидрогеназы и фосфофруктокиназы в экстрактах как корней, так и листьев.

С позиции активности ферментов в различных надземных и подземных частях растений ячменя, отличающихся отношением к уровню железа в питательной среде, представляет интерес работа A. Walter с соавт. (1995). Образованию фитохелатов и их функциональной активности посвятили свое исследование E. Grill с соавт. (1991).

2.4. Роль корней в формировании механизма устойчивости растений к тяжелым металлам

Одну из самых важных функций в защите растений от избытка ТМ берет на себя корневая система. Способность корней накапливать избыточные ионы описывают многие авторы (Растения..., 1983), но одним из первых высказал идею о защитной функции корневой системы в присутствии избыточного количества ионов E. Ратнер (1950). Задерживая ионы, корни способствуют сохранению элементного состава в надземных органах. Задержка поглощения ТМ корнями, их способность перераспределять металлы между первичными и вторичными корнями в пользу первых, является приоритетным путем детоксикации у растений. Вместе с тем, в большинстве случаев, у

металлоустойчивых форм усилено поглощение металлов, которые, как правило, накапливаются в корнях (Jarvis et al., 1976; Dabin, Marafaute, 1978; Garcia et al., 1979; Ковда и др., 1979).

Транспорт ионов изменяется таким образом, что концентрирование ТМ происходит в корнях. Так, в опытах S. Jarvis с соавт. (1976) 88% поглощенного кадмия оставалось в корнях растений. В экспериментах W. Garcia с соавт. (1979) содержание кадмия в корнях опытных растений кукурузы по сравнению с контрольным вариантом возросло в 59 раз, тогда как в стеблях и листьях - в 7,5 и 5,5 раз, соответственно.

В экспериментах с культурой овса, выбранной как наиболее чувствительной к загрязнению ТМ, В. Ковда с соавт. (1979) установили, что возрастающие дозы ртути (25 - 500 мкг/л) и свинца (25 - 500 мг/л) вызывают у растений в первую очередь морфологические изменения у корней. Корни растений были укорочены и утолщены по всей длине, полностью отсутствовали боковые корни и корневые волоски. Очевидно, в первую очередь, нарушается зона меристемы, затем зона растяжения клеток, где в обычных условиях идет образование корневых волосков. В результате нарушения функции корней, уменьшения их поверхности и постепенного отмирания сильно снижается способность к поглощению ими питательных веществ, что приводит к гибели растений (500 мг/л свинца). Что касается поступления ртути и свинца в растения, то уже на 7-е сутки эксперимента концентрация металлов в корневой системе была в 2 - 2,5 раза выше, чем в надземной части. В области концентраций от 25 до 200 мкг/л ртути и 25 - 500 мг/л свинца поступление металлов в надземную часть растений незначительное, в то время как в корнях отмечается накопление поллютантов. Дальнейший рост дозы металлов приводит к резкому увеличению их содержания в надземной биомассе. Из этого следует, что до определенной концентрации поллютантов в питательном растворе, генетически контролируемый аппарат ионного транспорта химических элементов в растениях способен регулировать поступление металлов. Сбой защитных функций корневой системы отмечен при дозе, превышающей 200 мкг/л ртути и 200 мг/л свинца.

Интересные данные о соотношении растворимой и нерастворимой фракции кадмия и никеля в корнях различных культурных растений получены Y. Guo, H. Marschner (1995). Больше всего (59%) была растворимая фракция кадмия в корнях кукурузы, в то время как в корнях капусты эта величина составила всего 10,1%, а у бобов - 20%. Иная картина наблюдается в экспериментах с никелем: наибольший процент растворимой фракции отмечен для бобов (46,5%), а у кукурузы - 28,4%. Величина растворимой фракции ТМ объясняет их различную транслокацию в надземные органы.

Как бы не была привлекательна идея задержки ТМ на границе почва - растение с позиции чистоты растительных тканей, на практике чаще приходится сталкиваться с зависимостью между концентрацией ТМ в субстрате и растительных тканях. Анализ литературных данных позволяет сделать заключение, что для многих устойчивых видов растений характерно более высокое концентрирование ТМ в корнях. Изучение О. Гамзиковой и В. Бар-суковой (1996) распределения кадмия и никеля по органам пшеничного

растения позволило сделать вывод о том, что, начиная с ранних этапов развития и на протяжении всего онтогенетического цикла, корень берет на себя основные концентрирующие функции. Отношение концентрации металла в корнях к его содержанию в надземных органах можно интерпретировать как “эффект задержания”. Анализ сортов двух видов пшениц, представляющих группы с различным типом устойчивости к ТМ, позволяет сделать заключение, что видоспецифическая принадлежность не вносит достоверного вклада в проявление рассматриваемого признака, однако тип устойчивости имеет существенное значение. Эффект задержания ТМ в корнях высокоустойчивых сортов мягкой и твердой пшеницы в 1,9 - 2,0 раз выше, чем у неустойчивых сортов.

Исследования В. Ильина и М. Степановой (1980) распределения свинца и кадмия в растениях пшеницы также свидетельствуют о задержке большого количества ТМ корнями растений.

Изучая распределение ртути по органам (корни, пленки, листья, солома) у пшеницы, гороха, капусты цветной, салата листового, М. John (1972) показал, что основное количество поглощенной ртути аккумулировалось в корневой системе. При сравнении двух вариантов загрязнения ртутью: 4 и 20 мг/кг $HgCl_2$, можно сделать вывод, что защитные функции корней более четко проявились при внесении более высокой дозы ртути.

В опытах с томатами при загрязнении кадмием и никелем питательной среды, при дозе кадмия 22,5 мг/л накопление его в плодах было в 29,7 раза ниже, чем в корнях. При нагрузке никеля 15 мг/л в плодах накопилось в 4,2 раза меньше загрязнителя.

Ограничение поступления ТМ в надземную часть растений - один из механизмов, определяющих устойчивость. Физиологический смысл этого явления, вероятно, состоит в снижении концентрации металла в тех участках, где наиболее активно протекают процессы биосинтеза. Р. Peter-son (1975) утверждает, что растения, произрастающие на почвах богатых ТМ, не могут предотвратить поступления последних и только ограничивают их накопление и передвижение.

Исследование распределения и взаимодействия лития, цинка, марганца по компартментам растений томата, гороха и кукурузы при первичном поглощении изолированными корнями позволило установить Л. Кузьменко, Л. Сивак (1990), что кинетика поступления этих металлов в графическом изображении представляет сложную трехкомпонентную кривую, что соответствует трем пространствам в тканях корней: свободного, метаболического и запасного. Ингибирование цинком и марганцем поглощения лития из растворов разных концентраций носит неконкурентный характер. Литий как координационно более слабый элемент не влияет на поглощение марганца и незначительно стимулирует поглощение цинка из растворов низких концентраций.

Помимо того, что корневая система способна аккумулировать ТМ, тем самым изменяя поток металлов в надземные органы, также может иметь место изменение поглощения ионов из-за выделений корневыми системами аминокислот и других соединений в субстрат. Эти соединения вступают в реакцию с ионами металлов, образуя малоактивные соединения. Например, барьерные функции корневой системы проявляются путем образования

комплексов металла с труднорастворимыми фосфатами и пектинами (Алексеева-Попова, 1990).

Исследуя транслокацию цинка и кадмия из корней в надземную часть растений ячменя и овса, А. Лурье с соавт. (1995) сделали заключение о том, что механизмы, препятствующие транспорту в надземную часть и репродуктивные органы, особенно действенны в отношении кадмия и значительно менее выражены для цинка. Для кадмия эти механизмы проявляются при любых уровнях содержания его в почве, а для цинка - только при высоких уровнях, значительно превышающих фоновые.

Механизмы, контролирующие поглощение ТМ растением, можно объединить в определенные группы согласно принципу их действия (Нестерова, 1989; Гуральчук, 1994; Мельничук, 1990). Все эти группы можно поделить на два типа: внутренние и внешние (Гуральчук, 1994). Внутренние механизмы обуславливают детоксикацию поступивших в растения металлов посредством их хелатирования органическими кислотами, белками, компартиментации в вакуоли, появления устойчивых к металлам ферментов. Внешние механизмы, по мнению J. Antonovics с соавт. (1971), не связаны с жизнедеятельностью растительного организма. Они выступают как следствие свойств почвы, способных уменьшить поток ионов металла из почвы в растение. Другая версия, касающаяся внешних механизмов устойчивости, не исключает роли самого растительного организма. Выделение корнями хелатирующих лигандов или органических кислот определяет их связывание с ТМ, в результате чего поглощение последних растениями уменьшается. Доступность некоторых металлов (Fe, Mn) зависит от редокс-потенциала (Taylor, 1987). Эту версию подтверждают исследования Е. Сердюк и Ж. Гуральчук (1987), показавших, что под влиянием кислых корневых выделений может происходить превращение недоступных для растений оксидов ТМ в легкоусвояемую катионную форму.

G. Taylor (1987) к внешним относит механизмы исключения из симпласта ионов, которые предотвращают поступление ТМ в растение и обогащение ими чувствительных метаболических сайтов. Автор выдвигает следующие гипотезы, объясняющие способы препятствия растениями поступлению ТМ в них: иммобилизация металлов в клеточной стенке; выделение хелатирующих лигандов, формирование редокс-барьеров на плазматической мембране; создание pH-барьера на плазмалемме.

Большой интерес представляет изучение распределения ТМ между различными участками корней. К сожалению, выводы ученых относительно локализации ТМ в тканях корневой системы противоречивы и трудно выявить какую-либо закономерность, поэтому рассмотрим конкретные результаты отдельных исследований.

При высоких концентрациях ТМ базальные части корней накапливают значительно большие концентрации Pb, Zn, Cd, чем апикальные (Нестерова, 1989). Однако М. Wierzbicka (1987) выделяет в корнях другие барьеры апопластного транспорта ТМ - слой клеток протодермы с прилегающими клетками меристемы и эндодермы, а также барьер симпластного транспорта - клетки центральной части апикальной меристемы, которые защищают покоящийся центр и центральную часть чехлика. Максимальное количество свинца накапливается в периферических слоях коры и центральной группе

апикальных клеток меристемы.

R. van Stevenink с соавт. (цит. по Гуральчук, 1994) показали, что аккумуляция цинка у изученного экотипа *Deschampsia caespitosa* происходит в клетках коры кончиков корней. Цинк был локализован в вакуолях в виде фитата.

Изучая локализацию цинка в молодых корнях, F. Hammet (1929) утверждает, что основное количество металла накапливается в меристематической части. Этот вывод подтверждают труды Н. Kocić с соавт. (1982), показывающие, что при воздействии ацетата цинка на корни лука основным местом локализации металла оказались протопласты меристематических клеток.

Закономерности распределения свинца, кадмия, цинка по тканям корня изучены недостаточно. Известно, что апикальные участки корней по содержанию металлов могут отличаться от базальных. Во многих исследованиях отмечается, что при высоких концентрациях металлов в среде базальные части корней накапливают значительно больше свинца, кадмия, цинка, чем апикальные, особенно в устойчивых популяциях. S. Lane и E. Martin (1982) предполагают, что поступление свинца в меристематическую зону корней проростков редьки посевной снижается либо в результате высокой интенсивности делений, либо из-за барьеров давления в апопласте, которые возникают в клетках, окружающих покоящийся центр. С помощью инкубации проростков редьки посевной в растворах, содержащих от 0,1 до 10 мг-экв/л свинца, установлено, что в корневом чехлике свинца содержалось значительно меньше, чем в тканях корня. Основное количество металла было связано с клеточными стенками эндодермы и частично - с лигнифицированными стенками ситовидных трубок флоэмы. В местах вторичного утолщения, а также в местах разрыва эндодермы боковыми корнями концентрация свинца была выше. Применение электронной микроскопии показало, что свинец в коре преимущественно перемещается по апопласту. Вероятно, на ранних этапах онтогенеза барьерная роль эндодермы выражена слабо и металл проникает во флоэмные пучки дифференцирующего корня.

Иного мнения придерживаются L. Tyler и M. McBridge (1982), E. Van Valen с соавт. (1980), они отмечают преимущественное накопление кадмия в базальных частях корней. Причину этого явления ученые видят в параллелизме между передвижением и локализацией в растениях кадмия и кальция. Накопление кальция является одной из причин отвердевания пектиновых веществ клеточной стенки при выходе клетки из зоны растяжения, т. е. на пути продвижения к базальной части корня.

D. Godbold, G. Walter (1982), изучая устойчивость щучки дернистой к присутствию цинка, установили, что при малых концентрациях металла в питательном растворе (до 1 мМ /л) содержание цинка в апикальных участках корней было выше, чем в базальных. При более высоких концентрациях (от 100 мМ/л) соотношение резко менялось: апикальные участки корней содержали значительно меньше металла, чем базальные, хотя по абсолютному содержанию цинка растущая часть корней растений устойчивого экотипа в 3 раза превышала апикальную часть корней растений неустойчивого экотипа. Поэтому авторы высказали предположение, что

устойчивость к цинку, в основном, определялась устойчивостью меристематической зоны корней.

2.5. Задержка ростовых процессов

Растения являются чуткими индикаторами геохимической среды. Сложным и методически не проработанным является вопрос о содержании поллютантов в тканях растений и угнетении ростовых процессов. Наиболее часто используются два критерия оценки: темпы продукционного процесса, а в конечном итоге урожай растениеводческой продукции, и накопление ТМ в органах растений. R. Davis с соавт. (1978) установили верхний критический уровень потенциально токсичных металлов (серебро, мышьяк, бор, барий, бериллий, кадмий, кобальт, хром, медь, ртуть, литий, молибден, никель, свинец, селен, титан, ванадий и цинк) для растений ячменя. При оценке токсичности принято положение о том, что уровень урожайности зависит в основном от концентрации токсических элементов в активно растущих тканях, а в качестве теста взято не менее, чем 10%-е понижение урожая. В литературе за критерий оценки устойчивости растений к ТМ многие исследователи берут эффективную дозу металла (ED_{50}), при которой происходит снижение урожая наполовину (Graig, 1978; Wong, Bradshaw, 1978).

A. Anderson с соавт. (1973) показали, что у овса снижение накопления сухого вещества проявилось при содержании никеля в листьях от 24 до 308 мг/кг сухого вещества. По данным R. Davis с соавт. (1978), Г. Тэмп и И. Лянгузой (1986), у проростков ячменя и подсолнечника снижение накопления биомассы происходило при концентрации никеля в листьях, соответственно 26 и 130 мг/кг. L. Gough с соавт. (1979), изучая влияние металлов на рост и развитие растений, установили следующий угнетающий диапазон никеля: от 40 до 246 мг/кг. По обобщенным данным для большинства видов растений нормальное содержание никеля в надземной части составляет 0,1-5,0 мг/кг, токсическое - 10,0-100,0 мг/кг (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Так как товарной частью пшеницы является зерно, то загрязнение его ТМ представляет серьезную опасность для здоровья животных и человека.

Кадмий является более сильным токсикантом, чем никель, так как оказывает угнетающее действие на растение при более низких концентрациях. Изучая реакцию 9 культур в диапазоне концентраций кадмия от 0,1 до 10 мг/л, A. Page с соавт. (1972) установили, что уменьшение урожая на 50% у каждого вида растений вызывали различные концентрации кадмия: у свеклы и бобов - 0,2 мг/л, кукурузы и салата - 1,0, томатов и ячменя - 5, капуста - 9 мг/л. В тканях при этом аккумулировалось также различное количество кадмия. Так, при концентрации кадмия в растворе 0,1 мг/л в листьях бобовых содержалось 9 мг/кг сухого вещества, в листьях кукурузы - 90 мг/кг. При концентрации кадмия 10 мг/л максимальное его количество было в листьях ячменя - 175 мг/кг. Для всех культур концентрация загрязнителя в тканях увеличивалась с ростом его в среде. S. Jarvis с соавт. (1976) на 23 видах растений доказали, что концентрация

кадмия в корнеплодах выше, чем в тонких корнях, а также подтвердили акропетальное распределение поллютанта.

В экспериментах с ртутью и свинцом (Ковда и др., 1979) было установлено, что увеличение содержания в питательном растворе свинца вдвое выше его фоновых концентраций (10 - 15 мг/кг для почв России) приводит не только к уменьшению биомассы в целом, но и к снижению веса репродуктивных органов в 2 раза и более. Для ртути такой концентрацией была доза, равная 500 мкг/л. Снижение накопления биомассы у овса происходило, в основном, за счет уменьшения массы надземных органов.

Изучая влияние кобальта (25 и 50 мг/кг почвы) на урожай двух культур: овса и вики, Е. Юдинцева с соавт. (1990) показали, что вегетативная масса у овса увеличилась на 4 - 58 %, а у вики уменьшилась на 6 - 41% по сравнению с контрольным вариантом. В условиях загрязнения кадмием (70 мг/кг почвы) урожай овса увеличивался на 86 - 118%, а растения вики полностью погибали. При этом, у овса наблюдалось усиленное кущение. Действие кадмия на растения вики также можно объяснить способностью высоких доз кадмия подавлять процессы симбиотической азотфиксации (Vigue, 1981).

Использование альготеста на морской диатомовой водоросли *Coscinodiscus granii* (Привезенцев и др., 1995) позволило измерить и оценить скорость размножения клеток и скорость роста водоросли в присутствии в среде растворимых солей кадмия и никеля. Доказано, что коэффициенты скорости размножения зависят от концентраций солей.

Также неоднозначны литературные данные, описывающие темпы ростовых процессов в связи с устойчивостью к металлам. Одна точка зрения заключается в том, что выработка устойчивости к металлам требует дополнительных затрат энергии, и устойчивые растения имеют более низкую (на 20 - 50%) продуктивность, чем неустойчивые (Ernst, 1976). Вместе с тем, есть исследования, доказывающие увеличение ростовых характеристик у устойчивых форм по сравнению с неустойчивыми (Broyer, 1972; Stenlid, 1977).

В связи со слабой освещенностью в литературе изменчивости макро- и микроэлементного состава растений под воздействием ТМ составлены сводные таблицы (по доступным литературным источникам), в которых изучается эффект дозы кадмия и никеля только на накопление сухого вещества пшеницы (табл. 2.1, 2.2). Представленные данные позволяют рассмотреть действие доз ТМ на растение в зависимости от субстрата: водный раствор, песок, почва. Еще раз подтверждается положение, что первичным процессом является накопление металла в растении, а вторичным - угнетение продукционного процесса.

Т а б л и ц а 2.1

Влияние кадмия на его концентрацию в растении пшеницы и накопление биомассы

Доза кадмия, мг/л, мг/кг	Концентрация кадмия, мг/кг			Степень угнетения накопления биомассы, %		Литературный источник
	корни	листья	зерно	в вегетативной массе	зерне	
1	2	3	4	5	6	7

Водная культура

0,01 - 0,05	Изменений нет по сравнению с контролем	Изменений нет по сравнению с контролем		Изменений нет по сравнению с контролем		Jarvis et.al., 1976
0,25		21,0		До 30		
3,0 - 4,0	450 - 850*	19,2 - 37,3*		До 30 - более 60*		A**

Песок

1,0			2,0	До 30	Изменений нет по сравнению с контролем	Гармаш, 1986
3,0			7,6	То же		
5,0	678	19,1	4,5	-"-	До 30	
10,0	1190	25,3	8,0	-"-	То же	
15,0	2620	36,4	6,8	До 60	До 60	

Почва дерново-подзолистая

0,5 - 1,0	47,0	7,0	0,1 - 1,6	Изменений нет по сравнению с контролем	Изменений нет по сравнению с контролем	Ильин, Степанова, 1980
-----------	------	-----	-----------	--	--	------------------------

1	2	3	4	5	6	7
4,0 - 5,0		2,1	2,0 - 4,6	До 30	Изменений нет по сравнению с контролем	Ильин, Степанова, 1980; Сингх, Ракипов, 1987
8,0 - 70,0	898	2,7 - 47,0	7,3 - 14,2	До 60	До 30	Ильин, Степанова, 1980; Сингх, Ракипов, 1987; Юдинцева, 1988
140,0			9,3 - 15,2	Более 60	Более 60	Юдинцева, 1988; Калашникова, 1991

Почва чернозем выщелоченный

0,5 - 1,0	20,0	1,2	0,4 - 0,6	Изменений нет по сравнению с контролем	Изменений нет по сравнению с контролем	Ильин, Степанова, 1980
5,0			2,3	До 30	То же	
10,0 - 25,0	25 - 397	7,0 - 19,0	1,2 - 20,0*	То же	До 30	Ильин, Степанова, 1980; А**
50,0	130	14,4	8,3 - 17,4*	До 60	До 60	А**

Примечание * - изменчивость показателя обусловлена сортоспецифическими особенностями,
 А** - экспериментальные данные О. Гамзиковой, В. Барсуковой.

Т а б л и ц а 2.2

Влияние никеля на его концентрацию в растении пшеницы и накопление биомассы

Доза никеля, мг/л, мг/кг	Концентрация никеля, мг/кг			Степень угнетения накопления биомассы, %		Литературный источник
	корни	листья	зерно	в вегетативной массе	зерне	
1	2	3	4	5	6	7

Водная культура

1	< 1000*	10 - 30*		Изменений нет по сравнению с контролем		A**
3 - 4	2000 -	40 - 80		До 30 - более 60*		
10	> 4000	> 80		Более 60		

Почва дерново-подзолистая

3			3,2	Изменений нет по сравнению с контролем	Изменений нет по сравнению с контролем	A**
10 - 20		9,4 - 12,9	11,8 - 25,2	То же	То же	Сингх, 1987
30		12,9	13,1 - 52,1	Изменений нет по сравнению с контролем	До 30	Сингх, 1987; A**
100		3,8	8,4	До 30	До 30	Тихомиров и др., 1987
200		24,6	5,5	То же	То же	
250		56,7	30,7	До 60	"-"	

Окончание табл. 2.2

1	2	3	4	5	6	7
Почва чернозем выщелоченный						
50	982	21,3	6,0	Изменений нет по сравнению с контролем	Изменений нет по сравнению с контролем	A**
100	1958	49,1	6,7 - 11,2	То же	То же, до 30*	
200	3022	74,2	12,2 - 17,6	"-	До 30	

Примечание * - изменчивость показателя обусловлена сортоспецифическими особенностями,
 A** - экспериментальные данные О. Гамзиковой, В. Барсуковой.

Имеет место концентрирование кадмия в растительных тканях, но еще не происходит угнетения биосинтеза сухого вещества при дозах, меньших 0,05 мг/л (водная культура) и 1 мг/кг (песок и почва). Фитотоксичность металла начинается с дозы - 0,25 мг/л в питательном растворе, с 1 мг/кг в песке и 4 - 5 мг/кг в почве. В этих условиях угнетение накопления сухого вещества не выходит за границы 30% в сравнении с контролем. Более выраженный угнетающий эффект (свыше 30%) начинается с дозы 3 мг/л в водной культуре, 15 мг/кг в песке и более 50 мг/кг - в почве, когда концентрация элемента в корнях возрастает до 450 - 850 мг/кг (в зависимости от генотипа) в питательном растворе, до 2620 мг/кг в песке и 139 - 898 мг/кг в почве. В листьях этот параметр имеет соответственно, характеристики: 19,2 - 37,3; 36,4 и 14,4 - 47,0 мг/кг.

Экспериментальные данные подтверждают зависимость поступающего в растения потока кадмия от свойств почв (см. табл. 2.1). В диапазоне доз кадмия до 5 мг/кг почвы его концентрация была существенно ниже в тканях растений, выращенных на черноземной, нежели дерново-подзолистой по чве.

Наиболее важным с теоретических и практических позиций остается вопрос накопления кадмия в зерне пшеницы. Анализ обобщенных в таблицах данных позволяет с полной определенностью высказать мнение о том, что дозы < 1 мг кадмия/кг в песке, < 0,5 мг/кг - в дерново-подзолистой и черноземной почвах обуславливают поток кадмия в зерно. Мы представляем большую условность указанных доз, так как они приводятся без указания нативного содержания кадмия в почве в экспериментах, выполненных в различных почвенно-климатических условиях.

По никелю исходная информация для составления сводной таблицы еще более ограничена, чем по кадмию (см. табл. 2.2). Наблюдается также наличие двух областей взаимодействия в системе никель-растение, когда накопление металла в тканях не нарушает продукционный процесс и когда эти изменения носят необратимый характер. Границы первой области лежат в пределах < 1 мг/л в водной среде, < 20 мг/кг в дерново-подзолистой почве, < 100 мг/кг в черноземе. Содержание никеля в корнях пшеницы поднимается при этом на черноземе до 1958 мг/кг, в листьях - до 49,1 мг/кг. Отмечено, что внесение 3 мг/кг никеля в почву обуславливает накопление поллютанта в зерне (3,2 мг/кг) пшеницы, выращенной на дерново-подзолистой почве. Естественно, что более высокие дозы поллютанта способствуют дальнейшему его концентрированию в зерне. По этому металлу, так же как и по кадмию, подтверждаются сведения о том, что свойства черноземов обеспечивают меньшую (в сравнении с дерново-подзолистыми почвами) фитотоксичность доз никеля (см. табл. 2.2).

Считаем возможным сделать заключение. В связи с малочисленностью и фрагментарностью информации имеется необходимость в проведении широкомасштабных исследований с учетом свойств почв, климатических факторов и биологических особенностей растений для уточнения условий, необходимых для формирования чистой продукции культурных растений в условиях загрязнения среды ТМ. При этом диапазон экспериментальных доз металла, видимо, будет ограничен и будет охватывать только ту область взаимодействия ТМ - растения, в которой идет его концентрирование, но еще не наступает депрессия продукционного процесса.

2.6. Нарушение в митозе и мейозе

У растений, произрастающих в условиях загрязнения ТМ, наблюдаются нарушения формирования микроспор, что ведет к образованию морфологически и генетически разнокачественных пыльцевых зерен. В. Бессоновой (1992) выявлена связь между количеством aberrаций в мейозе, стерильностью пыльцы, изменением ее размеров и накоплением ТМ в цветочных почках. Большое накопление ТМ вызывает большее отклонение от нормы. Присутствие ТМ в среде прорастания пыльцы угнетает ее прорастание и рост пыльцевых трубок. Наиболее чувствительны к загрязнению среды процессы формирования пыльцы у сирени обыкновенной, абрикоса обыкновенного, липы крупнолистной, березы повислой. Это доказывается высоким процентом стерильности пыльцы и степенью изменения ее размеров. Автор рекомендует использовать пыльцу этих видов растений для биоиндикации загрязнения среды ТМ.

Н. Косік с соавт. (1982) и А. Giri с соавт. (1984) оценили снижение интенсивности клеточных делений в корнях, а также увеличение интенсивного количества профаз в условиях загрязнения субстрата тяжелыми металлами. И. Гудкова с соавт. (1986) установили снижение скорости митотического цикла у корней кукурузы в присутствии в среде цинка, влияние этого же металла на клеточный цикл меристемы корней овсяницы красной изучали N. Powel с соавт. (1986). При анализе роста клеток корней *Lathyrus odoratus* В. Бессонова (1991) отмечает существенное влияние хрома, цинка, железа, марганца на процесс клеточного деления. J. Radecki с соавт. (1989) исследовали ингибирование митоза в клетках кончиков корней кукурузы в присутствии в среде свинца.

Проведенные Ж. Гуральчук (1990) исследования влияния повышенных концентраций цинка (5, 10 и 20 мг/л) на митотическую активность клеток корневой меристемы кукурузы показали, что при 20-кратном превышении уровня цинка в питательной среде митотический индекс снижается почти вдвое, продолжительность клеточного цикла возрастает от 16 до 26 часов. Длительность отдельных фаз клеточного цикла меняется неодинаково. Избыток цинка способен, по мнению Ж. Гуральчук (1990), оказывать не только цитотоксическое действие, а также и цитогенетическое. В экспериментах с кукурузой 20-кратное превышение концентрации цинка привело к увеличению числа клеток с хромосомными aberrациями в 5 раз, а 40-кратное - в 8 раз.

2.7. Нарушение элементного состава

Увеличение ТМ в субстрате ведет к возрастанию их содержания в растительных тканях. Наиболее характерным примером является элементный состав растительности геохимических аномалий (Алексеева-Попова, Ильинская, 1983; Петрунина, 1974). При техногенном загрязнении страдают огромные лесные массивы (Барахтенова, 1991), снижается качество растениеводческой и животноводческой продукции (Ильин, 1991). Учитывая неодинаковую способность одних и тех же ТМ проникать из почвы в органы

разных видов растений и различную способность растений противостоять избыточному потоку можно предположить, что нарушения элементного состава тканей растений также будет проявляться в различной степени, а следовательно может быть использовано в качестве диагностического признака при изучении устойчивости растений к ТМ. Основное количество исследований, касающихся питания растений в условиях загрязнения ТМ, посвящено накоплению и депонированию ТМ по органам растений (Metal ions..., 1988), и это легко объясняется тем, что основным показателем качества растениеводческой продукции являются концентрации поглощенных металлов или, точнее выражаясь, их предельно допустимые концентрации.

По сводным данным А. Кабаты-Пендиас, Х. Пендиас (1989), нормальное содержание кадмия в надземной части растений составляет 0,05 - 0,6 мг/кг сухого вещества; токсическое - 1,0 - 70 мг/кг сухого вещества. Анализируя данные, полученные в разных странах и на различных культурах, авторы указывают средние значения концентраций для зерна всех злаков, которые лежат в пределах 0,013 - 0,22 мг/кг на сухую массу. В связи с загрязнением окружающей среды содержание кадмия в зерне пшеницы увеличивается. Так, за период с 1916 г. по 1972 г. оно возросло с 15 до 57 мкг/г (Jacobson, Turner, 1980). При повышенном содержании кадмия в субстрате концентрация поллютанта в зерне может составлять 5,5 - 14,2 мг/кг (Ильин, Степанова, 1980), 6,8 мг/кг (Сингх, Ракипов, 1987), 15,2 мг/кг (Калашникова, 1991).

В обзоре Б. Ягодина (1990) приводится содержание никеля в пшеничной муке - 0,4 мг/кг, фоновые уровни никеля в зерне пшеницы изменяются от 0,20 до 0,67 мг/кг (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). С. Сингх и Н. Ракипов (1987) отмечали при загрязнении в зерне пшеницы концентрацию никеля, равную 87 мг/кг. Перенос и накопление тяжелых металлов в зерно можно объяснить их подвижностью, а также тем, что эволюционно отработанные механизмы защиты репродуктивных органов от поллютантов работают, видимо, лишь в определенных границах концентраций загрязнителей. Подтверждают эту мысль выводы, сделанные В. Ковдой с соавт. (1979), которые в опытах с загрязнением культуры овса ртутью и свинцом вызывают на, что дозы 25 - 500 мкг/л для ртути и 25 - 500 мг/л для свинца вызывают накопление поллютантов в корневой системе, надземных органах, но при этом зерно остается чистым. Авторы делают предположение о наличии, по крайней мере, двух защитных механизмов: на границе корень-стебель и стебель-зерно.

Полевые эксперименты с многочисленными коллекционными сортами пшеницы, отобранными из различных мест Австралии, были проведены D. Oliver с соавт. (1995). Целью исследования было изучение накопления кадмия в зерне различных сортов пшеницы при неодинаковой нагрузке кадмия (0; 0,3; 0,9 мг/кг почвы). Некоторые сорта имели концентрацию кадмия в зерне, превышающую максимально допустимую концентрацию. Авторы делают вывод о возможной селекции сортов пшеницы с низким накоплением кадмия в зерне в условиях произрастания, включающих высокую его концентрацию в почве.

Проведение восьми полевых опытов в различных регионах юго-восточной Австралии с мягкой пшеницей, ячменем и тритикале было

осуществлено D. Oliver с соавт. (1996). Целью исследований была оценка вклада кислотности среды, влияния сезонных изменений вегетации, а также роли места проведения опытов в накоплении кадмия в зерне злаков. Установлено, что в местах с накоплением кадмия в зерне свыше максимальной возможной концентрации (0,05 мг/кг) увеличение кислотности почвы выше 6 не уменьшало содержание кадмия ниже нормы.

Известно, что максимально допустимая концентрация кадмия в кормах составляет 3 мг/кг, для кобальта допустимое содержание в кормовых травах колеблется от 0,01 до 1,3 мг/кг, а в викоовсяной смеси составляет 0,16 мг/кг. При внесении кобальта в дозе, равной 25 мг/кг почвы, Е. Юдинцева с соавт. (1990) получили накопление металла у вики, равное 4,6 мг/кг сухой массы, а у овса - 10,1 мг/кг сухой массы, при внесении кобальта в количестве 50 мг/кг почвы, содержание кобальта в сухой массе было соответственно равно 24,5 и 22,8 мг/кг сухой массы. Несмотря на то, что признаки кадмиевого токсикоза у вики были выражены сильнее, чем у овса, растения овса накапливали кадмия больше: при дозе кадмия 70 мг/кг почвы величины накопления составили 47,6 и 58,9 соответственно. Присутствие в почве кобальта в дозах как 25, так и 50 мг/кг приводило к снижению поступления в вегетативную массу вики азота, фосфора и калия. Аналогично влиял кадмий в дозе 70 мг/кг на поступление калия и фосфора. Содержание азота в растениях в этом случае оставалось на уровне контроля. Загрязнение почвы ТМ приводило к повышению содержания общего азота в вегетативной массе овса, причем в вариантах с кобальтом это увеличение было выражено в большей степени, чем в вариантах с кадмием. Факт повышения азотистых соединений в надземной массе растений, выращенных в условиях загрязнения ТМ, В. Тарабрин (1980) предлагает рассматривать как защитно-приспособительную реакцию к избыточному количеству металлов.

Взаимодействие между накопленным цинком в растениях салата и шпината и доступностью кадмия было изучено I. McKenna с соавт. (1992).

Дискуссионным вопросом в литературе остается проблема принципов и методов нормирования (стандартизации) содержания тяжелых металлов в почве и в системе почва - растение. По мнению А. Обухова с соавт. (1980), Н. Зырина, А. Обухова (1983), под нормированием содержания ТМ в почве и в системе почва - растение понимается шкала концентраций ТМ в почве, адекватно отражающая ущерб, наносимый плодородию почв, росту, развитию и плодоношению растений, накоплению в них ТМ в пределах или выше предельно допустимой концентрации. В. Ильин (1982) считает, что необходимо заменить нормирование ПДК валовыми количествами элемента в почвах на нормирование их растворимыми или подвижными формами. И. Важенин (1983) рассматривает предельно допустимую концентрацию как концентрацию элемента - загрязнителя, которая при длительном воздействии на почву не вызывает каких-либо патологических изменений в почвенной биоте и свойствах почвенно-поглощающего комплекса. В. Ильин (1991) высказывает мнение, что ПДК для кадмия в почве, которой пользуются в настоящее время, необходимо снизить. По мнению ведущих специалистов данной области (Обухов и др., 1980; Зырин, Обухов, 1983; Важенин, 1983;

Ильин, 1991), проблема нормирования тяжелых металлов в системе почва - растение требует дальнейшего более детального исследования.

Однако присутствие в субстрате избыточных количеств ТМ вызывает изменение течения всех метаболических реакций, а тем самым нарушается поступление в растение всех ионов, необходимых для нормальной жизнедеятельности. Известно, что дефицит или избыток того или иного элемента питания изменяет химический элементный состав тканей растений (Ринькис и др., 1989). В условиях антропогенного загрязнения почв ТМ нарушается сбалансированность питания, и как следствие этого нарушаются биохимический состав и элементная полноценность растительной продукции, что не может в свою очередь не влиять на здоровье людей, потребляющих эту продукцию (Авцын и др., 1991).

Исследования в этом направлении малочисленны, большей частью они посвящены выявлению взаимодействия пар ионов - антагонистов, которые могут снизить токсическое действие ТМ (Iwai et al., 1975; Тэмп, Лянгузова, 1986; Савич и др., 1990 и др.). Также слабоизученным является изменение элементного состава тканей растений под влиянием ТМ. Нарушения в поступлении и распределении элементов питания в присутствии ТМ изучалось рядом исследователей. В работах В. Ильина с соавт. (1979), В. Ильина, М. Степановой (1980) отмечается, что в присутствии кадмия (0,5 - 10 мг/л) происходят следующие изменения в содержании элементов в тканях растений пшеницы: снижается концентрация фосфора, возрастает количество калия в корнях взрослых растений. В конце онтогенеза растений снижается концентрация меди, марганца, молибдена, повышается содержание кальция. Авторы отмечают, что меньше всего изменяется элементный состав зерна, больше всего стебля.

В опытах с яровой пшеницей Новосибирская 67 в песчаной культуре Н. Гармаш (1985) установила, что в присутствии кадмия в дозах 3 - 15 мг/кг концентрация азота в биомассе снижалась, а в зерне достоверно возрастала. Содержание фосфора и калия значительно не менялось, количество магния возрастало в корнях и уменьшалось в надземной массе, для марганца отмечается увеличение его содержания в биомассе, для меди - снижение в зерне.

Внесение кадмия в дозах до 50 мг/кг дерново-подзолистой и черноземной почвы, по данным Е. Каплуновой (1983), не влияло на содержание кремния, фосфора, серы, хлора, калия и кальция в тканях ячменя и клевера. Содержание данных элементов зависело только от свойств почвы.

В длительном агрохимическом опыте В. Минеевым, Н. Гомоновой (1993) рассмотрено накопление кадмия, свинца, никеля в зависимости от внесения в почву навоза и извести. Внесение навоза в 1,5 раза снизило содержание подвижного кадмия, известкование - в 2,5 раза. Внесение навоза и извести одновременно снижало этот показатель в 3,5 - 5 раз. Влияние на содержание никеля и свинца не установлено.

При оценке изменчивости элементного состава зерна 22 сортов пшеницы Л. Суркова с соавт. (1994) зафиксировали различия между сортами по содержанию кобальта в 1,3 раза, марганца, молибдена, кадмия, никеля - 1,4; цинка - в 1,5; меди - в 1,9 раза.

В лабораторных экспериментах с подсолнечником Г. Тэмп и И. Лянгузова (1986) доказали, что в присутствии никеля (5 - 15 мг/л) содержание кальция и магния снижается в листьях, а марганца - в листьях и корнях.

Н. Черных (1991) в вегетационных опытах, изучая изменение ряда химических элементов в растениях под действием различных доз кадмия (2,5 - 100 мг/кг), свинца (125 - 2000 мг/кг), цинка (25 - 2000 мг/кг) в вегетативных органах ячменя и вики, отметил как антагонистический, так и синергитический характер процессов взаимодействия ионов ТМ с другими ионами. Степень изменения элементного состава у вики мохнатой была выше, чем у ячменя Московского 121. В вариантах с вики снижение накопления фосфора, кальция, магния, меди и железа при увеличении концентрации ТМ более резко выражено. В опытах с обеими культурами проявляется антагонизм кадмия и фосфора, кальция, магния, марганца, цинка, железа; цинка и фосфора, калия, кальция, магния, меди и железа; свинца и фосфора, кальция, железа, меди, цинка. При увеличении содержания цинка и свинца увеличивается концентрация в растении марганца и натрия. Так как опыты проводились на трех различных почвах: дерново-подзолистая слабокультуренная, дерново-подзолистая среднекультуренная и чернозем типичный, то необходимо отметить, что наиболее сильные нарушения элементного состава характерны для кислой дерново-подзолистой почвы.

W. Walker с соавт. (1977) в лабораторных опытах с кукурузой объясняют снижение содержания фосфора в присутствии кадмия образованием труднорастворимых комплексов.

Химический состав ячменя сорта Московский 121, выращенного на почве с повышенным содержанием цинка, никеля и марганца, был изучен Н. Красновой (1990). Никель вносился в дозе 120 мг/кг, цинк - 150, марганец - 1000 мг/кг почвы. В фазу цветения концентрация никеля в корнях повышалась в 2,5 раза, в листьях в 1,9 раза относительно контрольного варианта. Содержание цинка и марганца увеличивалось в корнях в 2,5 и 9,5 раза; в листьях - в 2,2 и 4,0, в стеблях - в 2,3 и 5,5 раза, соответственно. Зарегистрировано, что повышенный уровень марганца изменял накопление цинка в тканях растений: в корнях и листьях - в 1,4 раза, в стеблях - в 1,3 раза. На вариантах с избытком никеля и марганца также отмечено увеличение содержания калия.

Более сложный характер взаимодействия ионов отмечается при комбинированном загрязнении почв несколькими металлами. В опытах с пшеницей внесение только никеля (30 мг/кг) не оказало отрицательного действия на урожай, совместное внесение меди и никеля (120 + 30 мг/кг) привело к снижению урожая на 20%, меди и кадмия (120 + 12 мг/кг) - на 14%. При совместном внесении меди и кадмия содержание меди в растениях уменьшается, а кадмия остается на уровне варианта раздельного внесения ТМ. При одновременном загрязнении медью и никелем, содержание последнего повышается и в зерне и в соломе, а меди - только в зерне. При внесении никеля и кадмия количество их незначительно отличается от раздельного внесения каждого элемента. При максимальной

нагрузке всех трех металлов их концентрация в тканях растений заметно повысилась (Сингх, Ракипов, 1987).

Рассматривая ситуацию комбинированного загрязнения, А. Кабата-Пендиас и Х. Пендиас (1989) утверждают, что необходимо учитывать пропорции, в которых ионы и их соединения присутствуют в растворе. Так, токсичность арсената и селената понижается в присутствии избытка фосфора или сульфата, а металлоорганические соединения могут быть более токсичными, чем катионы этого элемента. По мнению авторов, некоторые кислородные анионы элементов более ядовиты, чем их катионы.

Н. Гутиева (1985) изучая влияние ТМ на обмен веществ показала, что цинк, марганец, никель изменяют качество урожая ячменя: в зерне на 10 - 20% снижается содержание белка, жира и на 10% повышается концентрация крахмала.

Противоречивые выводы об изменении содержания элементов в растительных тканях можно объяснить условиями проведения экспериментов, различной нагрузкой ТМ, а также биологическими особенностями выбранных объектов исследования.

Подробное изучение изменения элементного состава у контрастных по устойчивости сортообразцов пшеницы в условиях загрязнения почвы кадмием и никелем было проведено в лабораторных и полевых условиях (Барсукова, 1993; Барсукова и др., 1995). Нарушение сбалансированности элементного состава тканей растений в присутствии кадмия выражалось в снижении концентрации азота, фосфора, калия и марганца в листьях и корнях, а меди и цинка - в листьях молодых растений пшеницы независимо от видовой принадлежности и типа устойчивости сортов пшеницы. В условиях загрязнения никелем имеет место уменьшение содержания азота, калия, железа и марганца в листьях растений пшеницы. Последний элемент является единственным, концентрация которого в корневой системе снижается под влиянием металла. Тяжелые металлы влияют и на химический состав зерна. Воздействие кадмия выражается в снижении содержания меди и марганца независимо от видовой принадлежности в двух группах устойчивости и железа, кальция - только у неустойчивых сортов. В условиях никелевой нагрузки наблюдается падение концентрации железа у всех сортов, и - меди, кальция лишь у неустойчивых. Таким образом, общим эффектом избытка в среде изучаемых тяжелых металлов является снижение в зерне концентрации кальция, меди и железа, при этом к металлоспецифическим реакциям следует отнести уменьшение содержания марганца на кадмиевом фоне.

2.8. Ингибирование фотосинтеза

В серии исследований Т. Пигулевская (1990) изучала влияние избыточных количеств меди, цинка и бария на фотосинтез и дыхание листьев овса. Больше снижение фотосинтетической и дыхательной функций было зарегистрировано в присутствии меди и цинка по сравнению с барием. Отмечены нарушения электрон-транспортных реакций в тилакоидной мембране у растений при избытке цинка и меди. Они возможно связаны с изменением содержания и функционирования металлосодержащих компонентов

электронно-транспортной цепи фотосинтеза, в частности цитохромов и железосерных белков. Изменения на донорной стороне фотосинтетического потенциала, вероятно, связаны с нарушением работы марганецсодержащих белков.

К. Padmaja с соавт. (1990) оценили снижение уровня фотосинтеза на 50% для бобовых при содержании в среде уксусно-кислого кадмия в количестве равном 29 мкМ /л.

Может быть несколько причин снижения фотосинтетической активности под влиянием ТМ, среди них: уменьшение содержания хлорофилла, закрывание устьиц, дефицит АТФ, необходимой для регенерации акцептора углекислого газа, снижение активности ферментов, необходимых для фотосинтеза. В своей монографии Ю. Мельничук (1990) подробно описывает изменения процесса фотосинтеза в присутствии ионов кадмия.

2.9. Специфичность металлоустойчивости

Дискуссионным вопросом в литературе остается проблема специфичности металлоустойчивости растений. Изучая естественную растительность, формирующуюся на почвах обогащенных ТМ, Н. Алексеева-Попова (1990) пришла к выводу о строгой специфичности к металлу. При этом автор не исключает множественную или сопутствующую устойчивость. Исследователь утверждает, что специфичность металлоустойчивости должна обеспечиваться специфическими по отношению к отдельным металлам физиолого-биохимическими механизмами, отмечая при этом специфичность барьерных функций корня по отношению к свинцу, железу, меди, с одной стороны, цинку, кадмию, никелю - с другой. Также указывается, что компартментация играет существенную роль в устойчивости к свинцу и меньшую - к цинку и меди. Компартментация в вакуоли наиболее характерна при избытке никеля, а в клетке - цинка. Металлоустойчивость к никелю и цинку имеет характерный усиленный синтез органических кислот. Связывание происходит в соответствии с химической природой металла. Так, выведение из метаболизма избытка свинца происходит за счет выпадения в осадок фосфатов свинца, меди - за счет образования сульфида меди, кадмий и медь активно реагируют с SH-группами, а цинк - с карбонильными группами. Автор отмечает необходимость дополнительных исследований стимуляции синтеза металлотионеинов преимущественно тем металлом, к которому эти растения проявляют устойчивость.

2.10. Классификация растений по металлоустойчивости

Представляет интерес классификация растений, устойчивых к значительным концентрациям металлов, предлагаемая Ю. Мельничуком (1990). Первая группа - аккумуляторы: металлы накапливаются в надземной части растений как при низких, так и при высоких их концентрациях в почве. Вторая группа - индикаторы: концентрация металлов в тканях растений отражает концентрацию металлов в почве. Третья группа - исключители: содержание металлов в растении постоянное и низкое независимо от концентрации в

почве, до определенного критического уровня. Третья группа имеет наибольшее практическое значение с позиции получения диетической продукции.

По характеру накопления ТМ А. Baker (1981) условно делит растения на три группы: накопители - растения с высоким содержанием металлов в органах, независимо от их концентрации в почве; исключители - растения, накопление металлов в тканях которых незначительно различается в широких пределах внешних концентраций; индикаторы - содержание металлов в тканях растений пропорционально его содержанию в почве. Как можно видеть, что приведенные классификации не имеют принципиальных различий.

2.11. Методы оценки металлоустойчивости

Ранняя диагностика растений пшеницы к ТМ является возможной, так как согласно рассмотренным механизмам устойчивости, поглощение ТМ начинается с первых этапов развития организма и контакта корневой системы со стрессовым агентом. Вначале это происходит на уровне барьера поглощения, далее возможно подключение механизм а(ов) депонирования металла в корневой системе и задержки транспорта поллютанта в надземную часть растения.

К лабораторным методам ранней диагностики устойчивости растений к стрессам предъявляются следующие требования: воспроизводимость, использование несложной аппаратуры, непродолжительность во времени, объективность. При этом создаваемые экстремальные условия должны быть необходимыми и достаточными для проявления потенциальной устойчивости конкретного сорта (Методы оценки..., 1976).

Известно, что оценивать устойчивость растений к экстремальным факторам среды можно на трех иерархических уровнях: клетка, орган, организм. Если обратиться к устойчивости растений к ТМ, то к первой группе можно отнести протоплазматический метод (Repp, 1963; Gries, 1966), который заключается в подсчете живых, поврежденных и мертвых клеток на срезах тканей после их пребывания в растворе с ТМ и следующего за этим плазмоллиза; а также метод, учитывающий особенности митотического и мейотического деления клеток (Бессонова, 1992).

Примерами методов, работающих на уровне органа, могут служить следующие: оценка металлоустойчивости по скорости роста корней (Wilkins, 1957; Jowett, 1964); расчет индекса устойчивости к ТМ по длине гипокотыля (Petit, 1974). Условно в эту группу методов можно отнести оценку устойчивости растений к присутствию токсичных ионов в среде по количеству проросших семян (Удовенко и др., 1976).

Более объективно отражающими устойчивость растений являются методы, оценивающие ее на организменном уровне. В качестве теста устойчивости, широко применяемого в настоящее время, используется расчет соотношения содержания металла в корнях к его накоплению в надземной части растения (Baker, 1978; Kuboi, 1990). Оценку устойчивости к ТМ высших растений в процессе онтогенеза можно провести по скорости нарастания

вегетативной массы на загрязненной среде по сравнению с контролем (Алексеева-Попова, Ильинская, 1983; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Следует однако заметить, что этот метод с учетом специфики объектов исследования требует уточнения фазы роста и развития растения (во время которой проводится измерение) и нагрузки металла. Так, в опытах Н. Гармаш (1985) прирост биомассы бобов на фоне с избытком кадмия (5 - 10 мг/кг) не всегда отражал угнетение накопления вегетативной массы и только оценка урожая зерна свидетельствовала о токсическом действии поллютанта. Как видно из обзора литературы, вопрос о концентрации металла, снижающего урожай сухого вещества, требует дополнительных исследований.

Метод оценки устойчивости пшеницы к ТМ на ранних этапах онтогенеза растений в водной культуре, разработанный О. Гамзиковой и В. Барсуковой (1994), основан на том, что торможение роста и прямо связанная с этим депрессия накопления сухого вещества являются ранними, хорошо наблюдаемыми и легко количественно учитываемыми симптомами фитотоксичности кадмия и никеля для растений пшеницы, отражающими степень устойчивости организма на ранних этапах развития к эдафическим стрессам. Поэтому суть метода состоит в выращивании генотипа на контрольном и опытном (внесение ТМ) вариантах и определении степени угнетения накопления сухого вещества под влиянием токсических агентов (ТМ). Опыты с возрастающими дозами кадмия и никеля (1 - 10 мг/л) показали, что наибольшие межсортовые различия в устойчивости проявляются при концентрации кадмия и никеля равной 3 - 4 мг/л, и напротив, становятся наименьшими при слабой (1 мг/л) и очень высокой (9 - 10 мг/л) концентрациях металлов в растворе. Таким образом, в качестве рабочей концентрации для методики ранней диагностики устойчивости пшеницы к ТМ принято 3 - 4 мг/л как кадмия, так и никеля. Поскольку наибольшие различия между контрастными сортами проявляются при учете биомассы на 20 - 22-й день (фаза полностью сформированных трех листьев), то этот срок и предлагается в качестве оптимального для проведения опытов. Результатом предлагаемой методики является расчет индекса устойчивости (I) к конкретному металлу по отношению массы растения в присутствии металла к массе на контроле.

Метод ранней диагностики устойчивости пшеницы к кадмию и никелю отвечает основным требованиям, предъявляемым к лабораторным методам оценки. Он хорошо воспроизводим: коэффициенты вариации не превышают 17% при определении массы растений и составляют 7 - 8% при расчете индекса устойчивости, не требует сложного оборудования и достаточно экспрессен (продолжительность опыта 20 - 22 дня), наконец четвертое требование - объективность. Наиболее важным является доказательство объективности оценок ранней диагностики и возможность экстраполировать ее результаты на реакцию взрослых растений. Сопоставление оценок ранней диагностики с урожаем зерна и накоплением в нем никеля показало высокую достоверную корреляцию между этими показателями: коэффициенты детерминации составили 0,85 и 0,93, соответственно. Концентрация металлов (кадмия и никеля в среде в диапазоне 3 - 4 мг/л) является необходимой и достаточной для проявления потенциальной устойчивости контрастных по рассматриваемым признакам сортов пшеницы.

Основанием для принятия метода ранней диагностики устойчивости пшеницы к нагрузке ТМ является вероятность включения нескольких механизмов устойчивости уже на первых этапах онтогенеза. Ими могут быть: задержание поглощения ТМ корнями, организация барьеров (структурных и метаболических) на путях движения ТМ к растущим тканям, компартментация ТМ в клетках в физиологически неактивных формах и модификация структуры метаболитов в целях повышения их устойчивости к ТМ. Проявление этих (или части) механизмов устойчивости на ранних фазах развития растений, что доказывается предлагаемым методом, позволяет предположить их дальнейшее функционирование по мере прохождения фаз онтогенеза. Активность этих механизмов интегрируется в уровне урожая и (или) его качестве (содержание ТМ в товарной части продукции).

Разработанный метод может быть экстраполирован на другие ТМ и культуры. Он может применяться при зондировании генофондов культурных и дикорастущих растений, а также на этапах селекции с целью выделения ценных генотипов, обладающих пониженным накоплением ТМ в пищевой и кормовой продукции.

Глава 3. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К ТЯЖЕЛЫМ МЕТАЛЛАМ

3.1. Полиформизм устойчивости к тяжелым металлам

Существование в природе изменчивости растений по большому набору анатомо-морфологических и физиолого-биохимических признаков получило теоретическое обоснование в классических работах Н. Вавилова о центрах происхождения культурных растений и открытом им законе гомологических рядов. Общее свойство изменчивости растений обеспечивает потенциал семейства, рода, вида и обуславливает их адаптивность к условиям среды и ареал их распространения. Познание и управление устойчивостью растений к стрессам невозможно без изучения генетического потенциала резистентности к конкретным поллютантам.

Нами был изучен потенциал рода *Triticum* L. в отношении устойчивости к нагрузкам кадмия и никеля (Каталоги ВИР, 1995 а, в). Объектом лабораторных исследований служили представители 28 видов рода *Triticum* L. из мировой коллекции Института растениеводства имени Н. Вавилова. Была оценена реакция более 500 сортов пшеницы.

Устойчивость пшеницы на ранних этапах развития к присутствию металла в среде оценивалась через индекс устойчивости (I) - отношение массы растения в опыте (поллютант присутствует) к массе растения на контроле (Wilkins, 1978; Jowett, 1964). Диагностика устойчивости проводилась по оригинальной методике (патент N 2007071). Экспериментально доказан и количественно оценен широкий спектр меж- и внутривидового полиморфизма по устойчивости пшеницы к обоим поллютантам. Потенциал рода Тритикум включает формы от очень низкой ($I = 0,21$) до супервысокой ($I = 1,20$) устойчивости. Из числа изученных наиболее устойчивыми являются виды: *T.compactum*, *T.turanicum*, *T.durum* и *T.aestivum*. При сравнении твердой и мягкой пшеницы обнаружены преимущества мягкой: в изученной коллекции число ее представителей было достоверно выше в классе высокоустойчивых и ниже в классе низкоустойчивых сортообразцов.

В лабораторных условиях установлен более сильный фитотоксический эффект кадмия по сравнению с никелем: доля низкоустойчивых сортов была достоверно более представительной по кадмию, чем по никелю (40,0 и 25,9% - твердая; 27,6 и 4,9% - мягкая пшеница).

Как показали результаты экспериментов, устойчивость является преимущественно специфичной к конкретному металлу (табл. 3.1).

Металлоспецифические реакции сортообразцов пшеницы на присутствие кадмия и никеля в среде

Каталог ВИР	Сортообразец	Происхождение	I _{Cd}	I _{Ni}	Сочетание типов устойчивости
Твердая пшеница					
57908	Тимирязевский карлик 554	Московская область	0,33	0,40	н - н
59831	Алтайская Нива	Алтайский край	0,52	0,79	н - с
16314 5	Ledouni	Алжир	0,71	0,54	с - н
58113	Balceorgсeпо	Аргентина	0,80	0,59	с - с
57903	Тимирязевский карлик 542	Московская область	0,91	0,59	в - с
41662 0	Челябинская	Челябинская область	0,90	0,49	в - н
Мягкая пшеница					
57015	Magnus	Франция	0,51	1,10	н - в
57093	Белорусская 928	Белорусь	1,10	0,43	в - н
57733	Ble Ferico	Франция	0,56	0,89	с - в
58087	Barahi	Пакистан	1,00	0,59	в - с
54648	ЛФ6BC5	Новосибирская область	0,87	0,97	в - в
	Белорусская 80	Белорусь	0,95	1,10	в - в

Примечание I_{Cd} - индекс устойчивости к кадмию; I_{Ni} - к никелю; типы устойчивости: н - низкая, с - средняя, в - высокая.

Однако обнаружены и формы, проявляющие одинаковую устойчивость к кадмию и никелю, они составили 4,6% от числа изученных. В этой группе два образца мягкой пшеницы (ЛФ₆ BC₅ из Новосибирской области и Белорусская 80) являются высокоустойчивыми к обоим поллютантам.

Показано, что устойчивость пшеницы к ТМ слабо зависит от плоидности, но может быть связана с генетическими центрами происхождения культурных растений. Так, поиски устойчивых к кадмию форм, видимо, будут наиболее перспективны в Европейско-Сибирском, а к никелю - в Новосветском генетических центрах.

При анализе коллекции выделены сортообразцы, устойчивые к поллютантам и характеризующиеся высокими темпами накопления сухого вещества относительно стандарта (табл. 3.2). Они могут быть использованы в качестве моделей для изучения физиолого-биохимических механизмов и

генетического контроля устойчивости, а также как возможные источники высокой устойчивости пшеницы к ТМ.

Т а б л и ц а 3.2

Перспективные по устойчивости сортообразцы к присутствию в среде кадмия и никеля

Каталог ВИР	Сортообразец	Вид	l	m
Кадмий				
55251		T.flaksbergeri	0,75	101
50949		T.jakubzineri	0,78	97
416620	Челябинская	T.durum	0,90	86
57980	207 h 3	T.durum	1,03	88
52778	Алтайка - St	T.durum	0,64	80
58614	Краснокутка 9	T.aestivum	0,85	103
58772	UP-115	T.aestivum	0,94	105
48601	Новосибирская 67 St	T.aestivum	0,70	82
Никель				
081536		T.compactum	0,85	208
14499		T.compactum	0,87	167
31694		T.turanicum	0,86	194
59068	Karel	T.durum	0,86	196
59078	10145	T.durum	0,86	194
53059	Trinakria	T.durum	0,98	161
59831	Алтайская Нива-St	T.durum	0,80	150
53342	Лютесценс 508	T.aestivum	0,96	182
51898	Иртышанка 10	T.aestivum	0,95	250
59570	Лютесценс 121	T.aestivum	1,01	197
59038	Карагандинская 70	T.aestivum	0,96	205
57888	Казахстанская 6	T.aestivum	1,03	202
48601	Новосибирская 67-St	T.aestivum	0,87	164

Примечание: l - индекс устойчивости, m - воздушно-сухая масса (мг/растение), St - сорт стандарт.

Экспериментально доказано наличие естественного полиморфизма металлоустойчивости на всех уровнях организации высших растений: семейство, род, вид, генотип (Page et al., 1972; Jarvis et al., 1976; Вавилов, 1935; Нестерова, 1989; Kuboi, 1990; Климашевский, 1991; Константинова и др., 1992). В ряде работ обращается внимание на неоднозначную адаптацию генотипов растений к условиям жизнеобитания, в частности к присутствию в

среде различного рода поллютантов (Ягодин и др., 1988; Баряхтенкова, 1993).

Изменчивость по признаку накопления кадмия в тканях растений на уровне семейства, рода, вида и сорта изучали Т. Kuboi с соавт. (1986). Исследователи на основании экспериментов с 34 видами растений, представляющих 9 семейств, выделили 3 группы растений по способности накапливать кадмий: с низким накоплением (бобовые), с умеренным (злаковые, лилейные, тыквенные, зонтичные), с высоким (маревые, крестоцветные, пасленовые, сложноцветные). Однако данное деление оказалось относительно условным, так как диапазон нагрузок кадмия от 1 до 300 мкг/г позволил установить различия внутри одного и того же семейства. Например, среди крестоцветных репу угнетало присутствие 30 мкг/г кадмия, а турнепс и кабачки реагировали на внесение 300 мкг/г кадмия. Условность деления на группы по устойчивости к ТМ на уровне семейств и родов и необходимость изучения внутривидовой и сортовой специфичности доказана Т. Akira с соавт. (1976) в опытах с 18 культурами (крестоцветные, пасленовые, злаковые, зонтичные). А. Page с соавт. (1972) изучили в водной культуре влияние кадмия (0,05 - 10 мг/л) на накопление сухого вещества девятью видами хозяйственно важных растений. При концентрации кадмия < 0,1 мг/л рост шпината, сои, репы угнетался на 25%, в то же время такой же эффект для капусты достигался при концентрации кадмия 4 мг/л.

Изучение действия никеля на ряд сельскохозяйственных культур позволило Ф. Тихомирову с соавт. (1987) выделить две группы, отличающиеся по накоплению никеля: первую с низким накоплением (пшеница, ячмень, рожь) и вторую с высоким (фасоль, бобы, горох, овес). Авторы также отмечают, что наиболее чувствительным показателем по устойчивости к присутствию никеля в среде является урожай зерна и в меньшей степени - вегетативной массы. Данное заключение подтверждают исследования З. Калашниковой (1991), изучавшей влияние кадмия (35 - 140 мг/кг) на урожай зерна и соломы двух сортов пшеницы: Московская 35 и Саратовская 41. При нагрузке кадмия 140 мг/кг угнетение накопления биомассы соломы произошло на 57%, зерна - на 80% у сорта Московская 35 и соответственно на 87% и 100% - у сорта Саратовская 41. Наличие сортовых различий показано также Е. Константиновой с соавт. (1992) при изучении реакции генотипов салата на присутствие кадмия в питательной среде.

С. Мотылева и М. Соснина (1996) оценили накопление восьмью сортами черной смородины в ягодах и листьях свинца, никеля, цинка и меди. С помощью метода высокоэффективной жидкостной хроматографии доказано наличие межсортовых различий в накоплении ТМ в органах черной смородины.

В вегетационных и лабораторных опытах (почвенная и водная культура) Y. Guo, H. Marscher (1995) оценили генотипические различия в поглощении и распределении кадмия и никеля у шести культур (шпината, кукурузы, бобов, капусты, райграсса, риса). Варианты опыта включали помимо контроля внесение кадмия в дозах 0,1 и 0,3 мкМ и никеля - 0,2 и 0,6 мкМ. Установлено, что наибольшее накопление кадмия в надземной части растений (процент от общего количества поглощенного металла) было у

шпината и капусты и наименьшее - у бобов. Что касается накопления никеля, то культурами с максимальным накоплением были шпинат, капуста, бобы и с наименьшим содержанием металла - кукуруза. Различия в мобилизации металлов были установлены при оценке обменных и растворимых форм металлов в кислом соке растений.

Исследование естественных фитоценозов в одном из обогащенных металлами районов Южного Урала позволило выявить межвидовые, межпопуляционные и внутривидовые различия устойчивости к меди, свинцу и цинку на астре альпийской, лабазнике шестилепестном и дроке красильном. А.В. Косицин, Н. Алексеева-Попова (1983), изучая минеральный состав тканей металлоустойчивых популяций при выращивании в стандартных условиях, доказали факт сохранения свойственных им различий в элементарном составе. Авторы предполагают, что ткани растений этих популяций обладают способностью усиленно связывать металлы, повышая тем самым их поступление. Так как изменения в поглощении касаются не всех, а лишь конкретных катионов, то это может свидетельствовать о генетическом контроле над поступлением минеральных элементов, а не является повышением катионообменной емкости корней. Доказательством того, что свойство металлоустойчивости наследуется, передаваясь в семенном потомстве, служат эксперименты R. Cox и T. Hutchinson (1981) с семенами металлоустойчивой популяции *Deschampsia caespitosa*. Семена этой популяции лучше проросли, а проростки энергичнее росли на загрязненной медью и никелем почве, чем на обычной почве.

В условиях загрязненной металлами среды действует отбор по признаку металлоустойчивости. При сильном загрязнении устойчивая к меди популяция *Agrostis stolonifera* и устойчивая к цинку и кадмию популяция *Agrostis tenuis* сформировались за 8 и 5 лет, соответственно (Ernst et al., 1975). Следовательно, формирование устойчивых к металлам популяций может происходить в короткие сроки. Способность вида формировать металлоустойчивые популяции имеет большое экологическое значение, так как позволяет ему выжить в условиях загрязнения среды металлами. Исследования в этой области уже нашли практическое применение: устойчивые к свинцу и цинку популяции *Agrostis tenuis* и устойчивые к меди популяции *Festuca rubra* используются для рекультивации горнорудных отвалов (Smith, Bradshaw, 1979).

3.2. Генетические основы минерального питания растений

Общеизвестным является факт неодинаковой чувствительности различных сортов растений к высоким и низким температурам, повышенной и пониженной влажности и многим другим факторам среды. Различаются сорта и специфическими реакциями на уровень элементов минерального питания. Так как оптимальный уровень определенного элемента всегда зависит от целого ряда факторов, в том числе соотношения элементов питания в субстрате и опосредован как синергическим, так и антагонистическим характером ионов, то изучение генетической специфики особенностей минерального питания приобретает актуальность с позиции

питания растений в условиях избыточного содержания того или иного элемента, в том числе и ТМ. Считаем, что генетико-селекционные принципы создания сортов устойчивых к высоким нагрузкам микроэлементов (природно-аномальные провинции) и ТМ (антропогенно загрязненные территории) являются одинаковыми с принципами создания агрохимически эффективных сортов (Жученко, 1990; Климашевский, 1991; Гамзикова, 1994). В связи с этим, а также, учитывая факт сложного разделения необходимости и вредности того или иного элемента, точнее его конкретных количеств, позволим считать ТМ полноправными участниками метаболизма растений. С этой позиции обзор включает научные исследования, касающиеся изучения генетического контроля признаков адаптивности к минеральной обеспеченности растений.

Проблема генетической специфики минерального питания растений была сформулирована в 20-е годы нашего столетия. Первые опубликованные работы по генетической характеристике минерального питания растений принадлежат С. Moors (1921), G. Hoffer (1926).

Идея создания генотипов растений, адаптированных к свойствам почвы, получила свое развитие еще в 60-е годы нашего столетия в работах E. Epstein (1972); P. Vose (1987). Экологические аспекты минерального питания изучали М. Сарич (1985) и Э. Клим ашевский.

Процесс минерального питания растений - сложный физиологический процесс и находится под контролем сложной генетической программы. Процесс питания растений зависит от условий выращивания растений: все реакции растений на экологические условия генетически детерминированы. Меняются условия среды - меняются реакции растений - меняется генетическая обусловленность минерального питания. Существует ряд методологических проблем, которые необходимо решить с целью объективной трактовки получаемых экспериментальных результатов и возможности сравнения выводов различных исследователей. По мнению М. Сарич (1985), особое внимание следует уделять условиям проведения исследований, а именно - использованию в опытах генетически однородного материала, одних и тех же питательных растворов или почвенных культур, сравниваемые генотипы должны иметь близкую продолжительность вегетационного периода; наблюдения следует проводить в одинаковые фазы онтогенеза, оценивать следует не только общее содержание элементов, а также определять их формы.

По мнению И. Молчана (1996), среди научных и организационных задач при создании техногенно-устойчивых культур наибольшее значение имеют: изучение генофонда как культурных, так и дикорастущих растений с целью выделения доноров, исследование механизмов генетического контроля устойчивости, выявление биологических особенностей сортов, обладающих устойчивой метаболической характеристикой, оценка толерантности к абиотическим и биотическим стрессовым факторам среды.

Исследования в области селекции сортов, адаптированных к антропогенно загрязненным территориям и способных обеспечивать функционирование экологически чистых агроценозов, пока немногочисленны, о чем свидетельствуют работы последнего конгресса по генетическим аспектам минерального питания растений в 1994 г. О.

Гамзикова (1992) выделяет три позиции, с которых реализация концепции создания генотипов растений, приспособленных к свойствам почвы, является необходимой: во-первых, агрохимически эффективное и экологически безопасное применение минеральных удобрений; во-вторых, получение экологически чистой продукции в регионах с аномально выраженными эдафическими факторами (трудно-доступные формы питательных элементов, повышенное или пониженное их содержание, кислые, засоленные почвы); в-третьих, получение чистой растениеводческой продукции на антропогенно загрязненных ландшафтах. Необходимо отметить, что проблемы, связанные с устойчивостью к ионам Na, K (засоленные почвы) и устойчивостью к ионам Al (кислые почвы), являются более изученными по сравнению с проблемами устойчивости к избытку тяжелых металлов (Климашевский, 1986). Литературные данные по генетическому контролю признаков, обуславливающих ответные реакции растений на уровень макро- и микроэлементов в субстрате, характеризуются относительной фрагментарностью и малочисленностью. Слабое развитие целенаправленных исследований по генетико-селекционным аспектам минерального питания растений О. Гамзикова (1992) объясняет следующими причинами: превалированием традиционных представлений об эффективности изменения свойств почв, а не свойств растений, а также необходимостью решения селекционным путем задач по повышению продуктивности растений, повышения устойчивости к болезням и вредителям, устойчивости к абиотическим стрессам. В своей монографии О. Гамзикова (1994) делает заключение, что специально создаваемые сорта для природно-аномальных по химическому составу почв и загрязненных площадей - это практически единственное решение экологических проблем. Данный путь их решения экономически более выгоден по сравнению с затратами на техногенные мероприятия.

В обзоре состояния исследований в области генетики минерального питания О. Гамзикова (1992) отмечает их малочисленность и фрагментарность. Среди проблем, связанных с загрязнением ТМ и устойчивости растений к присутствию в среде избыточных концентраций этих элементов, остановимся только на анализе работ, связанных с генетическими аспектами питания железом, марганцем, магнием, медью и цинком. Наследование наибольшего количества элементов фосфора, калия, магния, меди, бора, цинка, марганца, алюминия и железа изучили L. Gorsline с сотр. (1964) на растениях кукурузы. Установлен полигенный контроль содержания железа, марганца, магния, меди и цинка в листьях и зерне кукурузы, а также преимущественно аддитивный тип действия генов.

G. Buss с сотр. (1975), изучая эффект кислотности почвы и генотипа растений на поглощение и концентрацию элементов питания у люцерны, пришли к выводу, что имеет место превалирование аддитивной компоненты в генетической изменчивости содержания железа и марганца в тканях люцерны. Моногенный рецессивный контроль дефицита железа описан у кукурузы (Bell et al., 1958, 1962); сои (Weiss, 1943); овса (McDaniel, Brown, 1982). Нарушения метаболизма железа исследователи связывают со сбоями в механизме восстановления железа из трехвалентной в двухвалентную форму. О. Майстренко и О. Гамзикова (1989) установили, что контроль реакции яровой пшеницы на дефицит железа является дигенным. Вывод делается по степени хлороза листьев пшеницы.

Помимо уже отмеченных публикаций, связанных с генетическим контролем питания кукурузы и пшеницы марганцем, необходимо отметить работу R. Naismith с соавт. (1974), в которой указывается генетический адрес контроля накопления марганца в листьях кукурузы, а именно гены, расположенные в длинном плече 9 хромосомы. О преимущественном вкладе аддитивных генов в изменчивость содержания марганца у люцерны делают вывод G. Buss с сотр. (1975).

Противоречивые выводы получены G. Gorsline с сотр. (1964) о полигенном контроле содержания магния в листьях и зерне кукурузы и D. Pore и H. Munger (1953) о моногенном рецессивном контроле у сельдерея на дефицит магния.

Работая с замещенными линиями, R. Graham с сотр. (1987) установили положительный вклад хромосомы 5RL ржи в метаболизме меди у растений пшеницы.

Генофонд цитоплазмы и его влияние на минеральное питание пшеницы было изучено В. Bochev с сотр. (1983). Авторы делают вывод о положительном влиянии цитоплазмы *Ae.speltoides*, *Ae.sharonensis*, *Ae.cylindrica*, *T.dicoccoides*, *T.dicoccum* на содержание железа в зерне аллоплазматических линий, созданных на основе сорта мягкой пшеницы C.Spring. Что касается результатов исследований питания марганцем, то выделены цитоплазмы *Ae.cylindrica*, *Ae.variabilis*, снижающие содержание марганца в зерне аллолиний, в соломе аналогичный эффект оказывают цитоплазмы *Ae.comosa*, *Ae.speltoides*, *Ae.variabilis*. Повышают содержание магния в зерне пшеницы цитоплазмы *Ae.squarrosa*, *Ae.speltoides*, *T.dicoccum*. Положительный вклад в содержание цинка в зерне оказывают цитоплазмы *Ae.squarrosa*, *Ae.speltoides* и отрицательный - *T.dicoccoides*, *Ae.variabilis*, *Ae.ventricosa*. Считаю, что эффект генетического материала цитоплазматического фонда значителен и остановимся на этом аспекте более подробно.

Первые экспериментальные данные, свидетельствующие о роли цитоплазмы в наследственности, были получены на высших растениях К. Корренсом и Э. Бауром еще в 1909 г. (Сэджер, 1975) и развиты в работах S. Granik (1965), I. Gray (1986), Г. Чириковой и А. Вершинина (1989), М. Pillay с сотр. (1990), М. Chowdhury с сотр. (1990), О. Давыденко (1990) и других.

Генетическая информация цитоплазмы локализована в органеллах клетки - хлоропластах и митохондриях. Хотя по объему эта информация по сравнению с ядерной невелика, в процессе жизнедеятельности растений она играет важную роль (Whitfield, Bottomy, 1983; Gray, 1986; Давыденко, 1989). Геном цитоплазмы более консервативен по сравнению с геномом ядра (Gray, 1986), но может подвергаться естественным мутационным изменениям, что создает меж- и внутривидовой полиморфизм по плазмогенам (Сидоров и др., 1990). Гены цитоплазмы оказывают влияние на многие структурно-морфологические признаки растений: продуктивную кустистость, длину верхнего междоузлия и массу 1000 зерен мягкой пшеницы (Давыденко, Червякова, 1988), массу семян хлопка (Bouriland, Mahil, 1985), репродуктивную функцию (Hockett et al., 1989), а также продолжительность вегетационного периода (Scarath, Law, 1984; Лыфенко, 1979).

Проблема взаимодействия геномов цитоплазмы и ядра в формировании хозяйственно важных признаков представляет особый интерес в связи с устойчивостью растений к биотическим и абиотическим стрессам (Силкова, 1988; Палилова и др., 1989; Парфенова, 1990). Взаимосвязь генома ядра и генома цитоплазмы, показанная в работах Л. Мироновой (1989) и R. Rose с соавт. (1990), позволяет предположить, что в механизмах устойчивости растений к стрессам играет большую роль не только геном ядра, но и плазмон. Помимо прямого влияния генов цитоплазмы на устойчивость, возможна регуляция активности ядерных генов плазмона (Гетман, Кесслер, 1987). Так, доказан контроль со стороны генофонда цитоплазмы за устойчивостью к грибным заболеваниям (Washington, Mann, 1974), бурой ржавчине у мягкой пшеницы (Палилова и др., 1989) и другим болезням (Pring, Lonsdale, 1989). Установлено, что гены цитоплазмы могут влиять на холодоустойчивость (Cahalan, Law, 1979; Ruth et al., 1990) и устойчивость к засухе (Ильин, 1963).

Работы ряда исследователей посвящены изучению эффекта генов плазмона в поглощении и утилизации макро- и микроэлементов (Ходос, 1979; Vochev et al., 1983; Neikova-Vocheva et al., 1989; Борисенко, 1979; Гамзикова, Калашник, 1988; и др.). Экспериментально доказана роль генофонда цитоплазмы в формировании кислот-о- (Климашевский, 1986) и солеустойчивости (Вилор, Сизова, 1981) высших растений.

Установлено, что имеет место модифицирующий эффект цитоплазмы на ядерные гены (комплекс генов), контролирующие усвоение питательных элементов. Выделены цитоплазмы, полученные от *T.dicoccum*, *Ae.kotshyi*, *Ae.ventricosa* и *Ae.cylindrica*, которые имеют наибольший положительный эффект в ассимиляции питательных элементов (Vochev, et al., 1983).

Используя в качестве генетических моделей аллоплазматические линии при изучении вклада генофонда цитоплазмы в общую изменчивость, ряд исследователей (Kishara, 1982; Panayotov, 1983; Давыденко, 1989; Зимницкий, 1991 и др.) приходят к мнению о перспективности более широкого вовлечения цитоплазматической изменчивости в селекционный процесс. Это положение распространяется как на селекцию высокопродуктивных растений, так и на целенаправленные программы по конкретным хозяйственно важным признакам.

На 23 аллоплазматических линиях, полученных путем переноса ядерного генома мягкой яровой пшеницы сортов Новосибирская 67 и Белорусская 80 в цитоплазмы представителей двух родов *Aegilops* L. и *Triticum* L., изучена направленность и количественное выражение вклада генов цитоплазмы в проявление устойчивости мягкой пшеницы к присутствию кадмия и никеля в питательном субстрате (Barsukova, Gamzikova, 1994). Установлено, что в контроле за реакцией пшеницы на ТМ на ранних этапах онтогенеза участвует как генофонд ядра, так и генофонд цитоплазмы. Меж-, внутриродовое и межвидовое замещения цитоплазмы либо сохраняет устойчивость на уровне исходного сорта, либо сдвигает ее в плюс (кадмий) или минус (никель) стороны для генома Новосибирской 67 и в минус (кадмий, никель) сторону для генома Белорусская 80. Эффект привнесенной цитоплазмы слабо зависит от родовой и видовой принадлежности, но в основном определяется

генофондом конкретного донора и установлением его взаимодействий с генофондом рекуррентного сорта.

Причинами отличий реакций аллоплазматических линий от исходного сорта на присутствие кадмия или никеля в среде могут быть: локализация гена(ов) устойчивости в генофонде используемых источников цитоплазм и (или) изменение взаимодействия генов цитоплазмы и ядра. Сохранение устойчивости исходного сорта у аллоплазматической линии может быть объяснено равноценностью вклада генофондов цитоплазмы сорта и используемых источников цитоплазмы.

Наряду с установленными фактами однонаправленного изменения под влиянием переноса конкретной цитоплазмы устойчивости пшеницы к обоим металлам были получены и металлоспецифические реакции (т. е. разнонаправленные изменения). Результаты экспериментов с двумя сериями аллоплазматических линий позволяют сделать заключение о присутствии в цитоплазмах представителей *T.dicoccoides*, *T.aegilopoides* генов, снижающих адаптивные реакции мягкой яровой пшеницы к присутствию никеля в субстрате. Установлено, что введение в генофонд мягкой пшеницы цитоплазм эгилопсов *Ae. cylindrica*, *Ae. juvenalis* и пшениц *T.dicoccoides* и *T.spelta* понижает резистентность мягкой пшеницы к обоим металлам. Эта информация может быть использована в генетических исследованиях и при создании сортов для экологически неблагоприятных территорий.

В последние годы к изучению генетики количественных и качественных признаков растений, наряду с другими методологическими подходами, все чаще привлекаются изогенные линии (Коваль 1983; Аникеева, 1984; Гуркин, 1984; Касатов и др., 1986; Крупнов и др., 1987; Юсупов, 1987; Родынюк, 1991; Гамзикова и др., 1991). Этот методологический подход характеризуется относительной корректностью для учета эффекта отдельных генов при соблюдении принципа единого различия (Крупнов, Лобачев, 1988). В процессе создания изогенных линий происходит перенос аллелей отдельного гена от донора к реципиенту, что равносильно замещению участков гомологичной хромосомы, в которых находятся переносимые и сцепленные с ними аллели. Изогенные линии имеют почти идентичные с исходным сортом генотипы, за исключением участков хромосом, которые можно идентифицировать по соответствующим генам (Коваль, 1990; Митрофанова, 1990). Благодаря этому изогенные линии являются удобными моделями для изучения влияния аллелей генов на проявление количественных признаков и анализа взаимодействия генов с генетической средой реципиента.

Установлен эффект генов, контролирующих отдельные хозяйственно ценные признаки, на реакцию мягкой яровой пшеницы, обусловленную присутствием кадмия и никеля в среде (Gamzikova, Barsukova, 1994). В лабораторных опытах изучалась коллекция изогенных линий, созданных С. Ковалем (1990) на сорте мягкой яровой пшеницы Новосибирская 67 по ряду хозяйственно ценных признаков. Основные изогенные линии, как и исходный сорт, являются среднеустойчивыми к присутствию кадмия в среде и высокоустойчивыми к присутствию никеля. Полученные данные позволяют предположить сложный характер генетического контроля устойчивости мягкой яровой пшеницы к ТМ кадмию и никелю уже на ранних этапах

онтогенеза. Очевидно, генетический контроль устойчивости к каждому поллютанту может осуществляться как неспецифическими, так и специфическими генетическими структурами. Случаи сохранения типа устойчивости у изогенной линии относительно исходного сорта могут быть объяснены неучастием введенных генов в контроле за наблюдаемыми реакциями. Изменение типа устойчивости у линии относительно исходного сорта может быть интерпретировано либо плейотропным эффектом введенных генов, либо привнесением за счет близкого сцепления генетической информации, прямо или опосредованно участвующей в детерминации признака устойчивости мягкой яровой пшеницы к поллютанту.

В мире существует несколько научных центров, основным предметом исследования которых являются генетические аспекты минерального питания растений: это школы профессоров R. Graham, P. Randall в Австралии; P. Vose, B. Loughman - в Англии, G. Gerloff, E. Epstein, D. Rains, W. Gabelman - в США, M. Saric, M. Govedarica - в бывшей Югославии, K. Briggs - в Канаде, H. Marshner, N. Bassam, W. Horst - в Германии и другие. Большую информационную роль об успехах в этой области исследований играют проводимые каждые три года международные симпозиумы. Первый симпозиум был проведен в 1982 г. в Белграде, большая заслуга в его организации принадлежит профессору M. Saric. И уже на Первом симпозиуме среди основных проблем, требующих безотлагательного решения названа, проблема загрязнения окружающей среды и возможность ее решения посредством изучения генетической видоспецифичности минерального питания растений (Genetic aspects..., 1987).

Последний Пятый международный симпозиум, посвященный вопросам генетики минерального питания, был проведен в 1994 г. в шт. Калифорния США. Остановимся на его материалах подробнее (Genetic and molecular..., 1994).

Устные доклады этого конгресса были разделены на четыре тематические группы: "Макроэлементы: транспорт и функции"; "Тяжелые металлы", "Алюминий" и "Засоленность". Необходимость исследований в области генетики микроэлементного питания растений отмечает D. Graham (Австралия), основываясь на своих данных о возможности использования генетического подхода в условиях дефицита железа, цинка, ма гния.

R. Chaney, Yin-Ming Li, A. Schneiter (США) оценили генетические возможности получения генотипов зерновых культур с низким уровнем накопления кадмия. Исследователи изучили 200 генотипов подсолнечника, предварительно рассмотрев 31 гермоплазму твердой пшеницы и 75 гермоплазм льна. Сделан вывод о важности комбинационной способности и степени гетерозиса в наследовании уровня кадмия в зерне. Одним из методов скрининга в селекционной программе названа корреляция между уровнем кадмия в зерне и листьях.

Роль хелатирования и транспорта избытка никеля у рода *Alyssum* оценена U. Kramer, A. Baker, J. Smith (Англия). Изучая *Odontarhena* из рода *Alyssum*, произрастающей на почвах с избыточным содержанием никеля, авторы пришли к выводу, что способность гипераккумулирующих видов передавать большие количества ионов металлов из корней, возможно, связана с эффективным хелатированием ионов металлов в ксилемном соке.

P. Jackson, J. DeWitt, C. Kuske, G. Rayson (США) изучили хелатирование ионов металлов в компонентах клеточных стенок растений. Многие ионы необходимы для полноценного питания растений, однако их избыточное количество является токсическим. Аккумуляция ионов металлов может осуществляться в клеточных компонентах, межклеточном веществе и структурах клеточных стенок. Исследования с радиоактивным европием и ураном подтвердили этот факт. Образование комплексов с карбоксильными группами и связывание ионов металлов зависит от pH. Ученые приводят сравнительную характеристику связывания различных ионов: Cu, Ag, Ni, Cd, Eu, Sr, Ba.

В стендовых докладах, так же как и устных, большая часть исследований касалась области генетики минерального питания растений макроэлементами и проблем, связанных с засоленными и кислыми почвами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение физиолого-генетических аспектов устойчивости растений к присутствию в среде ТМ является новым научным направлением, перспективность развития которого обусловлена как практическим, так и теоретическим значением. Устойчивость растений к действию ТМ имеет значение в связи с решением многих проблем, из которых основными являются: (1) изучение круговорота металлов в среде; (2) использование геоботанических методов при поиске полезных ископаемых; (3) исследование месторождений руд металлов; (4) использование микробиологической экстракции металлов из низкообогащенных руд; (5) выращивание растений на загрязненных токсичными отходами субстратах; (6) очистка сточных вод; (7) создание генетического банка устойчивости культурных растений к ТМ с целью получения незагрязненной растительной продукции. В настоящее время существует необходимость в широкомасштабных исследованиях с учетом свойств почв, климатических факторов и генетических особенностей растений для уточнения условий, необходимых для формирования незагрязненной продукции. Изучение метаболического статуса устойчивых и неустойчивых генотипов растений в стрессовых условиях позволит использовать их при создании источников устойчивости к ТМ, а также в селекционном процессе при подборе родительских компонентов и отборе из гибридных комбинаций.

ЛИТЕРАТУРА

Авцын А.П. и др. Микроэлементозы человека: этиология, классификация, органопатология. - М.: Медицина, 1991. - С. 54 - 55.

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

Алексеева-Попова Н.В., Ильинская Н.Л. Реакция отдельных видов и популяций на высокое содержание меди в среде // Растения в условиях экстремального питания. - Л.: Наука, 1983. - С. 42 - 53.

Алексеева-Попова Н.В. Специфичность металлоустойчивости и ее механизмов у высших растений // Микроэлементы в биологии и их применение в сельском хозяйстве и медицине: Тез. докл. XI Всесоюз. конф. - Самарканд, 1990. - С. 260 - 261.

Аникеева Н.В. Опыт создания почти изогенных остистых и безостистых линий у яровой мягкой пшеницы // Физиологические и генетические основы селекции. - Саратов, 1984. - С. 129 - 137.

Бандман А.Л., Гудзовский Т.А., Дубейковская Л.С. Вредные химические вещества. Неорганические соединения элементов I - IV групп. - Л.: Химия, 1988.

Барахтенюва Л.А. Влияние поллютантов на обмен веществ и состояние сосны обыкновенной в условиях техногенного загрязнения: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. - Новосибирск, 1993.

Барсукова В.С. Потенциал пшеницы по устойчивости к ТМ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Новосибирск, 1993.

Барсукова В.С., Гамзикова О.И., Ван Децин. Реакция пшеницы на присутствие кадмия // Сиб. экол. журн. - 1995. - N 6. - С. 515 - 521.

Басманов А.Е., Кузнецов А.В. Экологическое нормирование применения удобрений в современном земледелии // Вестн. с.-х. науки. - 1990. - N 8. - С. 88 - 91.

Берзиня А.А. Загрязнение металлами растений в придорожных зонах автомагистралей // Загрязнение природной среды выбросами автотранспорта. - Рига, 1980. - С. 28 - 45.

Бернацкая М.Л., Лаптева Т.И., Климашевский Э.Л. О механизме генотипической специфики устойчивости растений к алюминию. Восстановительная, фосфорилирующая и фосфатазная активность хлоропластов гороха в связи с действием алюминия // Сиб. вестн. с.-х. науки. - 1976. - N 4. - С. 26 - 30.

Бессонова В.П. Клеточный анализ роста корней *Lathyrus odoratus* L. при действии тяжелых металлов // Цитология и генетика. - 1991. - Т. 25, N 6. - С. 18 - 24.

Бессонова В.П. Состояние пыльцы как показатель загрязнения среды ТМ // Экология. - 1992. - N 4. - С. 45 - 49.

Биологический энциклопедический словарь. - М.: Сов. энцикл., 1989. - С. 661.

Богдан Т.С., Ткачук Е.С. Влияние лития на метаболизм свободных аминокислот и качество зерна озимой пшеницы // Микроэлементы в биологии и их применение в сельском хозяйстве и медицине. - Самарканд, 1990. - С. 267 - 268.

Борисенко Л.Р. Особенности метаболизма у форм озимой мягкой пшеницы с разными типами цитоплазматической мужской стерильности // Цитоплазматическая мужская стерильность и селекция растений. - Киев, 1979. - С. 96 - 100.

Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы. - М.; Л.: Сельхозгиз, 1935.

Важенин И.Г. О разработке предельно допустимых концентраций (ПДК) химических веществ в почве // Бюл. Почв. ин-та им. Докучаева. - 1983. - Вып. 35. - С. 3 - 6.

Вилор Т.А., Сизова Л.И. Устойчивость пластомных мутантов подсолнечника к хлоридному засолению // Экологическая генетика растений и животных. - Кишинев, 1981. - Ч. 1. - С. 13 - 14.

Виноградов А.П. Химический элементный состав организмов и периодическая система Менделеева // Труды биохим. лаб. АН СССР. - 1935. - Т. 3. - С. 67 - 278.

Виноградова Е.Н. и др. Влияние промышленных токсикантов на пероксидазу листьев тополя канадского // Пром. ботаника. - Киев, 1990. - С. 112 - 113.

Воробьев Л.Н., Егорова Н.Н. Роль H^+ насосов растений в минеральном питании // Изв. ТСХА. - 1989. - N 6. - С. 56 - 64.

Воскресенская О.Л. Влияние избытка цинка в среде произрастания на целостность мембран и сверхслабое свечение корней овса. - Йошкар-Ола: Мар. ун-т, 1987. - 15 с.

Габович Р.Д., Прилучина Л.С. Гигиенические основы охраны продуктов питания от вредных химических веществ. - Киев: Здоровье, 1987. - С. 14 - 17.

Гамзикова О.И. Состояние исследований в области генетики минерального питания // Агрохимия. - 1992. - N 4. - С. 139 - 150.

Гамзикова О.И. Генетика агрохимических признаков пшеницы. - Новосибирск: Наука, 1994.

Гамзикова О.И., Барсукова В.С. Полиморфизм и характер наследования устойчивости пшеницы к никелю // Физиология и биохимия культурных растений. - 1993. - Т. 25, N 1. - С. 8 - 14.

Гамзикова О.И., Барсукова В.С. Изменение устойчивости пшеницы к тяжелым металлам // Докл. РАСХН. - 1996. - N 2. - С. 13 - 15.

Гамзикова О.И., Калашник Н.А. Генетика признаков пшеницы на фонах питания. - Новосибирск: Наука, 1988.

Гамзикова О.И., Коваль С.Ф., Барсукова В.С. Влияние генов короткостебельности на азотное питание пшеницы // Агрохимия. - 1991. - N 1. - С. 12 - 18.

Гармаш Н.Ю. Тяжелые металлы и качество зерна пшеницы // Химия в сел. хозяйстве. - 1985. - Т. 23, N 6. - С. 48 - 49.

Гармаш Н.Ю. Влияние тяжелых металлов на величину и качество урожая сельскохозяйственных культур: Дис. ... канд. биол. наук. - Новосибирск, 1986. - 136 с.

Гармаш Г.А., Гармаш Н.Ю. Влияние тяжелых металлов, внесенных в почву с осадком сточных вод, на урожайность пшеницы и качество продукции // Агрохимия. - 1989. - N 7. - С. 69 - 76.

Гетман О.А., Кесслер Р.М. Участие хлоропластного генома в реакциях растений на неблагоприятные факторы среды // V Всесоюзная междуниверситетская конференция по биологии клетки. - Тбилиси, 1987. - С. 911 - 913.

Гигиена окружающей среды / Под ред. Г.И. Сидоренко. - М.: Медицина, 1985.

Глазковская М.А. Принципы классификации почв по опасности их загрязнения тяжелыми металлами // Биол. науки. - 1989. - N 9. - С. 38 - 47.

Глазковская М.А. Почвенно-геохимическое картографирование для оценки экологической устойчивости среды // Почвоведение. - 1992. - N 6. - С. 5 - 15.

Гончарук Е.И., Сидоренко Г.И. Гигиеническое нормирование химических веществ в почве. - М.: Медицина, 1986.

Гудков И.Н., Гуральчук Ж.З., Петрова С.А. Цитотоксическое и цитогенетическое действие цинка на растения и его снятие с помощью магния // Докл. АН УССР. - 1986. - N 12. - С. 61 - 63.

Гуральчук Ж.З. Эколого-физиологические аспекты действия повышенных концентраций цинка на растения // Микроэлементы в биологии и их применение в сельском хозяйстве и медицине. - Самарканд, 1990. - С. 278 - 280.

Гуральчук Ж.З. Механизмы устойчивости растений к ТМ // Физиология и биохимия культурных растений. - 1994. - Т. 26, N 2. - С. 107 - 117.

Гуркин Н.А. Действие гена низкорослости на яровую твердую пшеницу // Физиологические и генетические основы селекции. - Саратов, 1984. - С. 137 - 144.

Гутиева Н.М. Влияние тяжелых металлов Zn, Mn, Ni на урожай и качество ячменя (вегетационный опыт) // Бюл. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. - М., 1985. - Вып. 37. - С. 12 - 15.

Давыденко О.Г., Червякова Т.О. Внутривидовая цитоплазматическая изменчивость у мягкой пшеницы // Докл. АН БССР. - 1988. - Т. 22, N 11. - С. 1032 - 1035.

Давыденко О.Г. Роль цитоплазматической изменчивости в эволюции и селекции растений // Цитология и генетика. - 1989. - Т. 24, N 4. - С. 66 - 76.

Давыденко О.Г. Замещенные цитоплазматические линии пшеницы и ячменя. Подходы к созданию идентифицированных плазмодондов видов // Использование изогенных линий в селекционно-генетических экспериментах: Тез. докл. - Новосибирск, 1990. - С. 20 - 22.

Давыдова В.Н., Моченят К.И. Содержание абсциссовой кислоты в растениях фасоли при недостатке цинка // Физиология и биохимия культурных растений. - 1980. - Т. 12, N 6. - С. 588 - 591.

Добровольский В.В. Тяжелые металлы: загрязнение окружающей среды и глобальная геохимия // Тяжелые металлы в окружающей среде. - М.: Изд-во МГУ, 1980. - С. 3 - 11.

Дубова Н.А., Едичарова И.А., Лапин И.А. Экоотоксикология и охрана природы. - Рига: Зинатне, 1988.

Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений. - Кишинев: Штиинца, 1988.

Жученко А.А. Эколого-генетические проблемы селекции растений // С.-х. биология. - 1990. - N 3. - С. 3 - 23.

Загрязнение воздуха и жизнь растений / Под ред. М. Трешоу. - Л.: Гидрометеоиздат. - 1988.

Зимаков И.Е., Захарова Л.Л. Влияние промышленности на изменение фоновых уровней содержания кадмия в некоторых объектах окружающей среды // Микроэлементы в биологии и их применение в сельском хозяйстве и медицине: Тез. докл. XI Всесоюз. конф. - Самарканд, 1990. - С. 31 - 33.

Зимницкий С.Н. Селекционная ценность скороспелых, засухоустойчивых сортов мягких яровых пшениц различного эколого-географического происхождения в условиях Южного Предуралья: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. - Л., 1991.

Зырин Н.Г., Обухов А.И. Принципы и методы нормирования (стандартизации) содержания тяжелых металлов в почве и в системе почва-растение // Бюл. Почв. ин-та им. Докучаева. - 1983. - Вып. 35. - С. 7 - 10.

Игошина Т.И., Косицин А.В. Устойчивость к свинцу карбоангидразы *Melica nutans* // Ботан. журн. - 1990. - Т. 75, N 8. - С. 1144 - 1150.

Ильин В.Б. Тяжелые металлы в почвах Западной Сибири // Почвоведение. - 1987. - N 11. - С. 87 - 95.

Ильин В.Б. Тяжелые металлы в системе почва-растение. - Новосибирск: Наука, 1991.

Ильин В.Б. Фоновое содержание кадмия в почвах Западной Сибири // Агрохимия. - 1991. - N 5. - С. 103 - 108.

Ильин В.Б., Степанова М.Д. Распределение свинца и кадмия в растениях пшеницы, произрастающей на загрязненных этими металлами почвах // Агрохимия. - 1980. - N 5. - С. 114 - 120.

Ильин М.И. Влияние материнской формы на наследование признаков и свойств у гибридов первого поколения // Кукуруза. - 1963. - N 5. - С. 35 - 36.

Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. - М.: Мир, 1989. - С. 191 - 201.

Калашникова З.В. Накопление кобальта и кадмия в урожае некоторых сельскохозяйственных культур при облучении растений на почвах, загрязненных тяжелыми металлами // Агрохимия. - 1991. - N 9. - С. 77 - 82.

Каплунова Е.В. Трансформация соединений цинка, свинца в почвах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Почв. ин-т им. Докучаева. - М., 1983.

Касатов В.И., Крупнов В.А., Матвеева Н.Ф. Биохимическая характеристика полых и выполненной соломины у яровой мягкой пшеницы в Поволжье // Селекция и семеноводство зерновых культур. - Саратов, 1986. - С. 28 - 34.

Каталог мировой коллекции ВИР. Устойчивость к ТМ (никель) на ранних этапах онтогенеза, 1995. - Вып. 670а.

Каталог мировой коллекции ВИР. Устойчивость к ТМ (кадмий) на ранних этапах онтогенеза, 1995. - Вып. 671в.

Климашевский Э.Л. Генетический контроль усвоения элементов питания растений // Вестн. с.-х. науки. - 1986. - N 7. - С. 77 - 87.

Климашевский Э.Л. Генетический аспект минерального питания растений. - М.: Агропромиздат, 1991.

Коваль С.Ф. Исследование модели сорта яровой пшеницы на изогенных линиях и аналогах. Проблемы и перспективы // Проблемы селекции сельскохозяйственных растений. - Новосибирск, 1983. - С. 58 - 68.

Коваль С.Ф. Изогенные и аллоплазматические линии, их создание и использование // Использование изогенных линий в селекционно-генетических экспериментах. - Новосибирск, 1990. - С. 4 - 7.

Ковда В.А., Золотарева Б.И., Скрипчинский И.И. О биологической реакции растений на тяжелые металлы в среде // Докл. АН СССР. - 1979. - Т. 247, N 3. - С. 766 - 768.

Козаченко В.И. и др. Изучение мутагенного действия хлористого кадмия на млекопитающих // Биол. науки. - 1987. - N 11. - С. 102 - 104.

Константинова Е.М., Ягодин Б.А., Волобуева В.Ф. Содержание кадмия и нитратов в растении салата в зависимости от ярности и генотипа // Изв. ТСХА. - 1992. - Вып. 3. - С. 179 - 185.

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.

Краснова Н.М. Ферментативная активность и химический состав растений на почвах с повышенным содержанием Zn, Ni, Mg // Микроэлементы в биологии и их применение в сельском хозяйстве и медицине. - Самарканд, 1990. - С. 296 - 297.

Крупнов В.А., Лобачев Ю.В. Гены низкорослости и их проявление у пшеницы // С.-х. биология. - 1988. - N 2. - С. 118 - 124.

Кузьменко Л.А., Сивак Л.А. Компартиментализация и взаимодействие микроэлементов в растениях // Микроэлементы в биологии и их применение в сельском хозяйстве и медицине. - Самарканд, 1990. - С. 300 - 301.

Лукашев В.К., Симуткина Т.Н. Особенности распределения и формы соединений микроэлементов в почвах крупного промышленного города // Почвоведение. - 1984. - N 4. - С. 43 - 52.

Лурье А.А., Фокин А.Д., Касатиков В.А. Поступление цинка и кадмия в зерновые культуры из почвы, удобренной остатками сточных вод // Агрохимия. - 1995. - N 11. - С. 80 - 92.

Лыфенко С.Ф. Влияние цитоплазмы *Triticum timopheevii* Zhuk, *Agilops ovata* L. и *Triticum timonovum* Nest на проявление мужской стерильности и других признаков мягкой пшеницы *T. aestivum* L. // Цитоплазматическая мужская стерильность и селекция растений. - Киев, 1979. - С. 42 - 45.

Майстренко О.И., Гамзикова О.И. Идентификация генов реакции растений пшеницы *T. aestivum* на дефицит железа // Частная генетика растений: Тез докл. конф. - Киев, 1989. - Т. 1. - С. 146.

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

Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. - Л.: Колос, 1976.

Минеев В.Г., Гомонова Н.Ф. Накопление ТМ в почве и поступление их в растения в длительном агрохимическом опыте // Докл. РАСХН. - 1993. - N 3. - С. 20 - 22.

Минеев В.Г., Макарова А.И., Тришина Т.Н. Тяжелые металлы и окружающая среда в условиях современной интенсивной химизации. I. Кадмий // Агрохимия. - 1981. - N 5. - С. 146 - 155.

Миронова Л.Н. Взаимодействие ядерного и митохондриального геномов у дрожжей // Генетика. - 1989. - Т. 25, N 7. - С. 1141 - 1149.

Митрофанова О.П. Создание генов-маркеров мягкой пшеницы // Изогенные линии культурных растений. - Новосибирск, 1991. - С. 47 - 58.

Михалева Л.М., Черняев А.Л. Кадмиевая кардиомиопатия // Микроэлементы в биологии и их применение в сельском хозяйстве и медицине. - Самарканд, 1990. - С. 475 - 476.

Молчан И.М. Селекционно-генетические аспекты снижения содержания экотоксикантов в растениеводческой продукции // С.-х. биология. - 1996. - N 1. - С. 55 - 66.

Мотылева С.М., Соснина М.В. О накоплении ТМ в листьях и плодах различных сортов черной смородины в зависимости от фазы вегетации // С.-х. биология. - 1996. - N 1. - С. 67 - 71.

Мунир Аль Хабиб Аль-Аруд, Яцюк Т. Изоферментные спектры оксидоредуктаз при фитотоксическом воздействии свинца // Пром. ботаника. - Киев, 1990. - С. 132 - 133.

Нестерова А.Н. Действие тяжелых металлов на корни растений 1. Поступление свинца, кадмия, цинка в корни, локализация металлов и механизмы устойчивости растений // Биол. науки. - 1989. - N 9. - С. 72 - 86.

Никифорова Е.М. Загрязнение природной среды свинцом от выхлопных газов автотранспорта // Вестн. МГУ. Сер. геогр. - 1975. - N 3. - С. 28 - 36.

Никифорова Е.М. Свинец в ландшафтах придорожных экосистем // Техногенные потоки вещества в ландшафтах и состояние экосистем. - М., 1981. - С. 220 - 229.

Обухов А.И., Бабьева И.П., Гринь А.В. Научные основы разработки предельно допустимых концентраций тяжелых металлов в почвах // Тяжелые металлы в окружающей среде. - М.: Изд-во МГУ, 1980. - С. 20 - 28.

Оголева В.П., Чердакова Л.Н. Влияние никеля на биохимические процессы в люцерне // Химия в сел. хоз-ве. - 1986. - N 3. - С. 58 - 60.

Палилова А.Н., Волуевич Е.А., Парфенова Т.А. Модифицирующее влияние чужеродных цитоплазм на неспецифическую устойчивость проростков пшеницы к бурой ржавчине // Докл. АН БССР. - 1989. - Т. XXXIII, N 3. - С. 271 - 273.

Парфенова Т.А. Влияние чужеродных цитоплазм на экспрессию ядерных генов, контролирующих некоторые хозяйственно важные признаки мягких пшениц: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Минск, 1990.

Пат. N 2007071 в Российском фонде изобретений. Метод ранней диагностики устойчивости растений к тяжелым металлам / В.С. Барсукова, О.И. Гамзикова. - 1994.

Петрунина Н.С. Проблемы геохимической экологии организмов. - М.: Наука, 1974.

Пигулевская Т.К. К вопросу о механизмах токсического действия металлов на растения // Микроэлементы в биологии и их применение в сельском хозяйстве и медицине. - Самарканд, 1990. - С. 316 - 317.

Пинский Д.Л., Пачепский Я.А. Описание движения кадмия в почвенной колонке с помощью комплексной математической модели миграции // Почвоведение. - 1991. - N 1. - С. 141 - 149.

Привезенцев К.В., Милонова И.Н., Безлепкин В.Г. Оценка токсических и генотоксических эффектов кадмия и никеля в альготесте и SOS-хромотесте // Успехи совр. биологии. - 1995. - Т. 115. - Вып. 6. - С. 759 - 764.

Растения в экстремальных условиях минерального питания. - Л.: Наука, 1983. - 176 с.

Ратнер Е.И. Пути приспособления растений к условиям питания катионами в почве // Проблемы ботаники. - М., 1950. - Вып. 1. - С. 427 - 448.

Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. - М., 1982. - 145 с.

Ринькис Г.Я. и др. Система оптимизации и методы диагностики минерального питания растений. - Рига: Зинатне, 1989. - 195 с.

Родынюк И.С. Изучение ассоциативной азотфиксации на изогенных линиях пшеницы серии АНК II // Изогенные линии культурных растений / ИЦиГ. - Новосибирск, 1991. - С. 111 - 124.

Рост и устойчивость растений / Под ред. Р.К. Саляева, В.И. Кефели. - Новосибирск, 1988.

Сабинин Д.А. Физиологические основы питания растений. - М.: Изд-во АН СССР. - 1965. - 512 с.

Савич В. и др. Регулирование подвижности тяжелых металлов в почве // Междунар. агропром. журн. - 1990. - N 6. - С. 94 - 101.

Садовникова Л.К., Зырин Н.Т. Показатели загрязнения почв тяжелыми металлами и неметаллами в почвенно-химическом мониторинге // Почвоведение. - 1985. - N 10. - С. 84.

Сарич М.Р. Генетическая специфичность минерального питания растений // Физиология и биохимия культурных растений. - 1985. - Т. 17, N 5. - С. 419 - 431.

Сердюк Е.М., Гуральчук Ж.З. Влияние избытка цинка на ультраструктуру клеток корня люцерны // Физиология и биохимия культурных растений. - 1987. - Т. 19, N 5. - С. 485 - 490.

Сидоренко Г.И., Ицкова А.И. Никель (гигиенические аспекты охраны окружающей среды). - М.: Медицина, 1980. - С. 176.

Сидоров В.А., Самойлов В.М., Дубинич В.П. Селекция цитоплазматических мутантов картофеля // Генетика. - 1990. - Т. 28, N11. - С. 84 - 89.

Силкова Т.Н. Эффекты чужеродных цитоплазм на формирование хозяйственно ценных признаков у аллоплазматических линий мягкой пшеницы: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - Минск, 1988. - С. 18.

Сингх С.А., Ракилов Н.Г. Изучение токсического действия кадмия, меди и никеля на яровую пшеницу // Интенсивное возделывание полевых культур и морфологические основы устойчивости растений / ТСХА. - М., 1987. - С. 56 - 59.

Смирнов Ю.С. Общее содержание фенолов у растений *Helianthus annuus* (Compositae) при обогащении среды микроэлементами // Ботан. журн. - 1982. - Т. 67, N 4. - С. 440 - 446.

Соболев А.С., Мельничук Ю.П., Калинин Ф.Л. Адаптация растений к ингибирующему действию кадмия // Физиология и биохимия культурных растений. - 1982. - Т. 4, N1. - С. 84 - 88.

Суркова Л.И. и др. Изменчивость элементного состава зерна озимой пшеницы в зависимости от сорта, погодных условий и обеспеченности питательными веществами // Агрохимия. - 1994. - N 6. - С. 36 - 43.

Сэджер Р. Цитоплазматические гены и органеллы. - М.: Мир, 1975. - 423 с.

Тарабрин В. Микроэлементы в окружающей среде. - Киев, 1980.

Тихомиров Ф.А., Кузнецова Н.Н., Магина Л.Г. Действие никеля на растения на дерново-подзолистой почве // Агрохимия. - 1987. - N 8. - С. 74 - 80.

- Тэмп Г.А., Лянгузова И.В. Токсичность никеля и его взаимодействие с элементами минерального питания // Экологические и физиолого-биохимические аспекты антополерантности растений: Всесоюз. конф. - Л., 1986. - С. 84 - 85.
- Тяжелые металлы и радионуклиды в агроэкосистемах / РАСХН. - М.: Агрэколас, 1994. - 288 с.
- Удовенко Г.В., Семушина Л.А., Синельникова В.Н. Особенности различных методов оценки солеустойчивости растений // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. - Л.: Колос, 1976. - С. 228 - 238.
- Ходос В.Н. Вклад хромосомной и цитоплазматической наследственности в явление отзывчивости пшеницы на повышение уровня минерального питания // Ионные транспозиции в растениях. - Киев, 1979. - С. 252 - 256.
- Чайлахян М.Х. Терминология роста и развития высших растений. - М., 1982.
- Черных Н.А. Изменение содержания ряда химических элементов в растениях под действием различных количеств тяжелых металлов в почве // Агрохимия. - 1991. - N 3. - С. 68 - 76.
- Чирикова Г.Б., Вершинин А.В. Цитоплазматические геномы злаков // Генетика. - 1989. - Т. 25, N 5. - С. 773 - 783.
- Юдинцева Е.В., Калашникова З.В., Филипас А.С. Влияние повышенного содержания в почвах тяжелых металлов на урожай яровой пшеницы и его качество // Агрохимия. - 1988. - N 6. - С. 100 - 103.
- Юдинцева Е.В., Калашникова З.В., Филипас А.С. Урожай викоовсяной смеси и его качество в зависимости от степени загрязнения почвы ТМ // С.-х. биология. Сер. биол. - 1990. - N 3. - С. 93 - 98.
- Юсупов Д.А. Генетический контроль устойчивости сортообразцов яровой мягкой пшеницы к саратовской популяции бурой ржавчины и селекции зерновых и зернобобовых культур на Юго-Востоке РСФСР. - Саратов, 1987. - С. 87 - 90.
- Ягодин Б.А. Агрохимия и мониторинг состояния окружающей среды // Изв. ТСХА. - 1990. - N 5. - С. 113 - 118.
- Ягодин Б.А., Виноградова С. Б., Говорина В.В. Кадмий в системе почва-удобрения-растения-животные организмы и человек // Агрохимия. - 1989. - N 5. - С. 118 - 131.
- Ягодин Б.А., Говорина В.В., Виноградова С.Б. Никель в системе почва-удобрения-растения-животные и человек // Агрохимия. - 1991. - N1. - С. 128 - 139.
- Ягодин Б.А., Максимова Е.Н., Саблина С.М. Проблемы микроэлементов в биологии // Агрохимия. - 1988. - N 7. - С. 126 - 134.
- Akira T., Toshiaki T., Hazuo M. Comparison of adaptability to heavy metals among crop plants // Soil Sci. and Plant Nutr. - 1976. - Vol. 22, N 1. - P. 108.
- Anderson A.G., Meyer S.R., Mayer F.K. Heavy metal toxicities levels of nickel, cobalt and chromium in the soil and plants associated with visual symptoms and variation in growth of an outcrop // Aust. J. Agric. Res. - 1973. - N 24. - P. 557 - 563.
- Antonovics J., Bradshaw A.D., Turner R.J. Heavy metal tolerance in plants // Adv. Ecol. Res. - 1971. - Vol. 7. - P. 1 - 85.
- Baker A.J.M. Ecophysiological aspects of zinc tolerance in *Silene maritima* // New Phytologist. - 1978. - Vol. 80. - P. 635 - 642.
- Balen van E., Gein van de S.C., Dejniet G.H. Autografic evidence for incorporation of cadmium into calcium oxalate crystals // Z. Pflanzenphysiol. - 1980. - Vol. 97. - P. 122 - 133.
- Barsukova B.S., Gamzikova O.I. Genetic possibilities to change wheat resistance to cadmium and nickel // Genetica Polonica. - 1994. - Vol. 35B. - P. 273 - 279.
- Baunemann R., Hofner W. Influence of cadmium, cuprum, nickel, and zink on the synthesis of metalloproteins by *Scenedesmus subspicatus* // Z. Pflanzenernaehr. Bodenk. - 1991. - Vol. 154. - P. 81 - 85.
- Becher M., Hofner W. Demonstration of a Cd-complexing compound in *Scenedesmus subspicatus* and *Zea mays* L. similar to phytochelatin // Z. Pflanzenernaehr. Bodenk. - 1994. - Vol. 157. - P. 87 - 92.

Bell W.D., Bogard L., McInrath W.I. Response of the yellow-stripe mutant (ys) to ferrous and ferric iron // Bot. Gaz. - 1958. - Vol. 120. - P. 36 - 39.

Bell W.D., Bogard L., McInrath W.I. Yellow-stripe phenotypes in maize. I. Effects of ys1 locus on uptake and utilization of iron // Bot. Gaz. - 1962. - Vol. 124. - P. 1 - 8.

Bingham F.T. et al. Growth and cadmium accumulation in plants grown on a soil treated with cadmium enriched sewage sludge // J. Environ. Qual. - 1975. - N 4. - P. 207 - 211.

Bochev B. et al. Genetic basis of mineral nutrition in *Triticum aestivum*. II. Effect of the cytoplasm on the absorption of nutrient elements // Genetic Aspects of Plant Nutrition. - Hague, Boston, Lancaster: Martinus Nijhoff Publ., 1983. - P. 429 - 433.

Bourland F.M., Mahil J.F. Effect of exotic cytoplasm on seed quality of cotton // Crop Sci. - 1985. - P. 348 - 350.

Broyer T.C., Johnson S.M., Paul R.E. Some aspects of lead in plant nutrition // Plant and Soil. - 1972. - Vol. 36. - P. 301 - 313.

Buss G.R., Lutz A.J., Haukins G.W. Effect of soil pH and plant genotypes on element concentration and uptake by alfalfa // Crop science. - 1975. - Vol. 15. - P. 614 - 617.

Cahalan C., Law C.N. The genetic control of cold resistance and vernalization requirements of wheat // Heredity. - 1979. - Vol. 42, N 2. - P. 125 - 132.

Chang A.C., Kim S.J., Page A.L. Transfer of cadmium from Municipal Sludge-Treated Soils to Selected Plants // Trans. XIV Congr. of ISSS. - 1990. - Vol. 4. - P. 180 - 185.

Cheeseman J.M., Harson J.B. Energy-linked Potassium influx as related to cell potential Corn Roots // Plant Physiol. - 1979. - Vol. 64, N 5. - P. 842 - 845.

Chongpradithum P., Mori S., Chino M. Excess copper induces a cytosolic copper, zinc - superoxide dismutase in soybean root // Plant Cell Physiol. - 1992. - Vol. 33, N 3. - P. 239 - 244.

Chowdhury M.K.W. et al. Mitochondrial DNA variation in long-term tissue cultured rice // TAG. - 1990. - Vol. 80, N 1. - P. 881 - 887.

Clark R.B. Plant genotype differences in uptake, translocation, accumulation and use of mineral elements required for plant growth // Genetic Aspects of Plant Nutrition. The Hague/Boston/Lancaster: Martinus Nijhoff Publ., 1983. - P. 49 - 70.

Cox R.M., Hutchinson T.C. Multiple metal tolerances in the growth of *Deschampsia caespitosa* (L) from sinbury smelting area // New Phyt. - 1980. - Vol. 84, N 4. - P. 631 - 647.

Cocucci S.M., Morgutti S. Stimulation of proton extrusion by potassium and divalent cations (Ni^{2+} , Co^{2+} , Zn^{2+}) in maize root segments // Physiol. plant. - 1986. - Vol. 68, N 3. - P. 497 - 501.

Cumming J.R., Taylor G.J. Mechanisms of metal tolerance in plants: Physiological adaptations for exclusion of metal ions from cytoplasm // Stress Responses in Plants: Adaptation and Acclimation Mechanisms. - Wiley-Liss, N.Y., 1990. - P. 329 - 356.

Cunningham F.M., Collins F.W., Hutchinson T.C. Physiological and biochemical aspects of cadmium toxicity. I. Toxicity symptoms and autoradiographic distribution of cadmium in roots, stems, leaves // Int. Conf. "Heavy metals in the Environment". - Toronto: Univ. Press, 1975. - P. 97 - 120.

Dabin P., Marafante E. Absorption, distribution and binding of cadmium and zinc in irrigated rice plants // Plant and Soil. - 1978. - Vol. 50. - P. 329 - 341.

Davis R.D., Beckett P.H.T., Wollen E. Critical levels of twenty potentially toxic elements in young spring barley // Plant and Soil. - 1978. - Vol. 49, N 2. - P. 395 - 408.

Ecological Responses to Environmental Stresses / ed. J. Rozema, A.C. Verkleij. - Netherlands, Kluwer Academic Publ. - 1991.

Elghany N.A. et al. Occupation, cadmium exposure, and prostate cancer // Epidemiology. - 1990. - N 1. - P. 107 - 115.

Epstein E. Mineral nutrition of plants: principals and perspectives. - N.Y.: John Wiley and sons, 1972. - 412 p.

- Ernst W. Physiological and biochemical aspects of metal tolerance // Effects of air pollutants on plants. - London, 1976. - P. 115 - 133.
- Farago M., Cole M. Nickel and plants // Metal ions in biological systems. - Marsel; N.Y.; Basel, 1988. - Vol. 23. - P. 47 - 82.
- Florijn P.J., Kecht de J.A., Beusichem van M.L. Phytochelatin concentrations and binding state of cadmium in roots of maize genotypes differing in shoot / root cadmium partitioning // J. of Plant Physiology. - 1993. - Vol. 142. - P. 537 - 542.
- Foy C.D., Chaney R.L., White M.C. The physiology of metal toxicity in plants // Ann. Rev. Plant Physiol. - 1978. - Vol. 29. - P. 511 - 547.
- Framond de A.J. A metallothionein-like gene from maize // FEBS Lett. - 1991. - P. 103 - 106.
- Gamzikova O.I., Barsukova B.S. Wheat potential for cadmium and nickel resistance // Genetics and molecular biology of plant nutrition / 5 Inter. Symp. Davis, U.S.A. - 1994. - P. 116.
- Gamzikova O.I., Barsukova B.S. Genetic possibilities to change wheat resistance to heavy metals // Cereal-patogens and stress factors interaction. Progress to ecological agriculture / 1 Inter. Simp. - Poland. - 1994. - P. 81.
- Garcia W.J., Sandford H.W., Blessin C.W. Translocation and accumulation of seven heavy metals in tissues of corn plants grown on sludge-treated strip-mined soils // J. Agr. and Food Chem. - 1979. - Vol. 27, N 5. - P. 1088 - 1094.
- Genetics and molecular biology of plant nutrition // Proc. 5 Int Symp. - Davis, California. - 1994. - 139 p.
- Genetic aspects of plants nutrition // Proc. 1st Int. Symp. "Genetic aspects of plant nutrition". Martinus Nijhoff Publ., 1983. - 495 p.
- Genetic aspects of plant mineral nutrition // Proc. 2nd Int. Symp. "Genetic aspects of plant mineral nutrition". Martinus Nijhoff Publ., 1987. - P. 470.
- Geuns J.M.C. et al. Cadmium effects in mung bean seedlings // Physiol. plant. - Vol. 85, N 3, Pt 2. - P. 66.
- Giri A.K., Singh O.P., Sanyal R. Comparative effects of chronic treatment with certain metals on cell division // Cytologia. - 1984. - Vol. 49, N3. - P. 659 - 665.
- Godbold D.L., Walter G.H. Effect of high zinc concentration on root growth and zinc uptake in two ecotypes of *Deschampsia caespitosa* differing in Zn tolerance // Root Ecology and its Practical Application. Inter. Symposium. - 1982. - P. 165 - 172.
- Gorsline L.W., Thomas W.I., Baker D.E. Inheritance of P, K, Mg, Cu, B, Zn, Mn, Al, and Fe concentrations by corn (*Zea mays* L.) leaves and grain // Crop Sci. - 1964. - Vol. 4. - P. 207 - 210.
- Gough L.P., Sharklette H.T., Case A.A. Element concentrations toxic to plants, animals and man // US Geol. Surv. Bull. - 1979. - N 1466. - P. 80 - 86.
- Graham R.D. et al. Transfer to wheat of the copper efficiency factor carried on rye chromosome arm 5r1 // Plant and Soil. - 1987. - Vol. 99. - P. 107 - 114.
- Granick S. Cytoplasmic units of inheritance // Science. - 1965. - Vol. 147, N 3660. - P. 911 - 913.
- Gray J. Wonders of chloroplast DNA // Nature. - 1986. - Vol. 322, N 6079. - P. 501 - 502.
- Gries B. Zellphysiologische Untersuchungen über die Zinc resistenz bei Galmeiokotytopen und Normalformen von *Silene cucubalus* Wib // Flora. - 1966. - Abt. B, Bd 156, H 3. - S. 271 - 290.
- Grill E. Schulz der Pflanzen vor Schwermetallen // Jahrb. Acad. Wiss Gottingen Jahr. - 1990. - P. 21 - 24.
- Grill E., Winnaker E., Zenk M. Phytochelatin // Methods in Enzymology / eds. J. Riordan, B. Vallee. - San Diego: Academic Press, 1991. - Vol. 205. - P. 333 - 341.
- Guo Y., Marschner H. Genotypic Differences in uptake and Translocation of cadmium in bean and maize inbred lines // Z. Pflanzenernaehr. Bodenk. - 1996. - Vol. 156. - P. 55 - 60.

- Guo Y., Marschner H. Uptake, distribution, and binding of cadmium and nickel in different plant species // *J. of Plant Nutrition*. - 1995. - Vol. 18. - P. 2691 - 2706.
- Guo Y., Schulz R., Marschner H. Genotypic differences in uptake and distribution of cadmium and nickel in plants // *Angew. Bot.* - 1995. - Vol. 69. - P. 42 - 48.
- Hammet F.S. Studies in the biology of metals. 5. The selective fixation of lead by root nuclei in mitosis // *Protoplasma*. - 1929. - Vol. 5. - P. 535 - 546.
- Hockett E.A., Astveit K., Gilbertson K.M. Selfing behaviour of cytoplasmic male sterile barley in Norway and the United States // *Hereditas*. - 1989. - N 111. - P. 159 - 165.
- Hoffer G. Some differences in the functioning of self-pollination lines of corn under varying nutritional conditions // *J. Amer. Soc. Agric.* - 1926. - Vol. 18. - P. 322 - 343.
- Holstead R.L., Finn B.I., Mac Lean A.I. Extractability of nickel added to soils and its concentration in plants // *Can. J. Soil Sci.* - 1969. - Vol. 49. - P. 335.
- Hutchinson T.C., Whitby L.M. Heavy metal pollution in the Sudbury mining and smelting region of Canada I. Soil and vegetation contamination by nickel, copper and other metals // *Environ. Conservation*. - 1974. - Vol. 1, N 2. - P. 123 - 132.
- Jhomas R., Law J.P. Properties of waste waters // *Soil for management of organic wastes and waste waters* / Ed. by L. Elliott, R.J. Stevenson. - N.Y., 1977. - P. 76 - 81.
- Jacobson K.B., Turner J.E. The interaction of cadmium and certain other metal ions with proteins and nucleic acids // *Toxicology*. - 1980. - Vol. 16, N 1. - P. 1 - 37.
- Jarvis S.C., Lohes L.H.P., Hopper M.J. Cadmium uptake from solution by plants and its transport from roots to shoots // *Plant and Soil*. - 1976. - Vol. 44, N 1. - P. 179 - 191.
- John M.K. Mercury uptake from soil by various plant species // *Bull. Envir. Cont. Toxicol.* - 1972. - N 8. - P. 77 - 88.
- Jowett D. Population studies in lead tolerant *Agrostis tenuis* // *Evolution*. - 1964. - Vol. 18, N 1. - P. 70 - 84.
- Iwai I., Hara T., Sonoka Y. Factors affecting cadmium uptake by the corn plant // *Soil Sci a. Plant Nutr.* - 1975. - Vol. 21, N 1. - P. 37 - 46.
- Karamanos R.E., Bettany J.E., Stewart J.B.K. The uptake of native and applied lead by alfalfa and bromegrass from soil // *Canad. J. Soil Sci.* - 1976. - Vol. 56. - P. 143 - 149.
- Kawashima I. et al. Isolation of gene for metallothionein-like protein from soybean // *Plant Cell Physiol.* - 1991. - P. 913 - 916.
- Kishara H. Importance of cytoplasm on genetics // *Cytologia*. - 1982. - Vol. 47, N 3/4. - P. 435 - 450.
- Kitagishi Y. Heavy metal pollution in soils of Japan. - Tokyo: Japan Soil Sci. Press, 1981. - P. 65 - 80.
- Kocik H., Wojciechowska B., Liguzinska A. Investigation on the cytotoxic influences of zinc on *Allium cerea* roots // *Acta Soc. Bot. Pol.* - 1982. - Vol 2, N 1. - P. 3 - 9.
- Kodama Osamu, Yamada Akira, Yamamoto Akashi. Induction of phytoalexins with heavy metal ions in rice leaves // *J. Festic. Sce.* - 1988. - Vol. 13, N 4. - P. 615 - 617.
- Kuboi T., Noguchi A., Yazali J. Family dependent cadmium accumulation characteristics in higher plants // *Plant and Soil*. - 1986. - N 92. - P. 405 - 415.
- Kuboi T. Differences in the uptake and translocation of cadmium among plant species // *Trans. XIV Congr. of ISSS*. - Kyoto, 1990. - Vol. 4. - P. 692 - 693.
- Lagerwerft J.V., Specht A.W. Contamination of roadside soil and vegetation with cadmium, nickel, lead and zinc // *Environ. Sci. and Technol.* - 1970. - Vol. 4, N 5. - P. 583 - 586.
- Lamoreaux R.J., Chantey W.R. Growth and water movement in Silver maple seedling affected by cadmium // *J. Environ. Qual.* - 1977. - Vol. 6, N 2. - P. 201 - 203.
- Lane S.D. Martin E.S. An ultrastructural examination of lead localization in germinating seeds of *Raphanus sativus* // *Z. Pflanzenphysiol.* - 1982. - Vol. 107. - P. 33 - 40.

- Lee K.C., Cunningham B.A., Paulsen G.M. Effects of cadmium on respiration rate and activities of several enzymes in soybean seedlings // *Physiol. plant.* - 1976. - Vol. 36, N 1. - P. 4 - 6.
- Marre E. Fusicoccin: a Tool in Plant Physiology // *Ann. Rev. Plant Physiol.* - 1979. - Vol. 30. - P. 273 - 288.
- McDaniel M.E., Brown G.C. Differential iron chlorosis of oat cultivars // *Plant Nutr.* - 1982. - N 5. - P. 545 - 552.
- McKenna I.M. et al. Interactions of plant zinc and plant species on bioavailability of plant cadmium to Japanese quail fed lettuce and spinach // *Environ. Res.* - 1992. - Vol. 57. - P. 73 - 87.
- Metal ions in biological systems / Ed. H. Sigel. - N.Y. and Basel: Marsel, Dekker, Inc., 1988. - Vol. 23. - 463 p.
- Moors C.A. The agronomic placement of varietes // *J. Amer. Soc. Agric.* - 1921. - Vol. 13.
- Mutoh N., Hayashi Y. Sulfur-containing cadystin-cadmium complexes // *Methods Enzymol.* - 1991. - Vol. 205. - P. 341 - 347.
- Naismith R.W., Johnson M.W., Thomas W.I. Genetic control of relative calcium, phosphorus and manganese accumulation on chromosome 9 in maize // *Crop Science.* - 1974. - Vol. 14. - P. 845 - 849.
- Nambiar K.K.M., Motiramani D.P. Tissue iron/zinc ratio as a diagnostic tool for prediction of zinc deficiency in crop plants // *Plant and Soil.* - 1981. - Vol. 60. - P. 357.
- Neikova-Bocheva M. et al. Chromosomal and cytoplasmic effects on uptake and accumulation of iron, phosphorus and calcium in *Triticum aestivum* L. // *J. Plant Nutr.* - 1989. - Vol. 9, N 37. - P. 493 - 501.
- Novak K., Stanek M. Fitoalexiny v exudatech korenu roslin: Tes. Conf. - Praha, 1986. - P. 81 - 82.
- Nriagu J.O., Pacyna J.M. Quantitative assessment of worldwide contamination of air, water and soils by trace metals // *Nature.* - 1988. - Vol. 333, N 6169. - P. 134 - 139.
- Okamoto T. et al. Changes in Form, Mobility and Availability of Some Heavy Metals in a Soil with Long-Term Applications of Sewage Sludge // *Trans. XIV Congr. of ISSS.* - Kyoto, 1990. - Vol. 4. - P. 216 - 221.
- Oliver D.P. et al. Differential responses of Australian wheat cultivars to cadmium concentration in wheat grain // *Aust. J. Agric. Res.* - 1995. - Vol. 46. - P. 873 - 886.
- Oliver D.P. et al. Effectiveness of liming to minimise uptake of cadmium by wheat and barley grain grown in the field // *Ibid.* - 1996. - Vol. 47. - P. 1181 - 1193.
- Qureshi J.A., Colin H.A. Metal tolerance in tissue cultures of *Anthoxanthum odoratum* // *Plant Cell Rep.* - 1981. - N 1. - P. 80 - 82.
- Padmaja K., Prasad D.D.K., Prasad a.r.k. Inhibition of chlorofyll synthesis in *Phaseolus vulgaris* L. seedlings by cadmium acetate // *Photosynthetica.* - 1990. - Vol. 24, N 3. - P. 399 - 405.
- Page A.L., Bingham F.T. Cadmium residues in the environment // *Residue Revs.* - 1973. - Vol. 48. - P. 1 - 44.
- Page A.L., Bingham F.T., Nelson C. Cadmium adsorption and growth of various plant species as influenced by solution cadmium concentration // *J. Environ. Qual.* - 1972. - Vol. 1. - P. 283 - 291.
- Panayotov I. The cytoplasm in *Triticinae* // *Proc. VIth Int. Symp. on heat Genetics.* Kyoto, 1983. - P. 481 - 497.
- Pancaro L. et al. Further contribution on the relationship between nickel and malic and malonic acids in *Alysum Bertolonii* Desv // *J. Bot.* - 1978. - Vol. 112. - P. 282 - 283.
- Pandolfini T., Gabrielli R., Vergnano O. Ni²⁺ effects on lipid peroxidation and free radical defence enzymes in *Triticum aestivum* // *Physiol. Plant.* - 1992. - Vol. 85, N 3, Pt. 2. - P. 70.
- Patterson C.C. Lead in the environment // *Conn. Med.* - 1971. - N 35. - P. 1 - 53.

- Pelosi P., Fiorentini R., Galoppini C. On the nature of nickel compounds in *Hlysum Bertolonii* Desv // *Adv. Biol. Chem.* - 1976. - Vol. 40, N 6. - P. 1641 - 1642.
- Petit D. Ecologie de quelques vegetaux metal licoles au Maros // *Oecol. Plant.* - 1974. - Vol. 9, N 1. - P. 37 - 50.
- Peterson P.J. Element accumulation by plants and their tolerance in toxic mineral soils // *Proc. Int. Conf. "Heavy metals in the environment"*. - Toronto, 1975. - Vol. 11. - P. 39 - 54.
- Pich A., Scholtz G. The relationship between the activity of various iron-containing and iron-free enzymes and the presence of nicotinamine in tomato seedlings // *Physiologia Plantarum.* - 1993. - Vol. 88. - P. 172 - 178.
- Pich A., Scholtz G., Stephan U.W. Iron-dependent changes of heavy metals, nicotinamine, and citrate in different plant organs and in the xylem exudate of two tomato genotypes. Nicotinamine as possible copper translocator // *Plant and Soil.* - 1994. - Vol. 165. - P. 189 - 196.
- Pillay M., Hilu K.W. Chloroplast DNA variation in diploid and polyploid species of *Bromus* (Poacea) subgenera *Festucaria* and *Ceratochlona* // *TAG.* - 1990. - Vol. 80, N 3. - P. 326 - 332.
- Pinsky D.L., Antalova S., Mocik A. The state of cadmium, lead and zink in soils and their uptake by plants // *Soil conservation and environment.* - Bratislava: Tlac. CSTK, 1989. - P. 2 - 5.
- Pitman M.G. Active H⁺ efflux from cells of low-salt barley roots during salt accumulation // *Plant Physiol.* - 1970. - Vol. 45. - P. 787 - 790.
- Pope D.T., Munger H.W. Heredity and nutrition in relation to magnesium deficiency chlorosis in celery // *Proc. Am. J. Hortic. Sci.* - 1953. - Vol. 61. - P. 472 - 480.
- Powel N.J., Davies M.S., Fransis D. The influence of zink on the cell cycle in the root meristem of zink tolerant and non-tolerant cultivar of *Festuca rubra* L. // *New Phytol.* - 1986. - Vol. 102, N 3. - P. 419 - 428.
- Pring D.R., Lonsdale D.M. Cytoplasmic male sterility and material inheritance of disease susceptibility in maize // *Ann. E. Rev. Phytopatol. Palo Alto, California.* - 1989. - Vol. 27. - P. 483 - 502.
- Puckett K., Burton A. Effect of Heavy Metal Pollution on Plants // *Metal in the Environment.* - London: Appl.Sci., 1981. - Vol. 2. - P. 213.
- Qureshi J.A., Collin H.A. Metal tolerance in tissue cultures of *Anthoxanthum odoratum* // *Plant Cell Rep.* - 1981. - N 1. - P. 80 - 82.
- Qureshi J.A., Hardwick K., Collin H.A. Intracellular localization of lead in a lead tolerant and sensitive clone of *Anthoxanthum odoratum* // *J. Plant Physiol.* - 1986. - Vol. 122, N 4. - P. 357 - 367.
- Radecki J., Banaszkiwicz T., Klasa A. The effect of different lead compounds on mitotic activity of maize root tips cells // *Acta physiol. plant.* - 1989. - Vol. 11, N 2. - P. 125 - 130.
- Rauser W.E. Phytochelatins // *Ann. Rev. Biochem.* - 1990. - Vol. 59. - P. 61 - 86.
- Reddy G.N., Prasad M.N.V. Characterization of cadmium binding protein from *Scenedesmus quadricauda* and cadmium toxicity reversal by phytochelatin constituting amino acids and citrate // *J. Plant Physiol.* - 1992. - Vol. 140, N 2. - P. 156 - 162.
- Repp G. Die Kupferresistenz des Protoplasmas hoherer Pflansen auf Kupfererzboden // *Protoplasma.* - 1963. - Vol. 57. - P. 643 - 659.
- Ros R., Picazo I. Plasmalemma ATPase activity from *Oryza sativa* shoots and roots. Effect of several metal ions // *Physiol. plant.* - 1990. - Vol. 79, N 2, Pt. 2. - P. 119.
- Rose R.J., Thomas M.R., Fitter J.T. The transfer of cytoplasmic and nuclear genomes by somatic hybridization // *Austr. J. Plant Physiol.* - 1990. - Vol. 17, N 3. - P. 303 - 322.
- Salt D., Wagner G. Transport of cadmium in tonoplast of oat roots: Evidence for a Cd/H antiport activity // *J. Biol. Chem.* - 1993. - P. 12297 - 12302.

- Scarth R., Law C.N. The control of the day-length response wheat by the group 2 chromosomes // *Z. Pflanzenzüchtung*. - 1984. - Bd 93. - S. 140 - 150.
- Sillen L.G., Martell A.E. Stability constants of metal-ion complexes. - London: Chem. Sci., 1964. - 253 p.
- Smeyers-Verbeke J., Graeve de M., Francois M. Cadmium uptake by intact wheat plants // *Plant and Soil*. - 1978. - N 1. - P. 3 - 9.
- Steffens J.C. The heavy metal-binding peptides of plants // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* - 1990. - Vol. 41. - P. 553 - 575.
- Stenlid J. Stimulatory effect of some heavy metals and sulphur reagents upon root elongation of wheat seedlings // *Swed. J. Agric. Res.* - 1977. - N 5. - P. 137 - 140.
- Strickland R.C., Chaney W.R. Cadmium influence on respiratory gas exchange of *Rinus resinosa* pollen // *Physiol. Plant.* - 1979. - Vol. 47, N 1. - P. 129 - 133.
- Taylor G.J. Exclusion of metals from the symplasm: possible mechanism of metal tolerance in higher plants // *J. Plant Nutr.* - 1987. - Vol. 10, N 916. - P. 1213 - 1222.
- Tukendorf A., Rauser W.E. Changes in glutathione and phytochelations in roots of maize seedlings exposed to Cd // *Plant Sci.* - 1990. - Vol. 70. - P. 155 - 166.
- Turner R.J. Heavy metal tolerance in plants // *Ecological Aspects of the Mineral Nutrition of Plants. Proc. of the IX Int. Symp. Oxford: Brit. Ecol. Soc.* - Blackwell, 1969. - P. 399 - 420.
- Tyler L.D., McBride M.B. Influence of cadmium, pH and humic acid on cadmium uptake // *Plant and Soil*. - 1982. - Vol. 64. - P. 259 - 264.
- Verkleij J.A.C., Schat H. Mechanisms of metal tolerance in higher plants // *Evolutionary Aspects of Heavy Metal Tolerance in Plants / Ed. J. Shaw.* - CRC Press, Boca Ration, FL., 1990. - P. 179 - 193.
- Verkleij J.A.C. et al. Heavy metal resistance in higher plants: Biochemical and genetic aspects // *Ecological Responses to Environmental Stresses / Ed. J. Rozema, A.C. Verkleij.* - Netherlands. Kluwer Academic Publ., 1991. - P. 8 - 19.
- Vigue I. The effect of cadmium on modulation and $N_2(C_2H_2)$ -fixation by dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.) // *J. Environ Qual.* - 1981. - Vol. 10, N 1. - P. 87 - 90.
- 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 peptides // *Plant Physiol.* - 1990. - Vol. 92. - P. 1086 - 1093.
- Vose P.B. Genetical aspects of mineral nutrition-Progress to date // *Genetic aspects of plant mineral nutrition.* - Martinus Nijhoff Publ. - 1987. - P. 3 - 15.
- Walker W.M., Miller J.E., Hassett J.J. Effects of lead and cadmium upon the calcium, magnesium, potassium, and P concentration in young corn plants // *Soil Sci.* - 1977. - Vol. 127, N 3. - P. 12 - 25.
- Walter A. et al. Effects of iron nutritional status and time of day on concentrations of phytosiderophores and nicotianamine in different root and shoot zones of barley // *J. of plant nutrition.* - 1995. - Vol. 18. - P. 1577 - 1593.
- Washington W.J., Mann S.S. Disease reaction of wheat with alien cytoplasm // *Crop Sci.* - 1974. - Vol. 14, N 6. - P. 903 - 905.
- Welch R.M., Cary E.E. Concentration of chromium, nickel and vanadium in plant materials // *J. Agric. Food Chem.* - 1975. - Vol. 23. - P. 479.
- Weiss M.G. Inheritance and physiology of efficiency in iron utilization in soybeans // *Genetics.* - 1943. - Vol. 28. - P. 253 - 268.
- Whitefield P.R., Bottomy W. Organization and structure of chloroplast genes // *Ann. Rev. Plant Physiol.* - 1983. - N 34. - P. 279 - 310.
- Wierzbicka M. Lead accumulation and its translocation barriers in roots of *Allium cerea* L. - autoradiographic and ultrastructural studies // *Plant Cell Environ.* - 1987. - Vol. 10. - P. 17 - 26.
- Wilkins D.A. Alechrique for the measurement of lead tolerance in plants // *Nature.* - 1957. - Vol. 180, N 4575. - P. 37 - 38.
- Wilkins D.A. The measurement of tolerance to edaphic factors by means of root growth // *New Phytologist.* - 1978. - Vol. 80. - P. 623 - 633.

Wood J.M. Biological cycles for toxic elements in the environment // Science. - 1974. - Vol. 183. - P. 1049 - 1059.

Wollan E., Beckett P.H.T. Change in the extractability of heavy metals on the interaction of sewage sludge with soil // Environ. Pollution. - 1979. - Vol. 20, N 3. - P. 215 - 230.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ

Барсукова Василя Сахияровна - к.б.н., научный сотрудник
Института почвоведения
и агрохимии СО РАН,
тел. (383-2) 22-50-80,
E-mail: paul@lnbs.nsk.su
root@issa.nsk.su

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
Глава 1. ТОКСИЧЕСКАЯ РОЛЬ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В СИСТЕМЕ ЭЛЕМЕНТЫ ПИТАНИЯ-СУБСТРАТ-РАСТЕНИЯ	5
Глава 2. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ИНАКТИВАЦИИ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ	10
2.1. Ионный транспорт	10
2.2. Изменение активности ферментов	11
2.3. Образование комплексообразующих агентов	12
2.4. Роль корней в формировании механизма устойчивости растений к тяжелым металлам	15
2.5. Задержка ростовых процессов	20
2.6. Нарушение в митозе и мейозе	27
2.7. Нарушение элементного состава	27
2.8. Ингибирование фотосинтеза	32
2.9. Специфичность металлоустойчивости	33
2.10. Классификация растений по металлоустойчивости	33
2.11. Методы оценки металлоустойчивости	34
ГЛАВА 3. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К ТЯЖЕЛЫМ МЕТАЛЛАМ	37
3.1. Полиформизм устойчивости к тяжелым металлам	37
3.2. Генетические основы минерального питания растений	41
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	49
ЛИТЕРАТУРА	50
СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ.....	63

Барсукова Василя Сахияровна

ФИЗИОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ
К ТЯЖЕЛЫМ МЕТАЛЛАМ

Аналитический обзор

Оригинал-макет подготовлен с помощью системы Word 6.0 for Windows.
Компьютерная верстка выполнена Т.А. Калюжной.

Подписано в печать 24.10.97. Формат 60x84/16.

Бумага писчая. Ротапринт. Усл. печ. л. 4,2.

Уч.-изд. л. 4,5. Тираж 350 экз. Заказ N 19.

Цена договорная

ГПНТБ СО РАН. Новосибирск, ул. Восход, 15, комн. 407, ЛИСА.

Типография СО РАН.