

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
**«БЕЛГОРОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»**
(Н И У « Б е л Г У »)

ФАКУЛЬТЕТ ГОРНОГО ДЕЛА И ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ
КАФЕДРА ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ И ЗЕМЕЛЬНОГО КАДАСТРА

**ИССЛЕДОВАНИЕ ПОТЕНЦИАЛА УСТОЙЧИВОСТИ
ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ К ТЯЖЕЛЫМ МЕТАЛЛАМ**

Выпускная квалификационная работа
обучающегося по направлению подготовки
05.04.06 Экология и природопользование
очной формы обучения, группы 81001613
Кружаевой Валерии

Научные руководители:
к.б.н., профессор
Алыбаева М.А.

д.г.н., доцент
Чендев Ю.Г.

Рецензент
к.б.н., директор ТОО
«ЭКОСЕРВИС-С»
Беркинбаев Г.Д.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ	6
1 Литературный обзор	6
1.1 Тяжелые металлы в окружающей среде	6
1.2 Поступление тяжелых металлов в растения	10
1.3 Транспорт тяжелых металлов по растению	13
1.4 Накопление тяжелых металлов растениями и их распределение по органам, тканям и внутри клетки	15
1.5 Влияние тяжелых металлов на некоторые физиологические процессы у растений	18
2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	23
2.1 Объекты исследования	23
2.2 Выращивание растений в условиях естественного загрязнения среды	23
2.3 Определение содержания тяжелых металлов в почве прикорневой зоны и в зерне различных генотипов яровой пшеницы, выращенных в условиях естественного загрязнения почвы изучаемыми тяжелыми металлами	23
2.4 Определение вегетативных показателей и урожайности в условиях естественного загрязнения среды	24
3 РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ	26
3.1 Исследования накопления меди и свинца в зерне различных генотипов яровой пшеницы в условиях естественного загрязнения почвы изучаемыми тяжелыми металлами	26
3.2 Исследование вегетативных показателей и выживаемости различных генотипов яровой пшеницы в условиях естественного загрязнения почвы ионами меди и свинца	31
3.3 Исследование урожайности и структуры урожая различных генотипов яровой пшеницы в условиях естественного загрязнения почвы ионами меди и свинца	38
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	47
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	48

СОКРАЩЕНИЯ

ААС – атомно-абсорбционная спектрофотометрия

АТФ – аденозинтрифосфат

ВКНИИСХ – Восточно-Казахстанский НИИ сельского хозяйства

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота

КБН – коэффициент биологического накопления

кДНК - комплементарная ДНК

ПДК – предельно допустимая концентрация

IUPAC (International Union of Pure and Applied Chemistry) – Международный союз теоретической и прикладной химии

ВВЕДЕНИЕ

Выявление металлоустойчивых сортов растений сегодня является не просто прихотью человечества, оно обусловлено острой необходимостью получения высокопродуктивных растений, пригодных для получения качественной пищевой продукции. На сегодняшний день, почвенный покров планеты загрязнен тяжелыми металлами в результате хозяйственной деятельности человека. Ввиду дороговизны и несовершенства способов очистки почвы от тяжелых металлов, выявление сортов культурных растений, устойчивых к загрязнению почв становится очень актуальным и экономически целесообразным.

Республика Казахстан имеет богатый ресурсно-сырьевой потенциал, который стал основой для развития мощной индустрии. Однако именно промышленные центры являются районами наибольшего загрязнения различными сред тяжелыми металлами. Многие регионы Казахстана загрязнены тяжелыми металлами, в связи с чем проблема внедрения экологически чистых технологических комплексов на загрязненных территориях весьма актуальна. Одним из способов регулирования качества окружающей среды может явиться создание и использование сортов растений, характеризующихся минимальным накоплением загрязнителей. Растения, выращиваемые на загрязненных почвах, проявляют значительные межвидовые и межсортовые различия в ответных реакциях на загрязнение. Изучение особенностей устойчивости пшеницы к тяжелым металлам и выявление гермоплазмы, характеризующейся устойчивостью к их действию, представляется важным шагом на пути создания и использования в производстве техногенно устойчивых сортов. Для этого необходимо изучение генофонда культурных растений и выделение доноров накапливающих минимальное количество загрязнителей и форм, перспективных для возделывания на загрязненных тяжелыми металлами территориях.

Изучение генотипической специфичности пшеницы по устойчивости к действию тяжелых металлов было начато с исследования воздействия свинца и меди, наиболее приоритетных загрязнителей Восточно-Казахстанского региона. Проведенная работа позволила выявить устойчивые генотипы в условиях полевого опыта. Известно, что отрицательное воздействие ионов тяжелых металлов на растения в первую очередь проявляется в подавлении развития и роста (ослабление развития проростков и корневой системы), в связи с этим были исследованы показатели ростовых процессов генотипов пшеницы. Это позволило выявить специфические особенности токсичности изучаемых металлов в зависимости от генотипических различий растений пшеницы.

Объектами исследования стали генотипы яровой пшеницы из коллекции Восточно-Казахстанского научно-исследовательского института

сельского хозяйства: ГVK 2071/8, ГVK 2030/7, ГVK 2033/5, ГVK 2082/1, а также сорт яровой пшеницы Алиша.

Были проведены исследования физиологических параметров, таких как выживаемость, урожайность, продуктивная кустистость, масса зерна главного колоса и колосьев боковых стеблей, в результате чего были выявлены устойчивые и неустойчивые генотипы яровой пшеницы по параметрам содержания исследуемых металлов.

Цель исследования:

Выявление продуктивных сортов яровой пшеницы, наиболее устойчивых к негативному влиянию свинца и меди.

Задачи исследования:

1. Определение загрязнения свинцом и медью почвы прикорневой зоны исследуемых растений в условиях Восточно-Казахстанского региона;
2. Определение содержания свинца и меди в зерне растений различных генотипов яровой пшеницы для выявления металлоустойчивых форм;
3. Изучение биологических особенностей различных генотипов яровой пшеницы (выживаемость, урожайность, продуктивная кустистость, масса зерна главного колоса и колосьев боковых стеблей) для выявления перспективных для внедрения в сельскохозяйственное производство форм.

Практическая значимость работы:

Идентификация генотипов пшеницы, безопасных для употребления человеком является приоритетным направлением в сфере продовольственной безопасности и здоровья населения. Несовершенство и дороговизна методов очистки почв от тяжелых металлов делает поиск сортов растений, не накапливающих ионы тяжелых металлов в употребляемой в пищу человеком части не только интересным с научной точки зрения, но и необходимым в современном мире.

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

1. Литературный обзор

1.1 Тяжелые металлы в окружающей среде

В 1817 году был впервые введен в пользование термин «тяжелые металлы». Употребил его немецкий химик Леопольд Гмелин (Leopold Gmelin), он разработал классификацию, разделив известные в то время химические элементы на три большие группы: 1) неметаллы; 2) легкие металлы; 3) тяжелые металлы [1]. Под тяжелыми металлами понимались 25 элементов, с плотностью от 5.31 до 22.00 г/см³. Тем не менее, единого понимания, что такое «тяжелые металлы» нет до сих пор. Об этом свидетельствует технический отчет IUPAC (International Union of Pure and Applied Chemistry – Международный союз теоретической и прикладной химии) за 2002 год, в котором отмечен тот факт, что сам термин «тяжелый металл» имеет неверную интерпретацию из-за противоречивых определений.

Для определения принадлежности химического элемента к группе тяжелых металлов определены некоторые критерии, к которым принято относить атомный вес и атомное число, а также, плотность химического элемента.

В современном мире, словосочетание «тяжелый металл» очень часто употребляют в природоохранном контексте [2], в этом случае, при отнесении химического элемента в группу тяжелых металлов, учитывают не столько его химические и физические свойства, сколько токсичность для живых организмов, биологическую активность, распространенность в окружающей природной среде и степень вовлеченности в техногенные и глобальные природные циклы [3].

Однако следует заметить, что многие элементы, отнесенные к группе тяжелых металлов, являются необходимыми для нормальной жизнедеятельности живых организмов, и принадлежат к группе микроэлементов растений. Существуют и те, чья функциональная роль на сегодняшний день до конца неизвестна [4].

Микроэлементы растений [Cu²⁺, Zn²⁺, Fe²⁺, Cr²⁺, Mn²⁺, Ni²⁺ и Co²⁺] принимают участие почти во всех процессах, которые происходят в живых растительных клетках, они задействованы в энергетическом обмене, гормональной регуляции, активно участвуют в первичном и вторичном метаболизме. Также был отмечен тот факт, что от 25% до 50% всех белков клетки, работают исключительно при наличии ионов металлов [5], наибольшее количество которых (около 1200) функционально связаны с цинком [6,7,8]. Кроме этого, выявлены металлы-микроэлементы, присутствующие в молекулах ряда ферментов клетки в качестве кофакторов.

В нормальных условиях среды содержание микроэлементов в растениях невелико (около 0.001% от сухой массы клетки, а иногда и ниже), однако при увеличении их концентрации в окружающей природной среде, как правило, происходит накопление микроэлементов в тканях растений, что влечет за собой угрозу их жизнедеятельности [9]. В свою очередь, тяжелые металлы, которые не являются микроэлементами, [к которым принадлежат серьезнейшие поллютанты окружающей природной среды – ртуть, свинец и кадмий], отрицательно воздействуют на растительный организм даже в ничтожно малых концентрациях [10, 11].

Доподлинно известен тот факт, что токсичное воздействие тяжелых металлов на живые организмы обусловлено совокупностью их химических и физических характеристик: величиной окислительно-восстановительного потенциала, электроотрицательностью, электронной конфигурацией и свойством проникать сквозь клеточную мембрану и создавать устойчивые соединения как на поверхности, так и непосредственно в самой живой клетке [12].

Принадлежность большинства тяжелых металлов к рассеянным химическим элементам способствует загрязнению ими почвенного покрова, гидросферы и атмосфера [13]. В результате чего, увеличение концентрации тяжелых металлов в окружающей среде в последствии как естественного, так и антропогенного поступления, может приобретать глобальный характер [14].

Исходя из различных источников загрязнения (техногенный или естественный) установлены некоторые отличия в профилном разделении тяжелых металлов в почвенном покрове. Так, установлено, что при естественном значительном уровне данных элементов на фоне малого их накопления в гумусовом горизонте наблюдается повышение количества содержания тяжелых металлов книзу по почвенному профилю. В противоположность этому, в результате техногенного загрязнения, тяжелые металлы накапливаются в поверхностном слое почвенного покрова. Отличаются и формы нахождения тяжелых металлов в почве. Так, если в почвах природных аномалий они находятся в большинстве случаев в виде сульфидов, сульфатов и карбонатов, то в результате загрязнения почв техногенным путем, они представлены как оксиды и свободные ионы [15]. Кроме того, территории с естественным повышенным уровнем содержания тяжелых металлов в почвах формируют специфические виды флор, в которые входят особые малоустойчивые растительные виды. Ярким примером являются галмейная (формируется на почвах, содержащих большое количество цинка) и серпентинитовая (развивается при больших концентрациях целого ряда тяжелых металлов, в том числе хрома и никеля) флоры. В отличие от этого, флора территорий, подвергшихся техногенному загрязнению металлами, как правило, содержит местные виды растений, с высоко заметной внутривидовой дифференциацией, согласно толерантности к присутствующим металлам [16].

Весьма характерным свойством для тяжелых металлов является их неравномерное распределение в окружающей природной среде. Например, при относительно малом естественном содержании металлов в окружающей среде, в областях рудных залежей их концентрация может быть превышена в сотни раз по сравнению с фоновым значением [17].

Источники поступления металлов в окружающую природную среду принято делить на естественные (природные) и техногенные [18]. При этом, в современном мире, привнесение тяжелых металлов в окружающую природную среду в результате хозяйственной деятельностью человеческого общества, серьезно превышает естественное природное загрязнение [19]. Естественные источники поступления ТМ в окружающую среду представлены, в первую очередь, горными породами, из выветриваемых продуктов которых формируется почвенный покров [20]. В земной коре ТМ отнесены к особой минеральной группе и формируют огромное количество естественных природных химических соединений, таких как фосфаты, сульфиды, сульфаты, карбонаты и др.

Количество минералов, содержащих тяжелые металлы, варьируется от 16 для ртути (Hg) до 200 для свинца и меди (Pb, Cu). При этом, большинство металлов встречаются вместе в залежах полиметаллических руд. Так, в месторождениях свинца встречаются Ag, Zn, Cd, Cu, Hg, Se, Au, Bi и др. Свинец, в свою очередь, выделяют как постоянный элемент-спутник в рудах других металлов – Cu, Sn, Mo, U, W, Au [21]. В процессе выветривания горных пород, как простые, так и комплексные ионы ТМ могут входить в глинистые минералы, образовывать связи с органическим веществом почвы, поступать в грунтовые и поверхностные воды и даже в воздух.

Следующим наиболее важным источником появления тяжелых металлов в атмосфере нашей планеты служит вулканическая активность. Так, масса Pb (свинца), выбрасываемая в результате извержения вулканов в ОС, обычно колеблется от $30 \cdot 10^6$ до $300 \cdot 10^6$ т/год, а Zn (цинка) – от $216 \cdot 10^3$ т/год [22]. В дальнейшем осуществляется переход тяжелых металлов из газовой фазы путем адсорбции дисперсными твердыми продуктами выбросов и перенос воздушными массами на огромные расстояния.

Кроме приведенных выше, естественными источниками загрязнения атмосферы Земли тяжелыми металлами являются: испарение с поверхности морей и океанов, космическая пыль, дым лесных пожаров, эрозия почв, и выделение ТМ растительностью [23, 24, 25].

Большая часть металлов, поступивших в атмосферу Земли, транспортируется воздушным путем на большие расстояния в водорастворимом или твердом состоянии. Исходя из веса и размера частиц, силы и направления ветра, пыль, в составе которой находятся металлы, оседает на подстилающей поверхности и принимает непосредственное участие в загрязнении компонентов биосферы (воды, почвы, растительности).

Было отмечено, что естественный уровень содержания тяжелых металлов в почве подвержен некоторым колебаниям и находится в зависимости от содержания ТМ в минеральной части почвы и почвообразующих породах, а также климатических особенностей и рельефа местности. При этом, состав почвообразующих пород признается основным фактором, от которого зависит содержание таких элементов как кадмий, свинец и цинк [26].

Наибольшее количество тяжелых металлов поступает в окружающую природную среду техногенным путем, это связано, в первую очередь, с промышленной составляющей нашего общества (угледобывающей, химической, металлургической, энергетической) [27, 28].

Загрязнение атмосферы вызвано сжиганием угля и других горючих ископаемых, а также выбросами промышленных предприятий.

При этом, загрязнение от промышленных предприятий обычно, имеет локальный характер, в то время как выбросы от сжигания топлива распространяются повсеместно [29]. Существенная часть (от 60% до 80%) от суммарных выбросов в воздух цинка, меди и кадмия принадлежит предприятиям по переработке руд. Количество металлов в воздухе может быть в 1000 раз превышать их нормальные концентрации в атмосфере. Например, в пыли некоторых машиностроительных предприятий обнаружено содержание свинца до 2800 мг/кг, а при производстве цементных порошков – до 1400 мг/кг.

При постоянном техногенном привнесении тяжелых металлов в окружающую природную среду, концентрация их в почве может быть довольно высока. При этом, в почвах, загрязнение которых происходит в результате деятельности металлургических предприятий, аккумулируется не только профилирующий, но и остальные металлы, сопровождающие его в рудах.

К антропогенным источникам поступления тяжелых металлов в почву также относят комплекс агротехнических мероприятий, включающих внесение удобрений и пестицидов, а также, орошение полей [30, 31, 32, 33].

Например, при употреблении минеральных удобрений в почвенный слой привносится свинца 7 - 225 мг/кг сухой массы почвы, при использовании органических удобрений – от 6 до 15 мг/кг.

Применяемые в сельском хозяйстве сточные воды также служат источником загрязнения педосферы тяжелыми металлами. Цинк и кадмий чаще всего выступают в роли основных токсикантов, которые ограничивают использование осадка сточных вод в виде удобрения. Например, установленное количество кадмия в осадке сточных вод достигает до 90 мг/кг сухой массы, а цинка – целых 6000 мг/кг сухой массы [34], это значение в 1.5-3.0 раза превышает принятые нормы ПДК.

Из всего сказанного можно заключить, что естественная концентрация тяжелых металлов в окружающей природной среде незначительна. Главной же причиной повышения их концентрации выступает хозяйственная

деятельность человека. Независимо от источника загрязнения, повышение концентрации тяжелых металлов в почвенном покрове в большинстве случаев способствует увеличению количества токсичных ионов в растениях. Ввиду того, что тяжелые металлы поступают в человеческий и животный организм, в большинстве случаев с растительной пищей, формируя угрозу их здоровью, темы, связанные с поглощением ионов металлов растительными организмами и их транспортировкой в надземные органы, представляют собой не только научный, но и важнейший практический интерес.

1.2 Поступление тяжелых металлов в растения

При исследовании влияния тяжелых металлов на растение важнейшее место занимает изучение процессов их поступления в растения и их передвижение. Известно, что растения могут поглощать практически все химические соединения, находящиеся в окружающей среде.

Касательно минерального питания растений, тяжелые металлы принято делить на две обширные группы:

1) необходимые в малых количествах для метаболизма растений, к которым относятся Cu^{2+} , Fe^{2+} , Mn^{2+} , Zn^{2+} , Mo^{2+} , и которые являются токсичными в том случае, когда их концентрация превышает определенный показатель;

2) не принимающие участие в метаболизме растений, к этой группе причисляют Cd^{2+} , Pb^{2+} , Hg^{2+} , которые токсичны даже в чрезвычайно низких количествах [35].

Наземные растения способны усваивать тяжелые металлы из двух источников – воздуха и почвы.

Механизмы всасывания тяжелых металлов корнями делят на неметаболический (пассивный) транспорт ионов в клетку в отсутствие потребления дополнительной энергии, и метаболический (активный) процесс поглощения, связанный с тратой энергии, используемой для перемещения ионов против градиента электрохимического потенциала [36, 37].

Пассивный транспорт ионов тяжелых металлов в клетку осуществляется происходит с использованием катионных неселективных каналов. Различают три вида таких каналов:

1) кальциевые каналы, активируемые деполяризацией мембраны (DACC – depolarization-activated calcium channels);

2) кальциевые каналы, активируемые гиперполяризацией мембраны (HACC – hyperpolarization-activated calcium channels);

3) катионные каналы, не чувствительные к модификации электрического потенциала (VICC – voltage-insensitive cation channels) [38, 39, 40, 41].

Активный транспорт тяжелых металлов в клетку, в свою очередь, выполняется с использованием специальных белков-переносчиков. В

настоящее время, наблюдается большой прогресс в идентификации трансмембранных транспортеров металлов, это событие нашло свое отражение в целом списке работ и обзоров [42, 43, 44, 40, 45, 46, 47, 48, 49, 50].

Исходя из анализа такого количества литературы, можно заключить факт того, что в процессах поступления и передвижения ионов тяжелых металлов в клетках живых растений, принимают участие огромное количество белковых молекул, которые относятся к разным семействам.

К самым изученным семействам относятся:

ZIP (zink-ironregulated transporter), в том числе подсемейство IRT (iron regulated transporter);

ABC (ATP-binding cassette) подсемейство PDR (pleiotropic drug resistance) и подсемейство MRP (multidrug resistance-associated proteins);

OPT (oligopeptide transporters) подсемейство YS (yellow-stripe) и подсемейство YSL (yellow-strip1-like);

P1B -АТФ-азы под- семейство HMA (heavy metal ATPase);

CDF (cation diffusion facilitator);

NRAMP (natural resistance associated macrophage protein);

CTR (copper transporter family);

CAX (cation exchanger).

Обнаружено также, что данные белки принимают участие в транспортировке микроэлементов металлического происхождения и при их недостатке, и при избытке в почвах. Таким образом, не выявлено специфических транспортеров для ТМ, которые являются необходимыми для растения.

Отмечается, что ZIP-белки являются малоизбирательными и могут переносить несколько двухвалентных катионов металлов [51, 52, 53, 54, 55]. Эти белки обнаружены в целом ряде видов растений, они участвуют во всасывании корнями и переносе через плазмалемму таких распространенных катионов как Fe^{2+} , Cu^{2+} , Zn^{2+} , Mn^{2+} и Cd^{2+} . В свою очередь у двудольных и однодольных видов, которые не относятся к семейству Poaceae, эти белки, вероятнее всего, служат важнейшими транспортерами ионов железа (II), а также могут принимать участие и в переносе остальных ионов (Zn^{2+} , Mn^{2+} , Cd^{2+}) [56, 55]. У гипераккумуляторов они считаются основным кандидатом на роль главного транспортера кадмия [11].

Особое внимание следует уделить семейству транспортеров NRAMP, которые участвуют в транспорте двухвалентных ионов металлов в цитоплазму [44]. Самыми изученными белками, принадлежащими этому семейству, считаются NRAMP3 и NRAMP4, находятся они на тонопласте и осуществляют перенос ионов из вакуоли клетки в цитозоль. Было объявлено предположение, что вероятным участником переноса тяжелых металлов (в особенности Mn^{2+} и Cd^{2+}) сквозь плазмалемму выступает белок NRAMP5 [57]. Данный белок был обнаружен на внешней стороне плазматической

мембраны эндодермы и экзодермы клеток корня риса. Позже было установлено, что OsNRAMP5 переносит и ионы марганца с цинка [58].

Характерными транспортерами, осуществляющими перенос только ионов меди (II) через плазмалемму клетки, выступают белки принадлежащие подсемейству COPT (copper transporter) относящиеся к семейству CTR. Были выявлены 7 белков данного типа (COPT1–COPT7) у риса и *Arabidopsis thaliana*, а также установлена экспрессия генов, которая была выявлена почти во всех тканях, как корня, так и побега [59, 60].

Кроме деятельности катионных каналов и белков-переносчиков на потребление корнями растений тяжелых металлов особое воздействие проявляют свойства почвенного покрова, такие как тип почвы, ее механический и химический состав, рН, обменная катионная способность, содержание органического вещества, микрофлора и др. [61, 62]. Большое влияние на данные процессы оказывают другие ионы, которые находятся в почве, наибольшим антагонизмом обладают элементы с одинаковой валентностью, которые способны формировать сходные комплексы. Например, свинец, который угнетает поглощение и транспорт в побеги марганца, железа и цинка. Поглощение кадмия корнями уменьшается при внесении в раствор Zn^{2+} , Ca^{2+} , Cu^{2+} , Fe^{2+} и Mn^{2+} [63]. Выявлен также и ингибирующий эффект кадмия на всасывание и накопление Mn^{2+} , Zn^{2+} , Ca^{2+} и Cu^{2+} [64, 65, 66].

Отношение активного и пассивного механизмов поступления тяжелых металлов в растительные организмы напрямую зависит от их содержания в почве. Замечено, что при наличии металлов в макроколичествах (в пределах близких к фоновому уровню) большой вклад осуществляется за счет активного метаболического поглощения. А при содержании во внешней среде больших концентраций металлов накоплению присущ в основном неметаболический характер [67].

Транспорт тяжелых металлов в растительный организм путем корневой диффузии, может быть отрегулирован механизмами, уменьшающими их количество в ризосфере. Для этого, корневые клетки генерируют слизи, которые способны связывать металлы, находящиеся в почве, снижая тем самым их поступление в растения. Кроме того, растения выделяют в ризосферу соединения, которые связывают ионы ТМ и осаждают их на внешней поверхности корня. К числу таких соединений относят фенолы, органические кислоты, пептиды, аминокислоты и ферменты (например, редуктазы). В ходе данных процессов генерируется особый барьер для проникновения опасных ионов в клетки корня растения [68, 69, 70].

Растения, принадлежащие семейству *Roaceae* отличаются тем, что кроме органических кислот выделяют в ризосферу т.н. фитосидерофоры – это специфические органические вещества, синтезируемые из метионина и принадлежащие семейству мугеиновых кислот. Главной функцией фитосидерофоров является хелатирование Fe^{3+} , которое необходимо для улучшения его поглощения [71]. Также установлено, что уровень экспрессии

генов белков, которые принимают участие в биосинтезе этих кислот, увеличивается при дефиците железа в растениях [72]. Фитосидерофоры участвуют и в поглощении цинка, это было обнаружено у риса и ячменя. Существуют сведения, касающиеся усиления поглощения растениями и кадмия. Проведенные исследования показали, что выделение фитосидерофоров в ризосферу растениями сорго, пшеницы и кукурузы [73] приводит к возрастанию количества металла в клетках их корней.

Помимо этого, существует мнение, что синтез фитосидерофоров корнями злаков препятствует поглощению растением отдельных металлов, которые не являются жизненно необходимыми для растения, в результате связывания их ионов в ризосфере [74].

1.3 Транспорт тяжелых металлов по растению

Согласно Клеменцу, суммарное содержание тяжелых металлов в тканях и органах растений зависит от двух процессов. В первую очередь – от активности поглощения металлов клетками корня, а затем – от эффективности перемещения по растению, здесь важную роль выполняет радиальный транспорт ионов [75]. Транспорт ионов тяжелых металлов радиальным путем из тканей корня до сосудов ксилемы способен осуществляться и по апопласту, и по симпласту. При этом, апопластный путь миграции катионов металлов может происходить в тех зонах корня, где нет поясков Каспари, как, например, в зоне меристематических клеток, в начале зоны появления корневых волосков и зоны растяжения [76]. Этот процесс происходит посредством диффузии сквозь клеточные стенки и свободное внутриклеточное пространство [77]. Роль апопласта в процессе поступления в проводящие сосуды токсичных ионов невелика, однако, она возрастает с повышением в субстрате концентрации металла [78].

В симпластном транспорте ионов тяжелых металлов сквозь плазмалемму клеток в сосуды ксилемы принимают участие белки-переносчики НМА2 и НМА4. Они обнаруживаются в клетках проводящих тканей почти во всех органах растительных организмов, которые относятся как к исключателям, так и к гипераккумуляторам [79]. Было установлено, что мутации генов AtНМА4 и AtНМА2 делают растения *Arabidopsis thaliana* неспособными к транспорту цинка из корней в побеги. В то же время, двойные мутанты *hma2hma4*, обладающие пониженной функцией данных генов, накапливают практически все поступившие в растение ионы металла в корнях, в то время как в надземных органах цинк вовсе не обнаруживается [80]. Известен также тот факт, что угнетение экспрессии генов НМА2 и НМА4 у *A. thaliana* практически полностью блокирует транспорт кадмия из корней в побеги [81]. Кроме этого, выявлены существенные органоспецифические и межвидовые различия в уровне экспрессии генов данных белков. Например, при воздействии металла у риса наивысший

уровень экспрессии гена OsHMA2 был найден в корнях [82], у ячменя (HvHMA2) – в листьях [83], а у пшеницы (*Triticum aestivum* L.) (TaHMA2) – в узлах стебля [84]. Также существуют данные об участии HMA2-белков в загрузке флоэмы у злаков [85, 50]. Предполагается, что данный белок принимает участие в заключительном этапе передвижения металлов из ксилемы, при этом, тяжелые металлы способны передвигаться по сосудам ксилемы в комплексе с хелаторами (например, с фитохелатинами или глутатионом) но механизм этого передвижения до сих пор мало изучен [75, 40].

На перенос тяжелых металлов от корня в стебель влияют такие процессы, как транспорт ионов сквозь плазмалемму корневых клеток, симпластический перенос к сосудам ксилемы, встраивание в ксилему и связывание ионов тяжелых металлов различными лигандами в ксилемном соке [86]. В некоторых исследованиях было выявлено, что тяжелые металлы способны перемещаться и по сосудам флоэмы в сложной системе органов “донор–акцептор”. Благодаря использованию радиографических методов, был отмечен флоэмный перенос изотопов ^{63}Ni , ^{109}Cd , ^{65}Zn из листьев в цветки и плоды (семена), а также от листа к корню или к листу у разных видов растений [87, 88, 89].

Перенос металлов по флоэме играет значительную роль в доставке необходимых растению элементов, в числе которых находятся и микроэлементы, относящиеся к классу тяжелых металлов [90].

В связи с этим, проблема повышения количества тяжелых металлов в зерне, получаемом при выращивании зернобобовых культур и хлебных злаков на загрязненных ими почвах, приобретает большую актуальность. Вот некоторые результаты, полученные в ходе недавних исследований: при выращивании растений на почвах, имеющих в своем составе металл, содержание кадмия, в разы превышающее ПДК (для хлебных злаков - 0.2 мг/кг сухого веса) было найдено в зерне пшеницы [88], риса [91], ячменя [92]. Причем, было установлено, что у риса, свыше 90% кадмия поступает в зерно как раз по флоэме [93].

К сожалению, транспорт ионов металлов по флоэме изучен в гораздо меньшей степени, чем по ксилеме. Однако уже доказано, что по флоэме ионы тяжелых металлов могут передвигаться в связи с никотином, GSH и фитохелатинами, которые были выявлены в составе флоэмного сока [94]. Замечено также, что никотин связан в основном с микроэлементами (Cu^{2+} , Mn^{2+} , Fe^{2+} , Zn^{2+}), и в транспорте этих комплексов вероятнее всего участвуют YSL- белки [95, 96, 40]. Они были найдены на внутриклеточных мембранах, которые прилегают к сосудам флоэмы, как в побегах, так и в корнях [97, 98, 95]. Считается, что они способствуют поступлению в развивающиеся ткани связанных металлов с никотином из сосудов флоэмы. Загадкой остаются лишь белки, осуществляющие транспорт комплексов ионов тяжелых металлов с фитохелатинами во флоэму.

1.4 Накопление тяжелых металлов растениями и их распределение по органам, тканям и внутри клетки

Все растения можно разделить на три большие группы по их способности аккумулировать ионы тяжелых металлов.

К первой группе будут отнесены собственно аккумуляторы, которые накапливают металлы в основном в надземных органах как при их незначительном, так и чрезвычайно высоком содержании последних в почве. Ко второй относят индикаторы, которые способны отражает концентрацию металлов, исходя из их наличия в окружающей природной среде. К третьей группе принято причислять исключатели, которые способны ограничивать поступление ионов металлов в побеги, несмотря на их значительную концентрацию в почвах, и накопление в корнях [99, 100]. В зависимости от вида растения, количество ионов тяжелых металлов, аккумулируемое им, может изменяться в несколько раз (от 100 и более) [101]. Кроме того, различные виды растений, и даже линии (сорта) одного вида отличаются по способности аккумулировать ионы тяжелых металлов даже при одинаковой их концентрации в почве [32]. Это видно из некоторых исследований, например, в результате выращивания овощных культур на почвах, содержащих кадмий, содержание этого металла в листьях сельдерея, салата, капусты и шпината было выше, чем в листьях кукурузы, томата, гороха и бобов [102]. Также выявлены важнейшие отличия в содержании кадмия во всех органах двух сортов картофеля [103] и в зерне изогенных линий твердой пшеницы [88].

Распределение тяжелых металлов по органам растений

Характер распределения ионов тяжелых металлов по органам растения, в отличие от их непосредственного накопления, практически всегда независим от сезонных и эдафических факторов и определяется, в основном, свойствами металла и особенностями растений, присущими конкретному виду [104, 105]. Установлено следующее характерное для растений - исключателей распределение металлов по органам: корень > стебель > листья > плоды или семена [106, 107]. Заметим, что в зависимости от видов, а также генотипов [сортов] растений оно может расходиться в процентном соотношении, это связывают с особенностями всасывания ионов металлов корнями и их переносом от корней к побегам [108, 109]. С повышением концентрации тяжелых металлов во внешней среде, одновременно с повышением их концентрации в корнях, увеличивается содержание металлов и в надземных органах растения – стеблях, листьях, соцветиях и даже в семенах. Это свидетельствует о том, что защитные механизмы и барьеры, работающие на клеточном и тканевом уровнях корня, не способны полностью предупредить проникновение ионов тяжелых металлов в надземные органы растений. Несмотря на это, в среднем, последние

содержат в 10–15 раз, а согласно некоторым авторам и в 200 раз меньше ионов тяжелых металлов [110], в сравнение с корнями.

Концентрация ионов тяжелых металлов в репродуктивных органах растений, чаще всего, невелика в результате функционирования всевозможных защитных механизмов, которые связывают металлы в клетках корня, побега и листьев [111, 112]. Данные механизмы имеют большое биологическое значение, которое связано с сохранением возможности растений к дальнейшей репродукции и семенной продуктивности. Однако, многие металлы, к которым принадлежит и кадмий, обладают большой подвижностью, в следствие чего все же способны к перемещению в генеративные органы [88]. Кадмий способен поступать в соцветия как по флоэме из листьев вместе с ассимилятами, так и по ксилеме из корня, об этом свидетельствуют экспериментальные данные полученные в ходе изучения культурных злаков [113, 93]. При этом его ионы аккумулируются в сравнительно больших концентрациях в зерне, что влечет за собой основательную угрозу здоровью человека и животных.

Распределение тяжелых металлов по тканям

В процессе исследования закономерностей, связанных с распределением ионов тяжелых металлов по тканях корня, было установлено, что наибольшая их часть находится в коре и ризодерме [114]. При этом первичная кора корней принадлежащих растениям-исключателям представляет собой главную аккумулирующую ткань для ионов таких металлов как кадмий и свинец [115]. Определенные структурные особенности эндодермальных клеток и центрального цилиндра снижают количество поступления ионов металлов в сосуды ксилемы, и, как следствие, в надземные органы растения тоже [116], заметим, что этот факт касается не всех металлов. Так например, установлено, что эндодерма не ограничивает радиальное движение ионов цинка, в то время как для ионов никеля она исполняет роль ткани-аккумулятора [115]. Но с увеличением содержания металла в окружающей среде повышается его количество и в эндодерме [117]. С помощью гистохимических и радиографических методов было выявлено накопление значительного количества кадмия и свинца в эндодерме корня и его незначительное проникновение в центральный цилиндр [118; 119, 117].

Опираясь на данные И.В. Серегина [115], уточним, что в зонах растяжения и деления корня отсутствуют физиологические барьеры для транспорта ионов тяжелых металлов, в связи с этим, ткани принадлежащие к апикальному участку аккумулируют эти ионы, что представляет собой одну из главных причин ростигибирующего воздействия данных химических элементов.

Относительно мало сведений существует о распределении ионов тяжелых металлов в тканях стебля и листьев растений. Были выявлены значительные концентрации кадмия и цинка в эпидермальных клетках листа

ячменя [120, 121] и кукурузы [117]. Преимущественное аккумулятивное никеля, кадмия и цинка было обнаружено в покровной ткани листьев кукурузы [115].

Брун с соавторами [120], в процессе изучения аккумуляции цинка в тканях листьев ячменя, установил, что при малой концентрации металла в питательной среде (0.002 мМ/л) более 80% цинка (от суммарного содержания в листьях) было обнаружено в протопласте мезофильных клеток. Было высказано предположение о том, что это происходит ввиду необходимости цинка для нормального роста растений. При повышенном содержании цинка (0.4 мМ/л) в питательной среде концентрация цинка в эпидермальных клетках возросла в 19 раз, хотя его количество в клетках мезофилла увеличилось лишь в 2.5 раза. Аналогично менялась концентрация кадмия в тканях листьев ячменя при повышении его содержания в растворе [121]. Этот механизм распределения ионов металлов в тканях листа трактуется как способ защиты хлоропластов и процесса фотосинтеза от их негативного воздействия [122, 123].

Распределение тяжелых металлов в клетке

Большая часть поступивших в клетку ионов тяжелых металлов задерживается в оболочке клеток [124,119]. При этом, связывание ионов тяжелых металлов стенкой клеток установлено и для клеток корня [125, 32, 87], и для клеток листа [120, 125, 126]. Так, процентное содержание кадмия, обнаруженного в клеточной стенке листьев салата, составило 64% от всего кадмия, содержащегося в клетке [126], а содержание цинка, связанного в клеточной стенке листьев ячменя, составило целых – 77% [121].

Отмечено, что при повышенных концентрациях металлов в корнеобитаемой среде, ионы довольно быстро проникают сквозь стенки клеток и плазмалемму прямо в клеточную цитоплазму. В дальнейшем, избыточное содержание ионов металлов из цитозоля транспортируется в вакуоль. Накоплены многочисленные свидетельства вакуолярной изоляции ионов металлов в клетках корней и побегов [127]. Так, высокая концентрация кадмия и цинка [73% и 63% от их суммарного количества в клетке] была обнаружена в вакуолях клеток листьев ячменя [120, 121]. Значительные концентрации кадмия, накапливающиеся в виде аморфных кристаллических форм (до 150 мкм), обнаружены в вакуолях трихом (эпидермальных волосках) [128, 129]. Суть процесса заключается в том, что иммобилизация тяжелых металлов в вакуолях способствует их исключению из метаболически активных клеточных компартментов [130].

Можно заключить, что растения в состоянии поглощать и аккумулятировать ионы тяжелых металлов как необходимых для их нормальной жизнедеятельности, так и металлов, функциональная роль которых пока не выяснена. На организменном уровне градиент концентрации ионов тяжелых металлов снижается от корня к соцветиям, в результате чего ограничивается их транспорт в репродуктивные органы (плоды, соцветия,

семена). На тканевом уровне основная масса металлов обнаруживается в ризодерме, коре и эпидермисе. А на уровне клеток избыток ионов металлов накапливается в малоактивном связанном состоянии в стенках клеток и вакуолей, вследствие чего понижается их токсичное воздействие на клеточную цитоплазму.

1.5 Влияние тяжелых металлов на некоторые физиологические процессы у растений

Влияние тяжелых металлов на физиологические процессы у растительных организмов началось еще в 70-е годы прошлого века. Благодаря этому, сегодня мы имеем огромный фактологический материал, представленный в экспериментальных статьях, монографиях и обзорах [131, 116, 132, 133, 134, 135, 136, 137, 138].

Обнаружено, что при наличии тяжелых металлов в окружающей среде тормозятся процессы роста и развития растений, возникают многочисленные структурно-функциональные модификации в фотосинтетическом аппарате, происходит нарушение процессов транспирации, дыхания, перемещения веществ и т.д. В результате чего понижается продуктивная мощность как отдельных растений, так и целых фитоценозов, а иногда происходит и полное разрушение растительных сообществ [139, 140, 141, 142].

Достижения последних лет в области молекулярной биологии, генетики и биохимии способствовали детальному анализу механизмов воздействия тяжелых металлов на физиологические процессы растений. Однако, до сих пор, некоторые аспекты их воздействия на растительный организм остаются малоизученными.

Огромное число публикаций [143, 144, 145, 146, 147, 148, 149, 150 др.] посвящено изучению воздействия ионов тяжелых металлов на ростовые процессы растений, в их числе и ряд обзоров [151, 152, 153, 116, 132 и др.]. Изучив эти работы можно сделать вывод о том, что торможение роста растения представляет собой наиболее общий случай проявления токсичного воздействия тяжелых металлов для растений, большинство авторов связывают это, в первую очередь, с их непосредственным воздействием на растяжение и деление клеток.

Установлено, что наибольшую активность деления клеток можно наблюдать в апикальных меристемах корней и побегов, и формирование всех органов растения связано с функционированием клеток меристемы [154]. В связи с этим, исследования, относящиеся к изучению влияния ионов тяжелых металлов на клеточное деление, проводят в большинстве случаев с использованием меристем корня.

Проведенные исследования митотической активности меристемных клеток корня различных видов растений выявили тот факт, что в среде с присутствием ионов тяжелых металлов в значительных концентрациях

затормаживается интенсивность деления клеток, снижается количество клеток на всех фазах митоза, возрастает период фаз и как следствие, всего митотического цикла [116]. Кроме отрицательного воздействия на митотическую активность клеток, ионы тяжелых металлов способны замедлять пресинтетический (G1) и постсинтетический (G2) этапы деления клеток [155]. Отмечается также, что увеличение концентрации тяжелых металлов может способствовать появлению различных цитогенетических нарушений в меристематических клетках корней. Например, при повышении содержания кадмия в субстрате у проростков *S. capillaris* отмечалась значительная спирализация хромосом в фазах клеточного деления, неравное расхождение хромосом к клеточным полюсам или даже полное отсутствие расхождения, были обнаружены тетраплоидные клетки [156]. Похожие результаты были получены и в отношении других тяжелых металлов: никеля, цинка, свинца [157, 150]. Существуют тяжелые металлы [никель, кадмий] вызывающие повреждение клеточного ядра [65], нарушающие синтез РНК и подавляющие активность рибонуклеазы [158]. В истоке рассмотренных выше нарушений деления клеток лежит прежде всего свойство металлов связывания ионы металлов с сульфгидрильными белковыми группами веретена и ферментов, которые отвечают за процесс митоза, вследствие чего данные белки теряют свою активность [133, 134].

Негативное влияние тяжелых металлов выявлено и в отношении растяжения клеток. Например, кадмий в концентрации 50 мкМ ингибировал рост растяжением корневых клеток у растений риса, кукурузы, и пшеницы [117]. Увеличение концентрации цинка в питательном растворе до 32 мкМ подавляло рост корневых клеток у *Festuca rubra* L. [155], а повышение (до 20 мкМ) концентрации свинца – клеток стебля у риса [105]. Повышенная концентрация никеля замедляла скорость роста клеток растяжением в корнях пшеницы [150]. Отметим, что механизм действия тяжелых металлов на рост растяжением связан с подавлением эластичности стенок клетки. Имея большую схожесть с SH-группам, ионы металлов генерируют прочные связи с компонентами стенок клетки, в результате чего, препятствуют ее растяжению [159]. Снижение эластичной способности клеточной стенки в присутствии ионов тяжелых металлов может происходить за счет повреждения структуры микротрубочек [133] и нарушения водного режима клеток [160]. Помимо этого, ингибирование тяжелыми металлами роста растяжением вероятнее всего связано с изменением проницаемой способности мембран в результате повышении содержания активных форм кислорода и увеличения перекисного окисления липидов [161, 162].

Принято считать, что процесс прорастания семян является довольно устойчивым к воздействию тяжелых металлов [163, 164]. Хотя и был выявлен тот факт, что у различных видов растений (риса, гороха, бобов, *Crepis capillaris*; *Vaccinium myrtillus* L.) имела место задержка первых этапов роста в присутствии тяжелых металлов [151, 163, 165, 166]. Предполагается, что они проникают сквозь семенную оболочку только в период заключительной

стадии набухания [167] и способствуют задержке прорастания в результате воздействия на процесс деления и растяжения клеток [168]. В результате активации механизмов детоксикации, например, связывания остаточного количества ионов металлов аминокислотами, которые поступают из запасующих зародышевых тканей, у корня и стебля возникает возможность дальнейшего роста [169].

Достоверно известно, что возрастание дозы тяжелых металлов способствует в первую очередь замедлению роста корней [118, 151, 132, 170, 105]. Это явление связывают с тем фактом, что корни растения представляют собой первый барьер на пути переноса ионов металлов из почвенного профиля в растение, и именно корень ответственен за их аккумуляцию и детоксикацию [118, 171]. При воздействии тяжелых металлов уменьшается длина главного корня, сокращается количество боковых корней, высыхают корневые волоски, понижается биомасса корней [172, 173, 114, 132]. Приведенные изменения в корневой системе способствуют снижению поглощения воды и питательных веществ. Эти процессы негативно отражаются на росте и развитии растительного организма, а иногда и вовсе вызывают его гибель.

В.Б. Иванов с соавторами сравнил по суточному приросту корня проростков кукурузы ингибирующее действие тяжелых металлов [133] и разделил исследуемые металлы на три отдельные группы: к сильно токсичным были отнесены Cu^{2+} , Ag^{+} , среднетоксичными названы Cd^{2+} и Hg^{2+} , а слаботоксичными являлись Co^{2+} , Pb^{2+} , Zn^{2+} . В общем, тяжелые металлы, по его мнению, нужно рассматривать как неспецифически действующие на рост корня растения химические элементы, а их токсичность проявляется в зависимости от способности ионов металлов генерировать прочные ковалентные связи и в степени устойчивости соединений данных ионов с SH- белковыми группами.

Отрицательное воздействие тяжелых металлов проявляется и в подавлении роста надземной части растений. Справедливости ради заметим, что оно проявляется в значительно меньшей степени, чем у корней [174, 135]. Происходит укорачивание высоты побегов, снижение площади листовой пластинки, причем это справедливо для растений принадлежащих к разным семействам (например, Fabaceae, Compositae, Brassicaceae, Cucurbitaceae) и в присутствии разных металлов [175, 176, 177]. Повышенное содержание тяжелых металлов не только подавляет рост вегетативных органов, но и является причиной уменьшения размеров соцветий и биомассы плодов, снижения количества образовавшихся семян [132, 176], отмечены случаи, когда растения вовсе теряли способность к формированию генеративной сферы. Кроме прямого воздействия тяжелых металлов на деление клеток и рост растяжением, у растений может наблюдаться и опосредованного воздействие, которое связывают с нарушением гормонального баланса [178], некорректном процессе фотосинтеза [179], нарушением водного режима [180], дыхания [181] и минерального питания [182], также известно, что в

незначительных концентрациях тяжелые металлы способны оказывать стимулирующее воздействие на процессы роста растения. Так, ионы кадмия способствовали повышению процента проросших семян гороха [151]. А в средах с присутствием свинца у растений пшеницы увеличивались высота, численность боковых побегов и длина колоса [183]. В работах нескольких авторов описывается стимулирующее воздействие ионов тяжелых металлов (цинка, кадмия, и свинца) на ростовые процессы у корней [99, 109]. Схожий эффект небольших концентраций тяжелых металлов связывают с активацией процессов деления клеток и с увеличением размеров клеток [65]. В отношении кадмия было высказана теория о том, что его стимулирующее воздействие вызвано модификацией гормонального баланса, например, гибберелинов [184], и активизацией синтеза хелатирующих клеточных соединений [185].

Воздействие тяжелых металлов на развитие растений описано в гораздо меньшей степени, нежели их влияние на рост. В сравнительно малом количестве работ, которые были посвящены данному вопросу, о задержке или ускорении в развитии авторы обыкновенно судят по изменению сроков прохождения растительными организмами определенных фенологических фаз.

В экспериментах Васильева с соавторами [132] отмечается торможение развития у обработанных кадмием [концентрация 45 мг/кг почвы] растений ячменя. Таким же образом было выявлено, что под воздействием более высоких доз кадмия повышается длительность периода вегетации, а в некоторых случаях растение вообще не переходит к генеративному развитию. Существенную задержку развития растений пшеницы при воздействии ионов кобальта и кадмия в значительных концентрациях отмечали и А.П. Ищенко с В.В. Бутником [186]. Однако, при воздействии тяжелых металлов в низких концентрациях у нескольких видов растений отмечается даже повышение скорости развития. К примеру, Е.А. Гончарук [187] выявил, что при содержании кадмия 10 мг/кг почвы у льна-долгунца наблюдается повышение скорости прохождения фенологических фаз развития.

Таким образом, сила и характер влияния тяжелых металлов на рост и развитие растения, зависит, в первую очередь, от наличия тяжелых металлов в корнеобитаемой среде. В сравнительно низких концентрациях они способны стимулировать процессы роста, а при наличии повышенных – подавляют их. При повышенных концентрациях тяжелые металлы негативно воздействуют на формирование растения, способствуя увеличению сроков наступления фенологических фаз.

Отрицательное воздействие тяжелых металлов на отдельно взятые ростовые показатели, связано с их непосредственным воздействием на растяжение и деление клеток, и обусловлено высоким сходством ионов металлов с SH- белковыми группами, кроме этого - с непрямым воздействием на другие физиологические процессы. Заметим, что степень

подавления металлами процессов роста находится в прямой зависимости от токсичности определенного металла для растений, периода его воздействия, устойчивости или чувствительности сорта (вида, генотипа).

Первыми признаками указывающими на нарушение в жизнедеятельности растений в неблагоприятной среде, как правило, являются такие процессы как замедление роста и развития, снижение прироста биомассы [188]. На сегодняшний день существует огромное количество работ, указывающих на снижение продуктивности растений под действием ТМ, но работ касающихся накопления и влияния тех же металлов именно на семенную продуктивность довольно мало. Отмечается, что с повышением концентрации ТМ в почве растения теряют биомассу побегов и корней. К тем же самым выводам мы пришли в ранних лабораторных исследованиях. Потеря биомассы в надземной части растений при повышении содержания ТМ в почве связана с их воздействием на физиологические процессы. А вот влияние на семенную продуктивность рассмотрено лишь в немногих работах, и выявлено, что при воздействии ТМ (цинк, кадмий и свинец) уменьшается урожайность у пшеницы, бобов [189], и ячменя [190].

Кроме того, повышение концентрации ТМ в субстрате не просто замедляет и приостанавливает накопление биомассы, снижает урожайность сельскохозяйственных растений, оно в целом снижает качественные показатели урожая: снижается содержание питательных элементов, витаминов и аминокислот [177].

2. Материалы и методы исследования

2.1 Объекты исследования

Объектами исследования были выбраны различные генотипы яровой пшеницы, районированные в Восточного Казахстанском регионе из коллекции ВК НИИСХ. В эксперименте изучались генотипы яровой пшеницы ГVK 2071/8, ГVK 2030/7, ГVK 2033/5, ГVK 2082/1, а также сорт яровой пшеницы Алиша.

2.2 Выращивание растений в условиях естественного загрязнения среды

Растения выращивались на питомниках первичного семеноводства научно-испытательного участка ВК НИИСХ, в условиях естественного загрязнения среды, в пригородной зоне г. Усть-Каменогорска, Восточно-Казахстанской области, северо-восточное направление, 3 км от границы города. Площадь опытной делянки составляет 0,5 м². Все эксперименты проведены в трехкратной повторности. Посев ручной, деляночный, норма высева 4-5 млн. всхожих зерен на 1 га. Ширина междурядий 15 см, межделяночное пространство составляет 50 см.

Почва представлена черноземом обыкновенным, тяжелосуглинистым, малогумусным (3,1%). Содержание NO₃ – 7,4 мг/кг почвы, P₂O₅ - 12,3 мг/кг, калия - 412 мг/кг. Удельный вес почвы в гумусовом горизонте – 2,7 - 2,73 г/см³. Объемный вес в верхнем горизонте 0,9 – 1,06 г/см³, рН – 6,8.

Предшественник - черный пар после зяблевой пахоты – 23-25 см. Ранневесеннее боронование, культивация, предпосевная культивация. Уход за растениями (прикапывание, рыхление, прополка) производился вручную.

2.3 Определение содержания тяжелых металлов в почве прикорневой зоны и в зерне различных генотипов яровой пшеницы, выращенных в условиях естественного загрязнения почвы изучаемыми тяжелыми металлами

Определение концентрации тяжелых металлов (меди и свинца) определяли на атомно-абсорбционном спектрофотометре. Метод атомно-абсорбционной спектрофотометрии (ААС) основан на свойстве атомов химических элементов, образующихся при распылении растворов используемых веществ в «холодном» пламени (ацетилен-воздух, пропан-воздух и др.), абсорбировать свет определенной длины волны. Интенсивность излучения газоразрядных ламп низкого давления после прохождения света через пламя горячего газа и абсорбции его атомами

исследуемого элемента регистрируют фотоэлектрически. Отобранные в полевых условиях почвы прикорневой зоны, естественно-загрязненные тяжелыми металлами, были озолены в муфельной печи. Озоленный материал подвергали обработке азотной и хлорводородной кислотами с добавлением бидистиллированной воды. Затем было измерено атомное поглощение опытных и контрольных образцов на атомно-абсорбционном спектрофотометре [191, 192, 193]. Определение содержания изучаемых тяжелых металлов в зерне генотипов яровой пшеницы проводилось аналогичным образом.

Одной из характеристик, отражающих уровень накопления тяжелых металлов культурами, является коэффициент биологического накопления. Нами рассчитана биоаккумуляция (коэффициент биологического накопления) как отношение среднего содержания тяжелых металлов в растениях к их среднему содержанию в почвах, по формуле 1.

$$K_c = \frac{C_t}{C_{cp}}, \text{ где} \quad (1)$$

K_c – коэффициент биологического накопления;

C_t – содержание металла в растении, мг/кг;

C_{cp} – содержание металла в почвенном покрове, мг/кг [512].

2.4 Определение вегетативных показателей и урожайности в условиях естественного загрязнения среды

Фенологические наблюдения и полевые оценки, учёты проводили по общепринятым методикам [194, 195].

Проводились наблюдения за следующими фазами развития - всходы, кущение, выход в трубку, колошение, цветение, спелость.

У растений определяли продуктивную кустистость. Выкапывали растения на каждом варианте и подсчитывали фактическое число стеблей на растении (всего, в том числе продуктивных). Среднеарифметическая, полученная от деления общего количества и количества продуктивных стеблей на число растений, характеризует соответственно общую или продуктивную кустистость в зависимости от сорта.

Определялась выживаемость растений. Подсчитывали растения в фазу полных всходов и перед уборкой. Количество сохранившихся растений (%) вычисляют по формуле 2:

$$B = \frac{(C \times 100)}{B}, \text{ где} \quad (2)$$

B — число сохранившихся к уборке растений, %;

В — число растений в фазе полных всходов, шт. на м²;
С — число растений к уборке, шт. на 1 м².

Урожайность определяли прямым весовым методом. Влажность зерна определяли весовым методом. С каждой делянки отбирали пробы зерна в алюминиевые стаканчики с плотной крышкой, взвешивали и сушили при температуре 100° – 105° С до постоянного веса (примерно 4 - 6 ч), затем рассчитывали по формуле 3:

$$(3) \quad X = \frac{V}{H}, \quad \text{где}$$

X - Влажность зерна, %;
V - Масса испарившейся воды, г;
H - Сырая навеска, г.

На стандартную 14 %-ную влажность пересчитывают по формуле 4:

$$X = Yx (100-b)/100-c, \quad \text{где} \quad (4)$$

X – Урожай, приведенный к стандартной влажности;
Y – Полученный урожай;
b – Влажность урожая (%);
c – Стандартная влажность для данного объекта.

При анализе растений по элементам структуры урожая зерновых культур отбирали по 10 растений с каждой делянки всех повторений опыта.

Статистический и математический анализ были произведены по общепринятым методам. Был проведен дисперсный анализ в ходе которого вычислялись такие параметры как сумма, среднее арифметическое, среднее квадратичное отклонение, ошибка репрезентативности.

3. Результаты исследований и их обсуждение

3.1 Исследования накопления меди и свинца в зерне различных генотипов яровой пшеницы в условиях естественного загрязнения почвы изучаемыми тяжелыми металлами

При исследовании накопления меди и свинца в зерне различных генотипов яровой пшеницы из коллекции ВК НИИСХ в условиях естественного загрязнения среды, в первую очередь было определено содержание исследуемых металлов в почве прикорневой зоны исследуемых генотипов.

Исследования показали, что содержание тяжелых металлов в прикорневой зоне генотипов яровой пшеницы неодинаково.

По отношению к ПДК, в соответствии с рисунком 1, превышение концентрации меди в почве корнеобитаемого слоя не наблюдается.

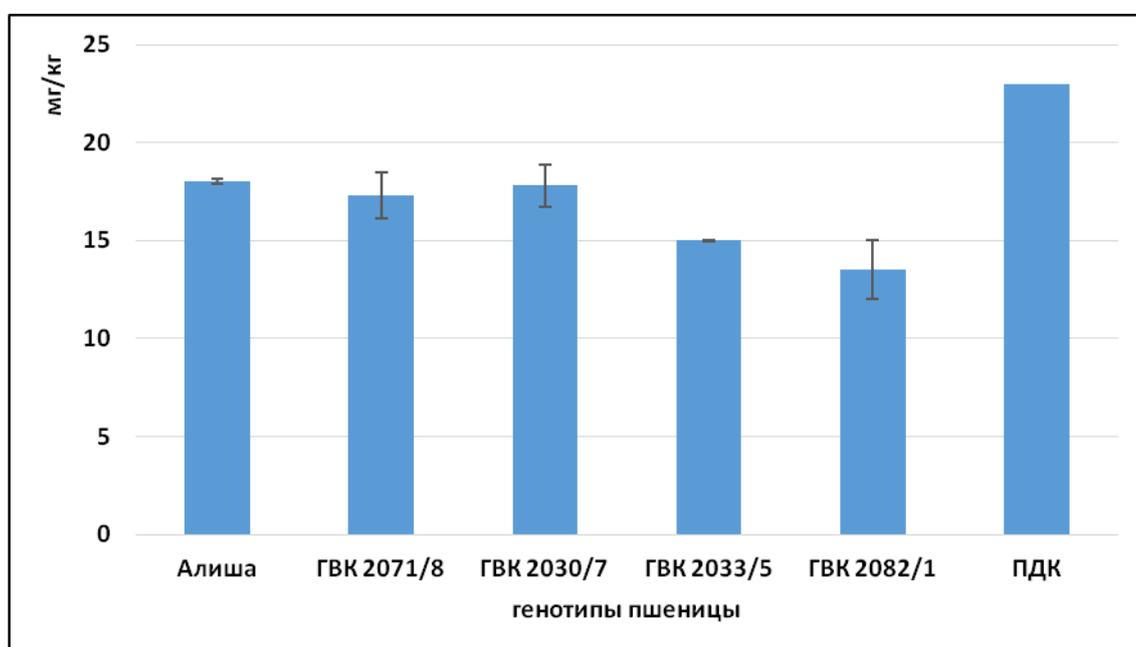


Рисунок 1. Содержание меди в почве корнеобитаемого слоя различных генотипов яровой пшеницы

В то же время, практически все исследуемые генотипы яровой пшеницы, в соответствии с рисунком 2, испытывают стресс от загрязнения почвы свинцом, в количестве, превышающем предельно допустимую концентрацию (32 мг/кг). Единственным исключением является генотип ГVK 2033/5, в зоне произрастания которого не наблюдается превышение ПДК свинца в корнеобитаемой зоне растений.

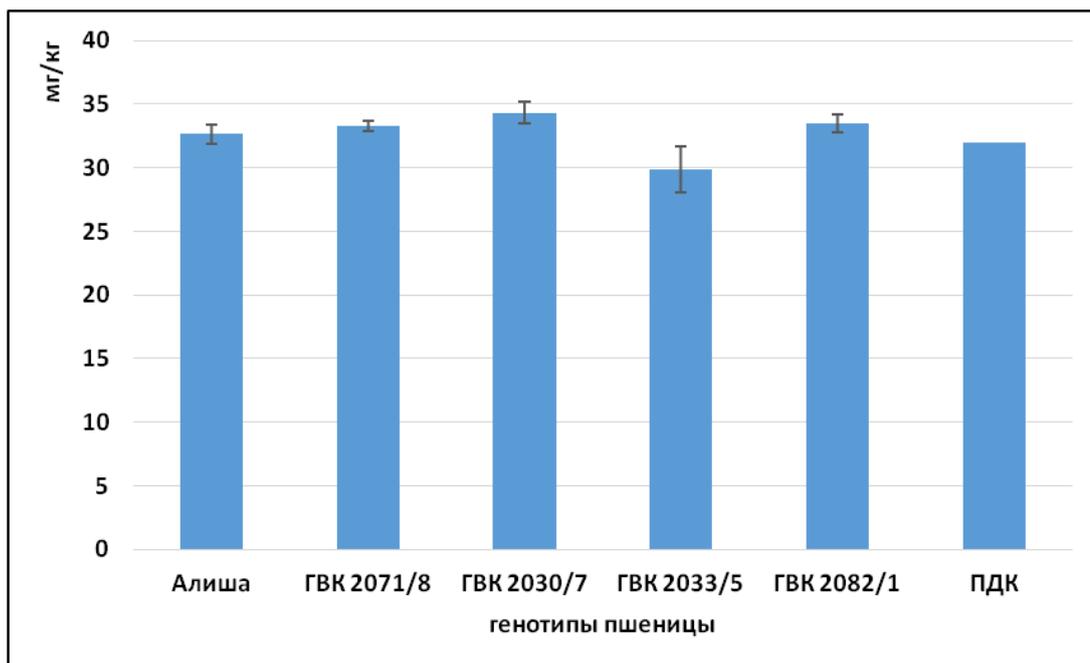


Рисунок 2. Содержание свинца в почве корнеобитаемого слоя различных генотипов яровой пшеницы из коллекции ВК НИИСХ

По отношению к региональному кларковому содержанию меди и свинца в почвах Восточного Казахстана, в соответствии с рисунками 3 и 4, превышение не наблюдается.

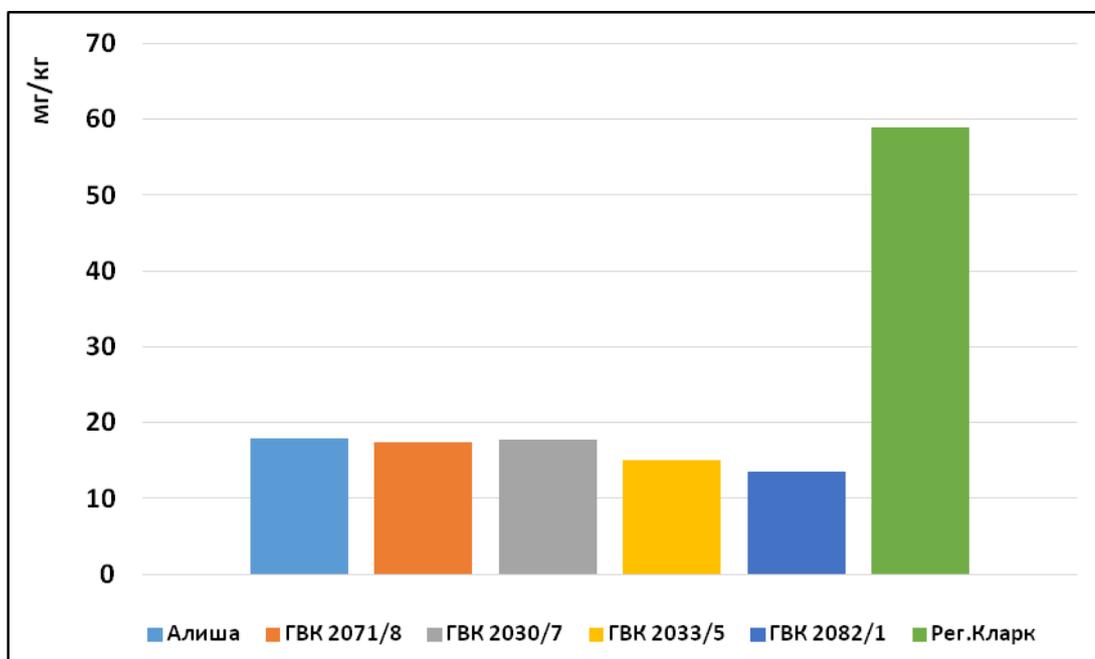


Рисунок 3. Содержание меди в почве корнеобитаемого слоя различных генотипов яровой пшеницы по отношению к Региональному Кларку

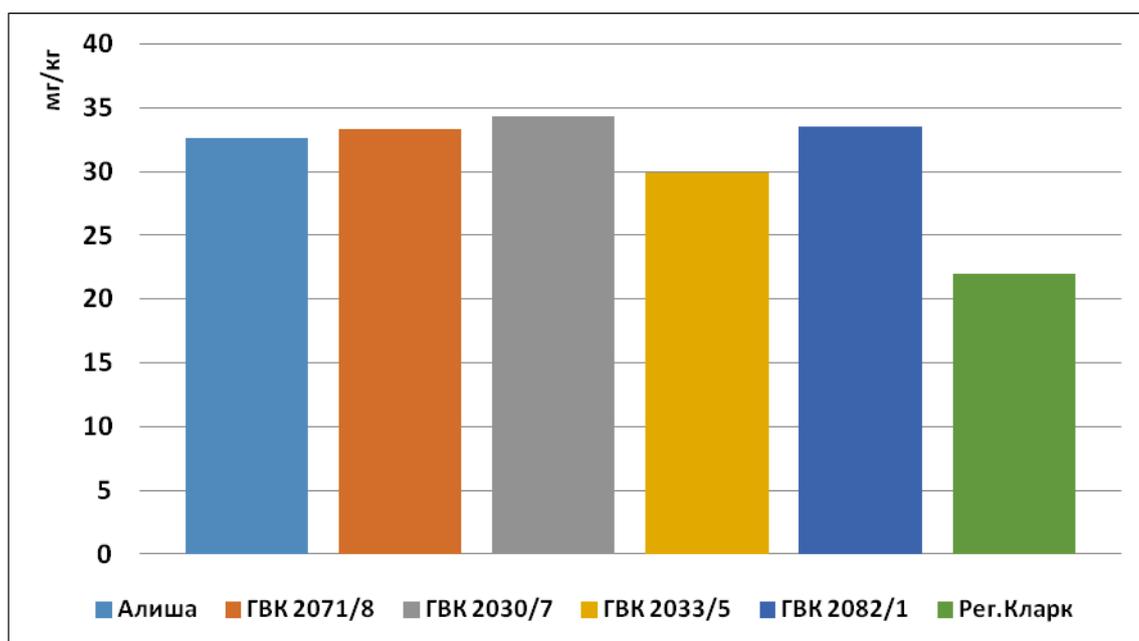


Рисунок 4. Содержание свинца в почве корнеобитаемого слоя различных генотипов яровой пшеницы по отношению к Региональному Кларку

Исследование содержания меди и свинца в семенах различных генотипов яровой пшеницы представится наиболее важным, так как зерно пшеницы используется в пищевой промышленности.

Наши исследования накопления меди в семенах генотипов яровой пшеницы из коллекции ВК НИИСХ показали, что этот металл не накапливается в значительном количестве в зерне, и, в соответствии с рисунком 5, его содержание не превышает ПДК для зерна (10 мг/кг) в отношении всех исследуемых генотипов.

Таким образом, исследование накопления тяжелых металлов (меди и свинца) в зерне яровой пшеницы коллекций ВК НИИСХ в условиях естественного загрязнения среды показало, что накопление меди в зерне исследуемых генотипов незначительно. В то же время, все исследуемые генотипы накапливают свинец в концентрации превышающей ПДК.

Выявлены большие генотипические различия по накоплению свинца в семенах растений. Наименьшее накопление в семенах выявлено для сорта яровой пшеницы Алиша, что позволяет рекомендовать данный сорт для дальнейшего использования в селекции на устойчивость к накоплению свинца.

В ходе нашего исследования был подсчитан коэффициент биоаккумуляции исследуемых тяжелых металлов в различных генотипах яровой пшеницы из коллекции ВК НИИСХ. В соответствии с рисунком 7, можно констатировать, что исследуемые генотипы яровой пшеницы из коллекции ВК НИИСХ аккумулируют ионы меди в большей степени чем ионы свинца. При этом, наивысшая аккумуляция меди наблюдается у генотипа 2082/1, далее слудует ГVK 2030/7 и ГVK 2071/1. Это связано,

вероятно, с тем, что медь является необходимым для нормального развития растения микроэлементом.

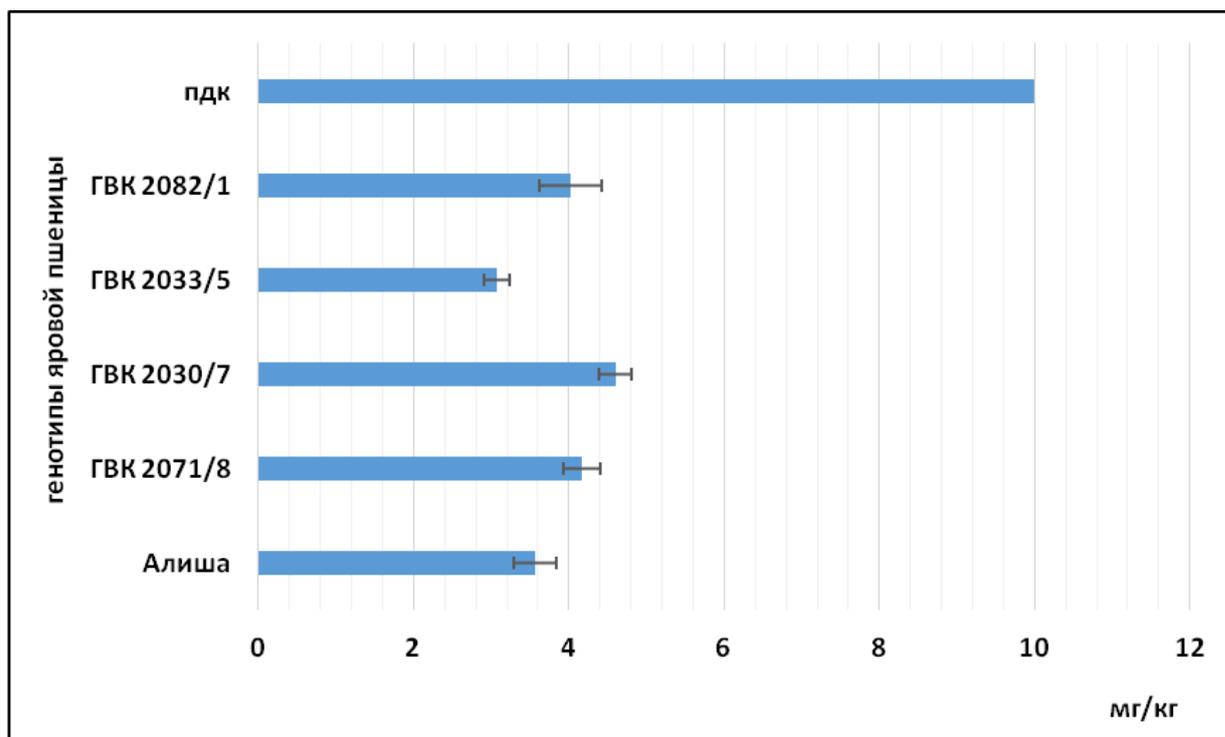


Рисунок 5. Содержание меди в зерне различных генотипов яровой пшеницы

Относительно свинца, наши исследования показали, что все исследуемые генотипы накапливают ионы данного тяжелого металла в количестве, превышающем ПДК свинца для зерновых культур (0,5 мг/кг).

Наибольшее количество свинца, в соответствии с рисунком 6, накапливают семена генотипов 2071/8 и 2033/5 - это 0,8 мг/кг и 0,73 мг/кг соответственно. Средние результаты показали генотипы 2030/7 и 2082/1. Сорт Алиша характеризуется наименьшим содержанием свинца в зерне – 0,53 мг/кг, что незначительно превышает ПДК.

Стоит отметить, что несмотря на большую аккумуляцию меди зерном яровой пшеницы коллекции ВК НИИСХ, превышения ПДК данного металла в зерне, как было показано выше, не наблюдается. Практически противоположные результаты демонстрируют генотипы в отношении ионов свинца. Наблюдаемое превышение предельно допустимой концентрации в зерне яровой пшеницы, инициируемое, вероятнее всего, превышением предельно допустимой концентрации свинца в почве, тем не менее, характеризуется малым коэффициентом биоаккумуляции металлов, что, в свою очередь можно связать с тем, что свинец не является необходимым для растений микроэлементом.

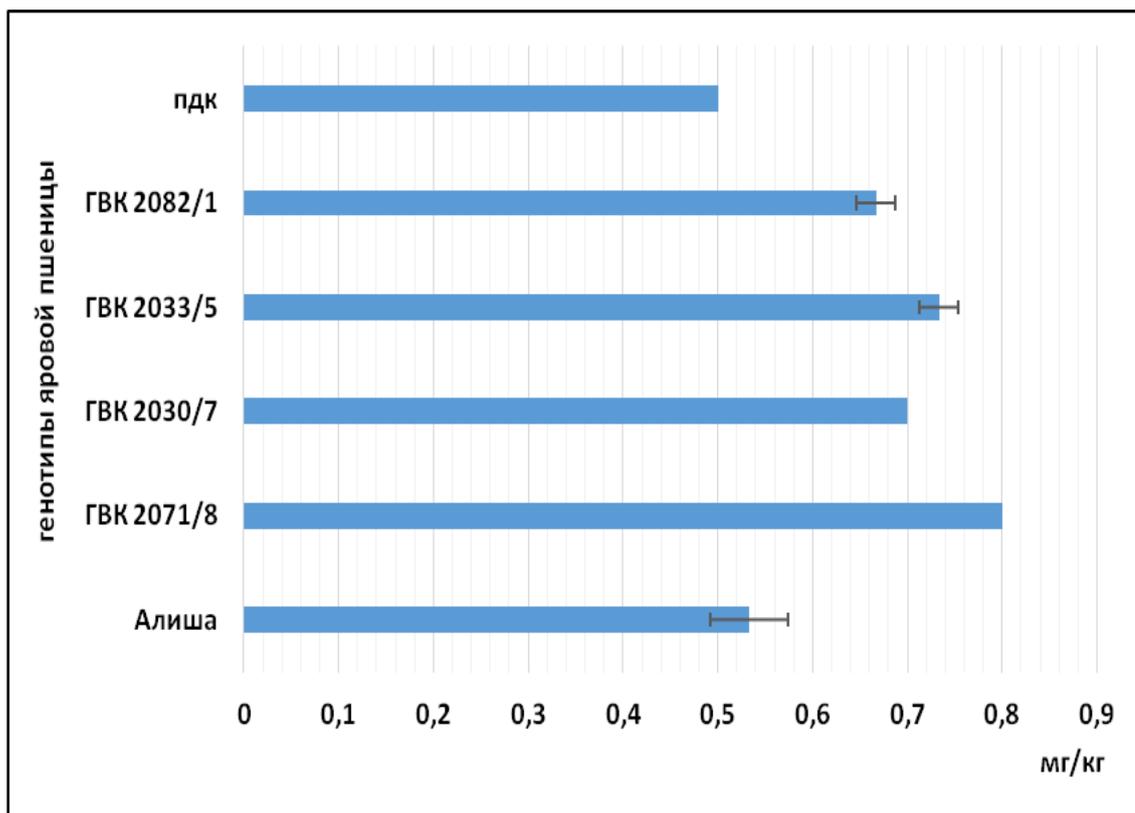


Рисунок 6. Содержание свинца в зерне различных генотипов яровой пшеницы

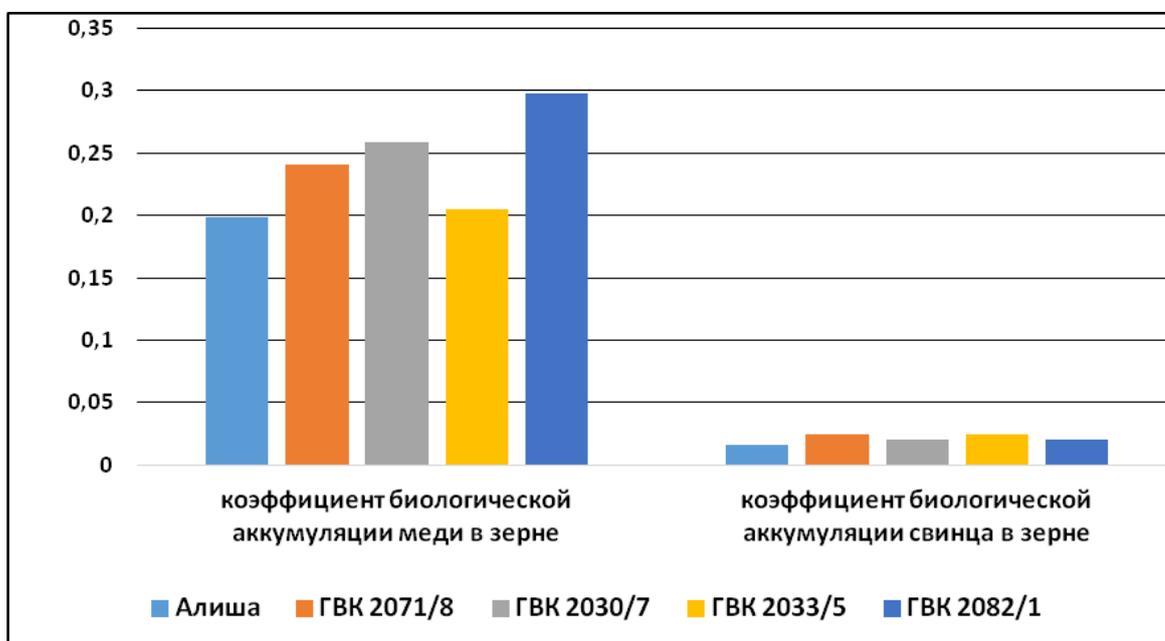


Рисунок 7. Коэффициент биологической аккумуляции ионов меди и свинца зерном различных генотипов яровой пшеницы из коллекции ВК НИИСХ

3.2 Исследование вегетативных показателей и выживаемости различных генотипов яровой пшеницы в условиях естественного загрязнения почвы ионами меди и свинца

Успех исследования зависит от качества исследуемого материала, основой которого является поиск форм с максимальным сочетанием хозяйственно-ценных признаков [196]. Важными признаками при выявлении и создании высокоурожайных сортов пшеницы является устойчивость к климатическим факторам среды, поскольку сочетание этих признаков будет определять способность сорта наиболее полно реализовать свой продуктивный потенциал в различных условиях выращивания. Представляет большой интерес исследование параметров роста и развития сортов пшеницы для определения устойчивости к погодным условиям и агрономической толерантности генотипов в условиях полиметаллического стресса. Это может способствовать выявлению сортов, которые сохраняют хорошую урожайность, выживаемость в период весенне-летней вегетации и в то же время мало накапливают тяжелые металлы в зерне. В связи с этим были изучены биологические особенности изучаемых генотипов яровой пшеницы.

Для стабильного сельскохозяйственного производства требуются сорта, максимально использующие естественные ресурсы среды, способные давать стабильные урожаи в условиях изменяющейся среды [197]. Значение сорта, как важного фактора повышения урожайности сельскохозяйственных культур, велико и общеизвестно. Сорт является не только важным, но и наиболее экономически выгодным средством увеличения производства сельскохозяйственной продукции [198].

Как уже упоминалось, металлоустойчивые сорта и генотипы также должны характеризоваться высокой урожайностью и устойчивостью к неблагоприятным погодным условиям весенне-летней вегетации или выживаемостью. В связи с этим в процессе проведения опытов обязательно ведутся фенологические наблюдения за сроками развития растительных организмов. Фенологические наблюдения ставят своей целью установление различий в ходе развития растений по отдельным вариантам опыта.

Наши исследования показали, что период весенне-летней вегетации проходит по-разному у различных генотипов яровой пшеницы из коллекции ВК НИИСХ, что наглядно показано на рисунке 8. Так, было замечено, что количество растений у ГВК 2030/7, ГВК 2071/8 и ГВК 2082/1 в период весенне-летней вегетации заметно сокращается: количество растений во всех трех вариантах уменьшается почти на 100 единиц.

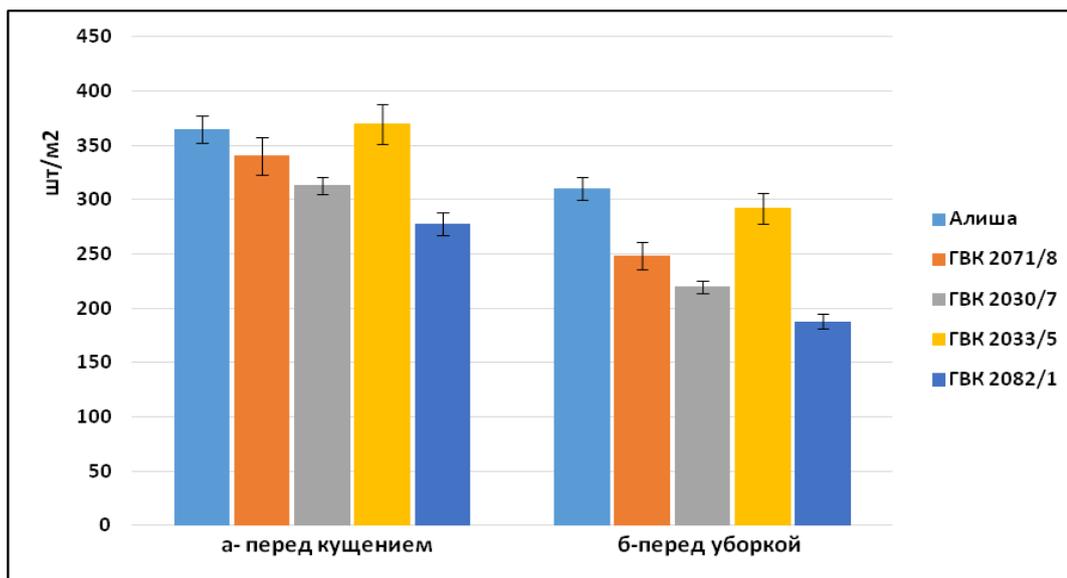


Рисунок 8. Количество растений различных генотипов яровой пшеницы из коллекции ВК НИИСХ в периоды кущения и перед уборкой

В то же время, сорт Алиша проявил себя как наиболее устойчивый к факторам среды сорт яровой пшеницы. Количество растений на квадратный метр делянки сократилось незначительно (около 55 растений), среднюю устойчивость, в соответствии с рисунком 9, продемонстрировал ГVK 2033/5 (уменьшение в среднем на 77 растений), наименее устойчивыми к факторам среды в период весенне-летней вегетации оказались генотипы яровой пшеницы коллекции ВК НИИСХ ГVK 2071/8, ГVK 2030/7 и ГVK 2082/1.

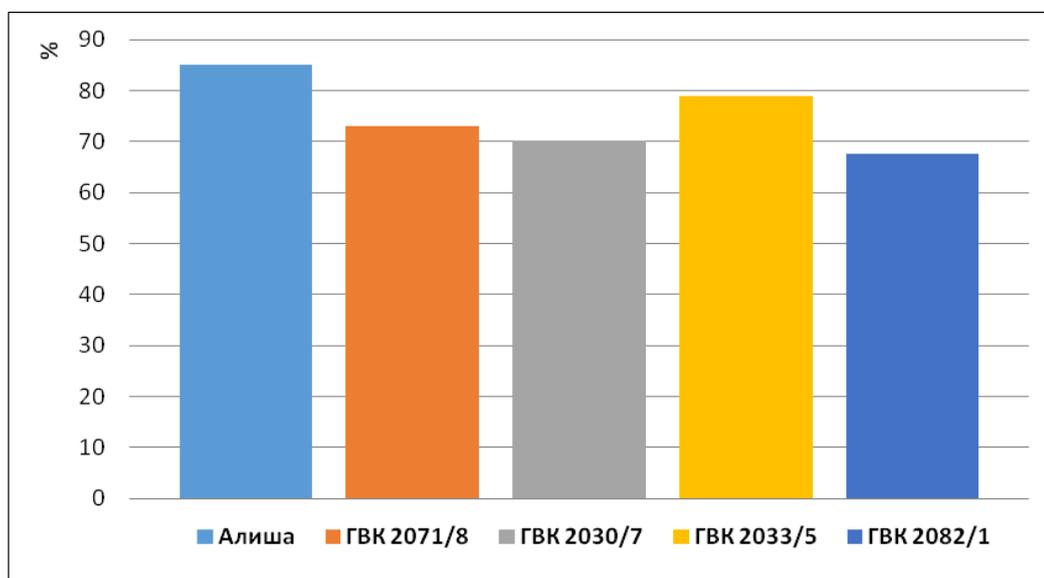


Рисунок 9. Выживаемость генотипов яровой пшеницы из коллекции ВК НИИСХ в период весенне-летней вегетации

На рисунке 10 представлены данные уменьшения количества растений перед уборкой в процентном отношении к взошедшим. Анализ данных

позволяет сделать вывод о том, что наибольшее число погибших растений в период весенне-летней вегетации наблюдается у генотипов 2082/1 и 2030/7 (32% и 30% соответственно), что говорит об их малой адаптивной способности относительно действия внешних факторов среды. Среднее сокращение количества растений выявлено у генотипов 2071/8 и 2033/5 (26% и 21% соответственно). Наименьшие потери относительно количества выживших растений в период весенне-летней вегетации принадлежат сорту Алиша, всходы которого уменьшились лишь на 15%.

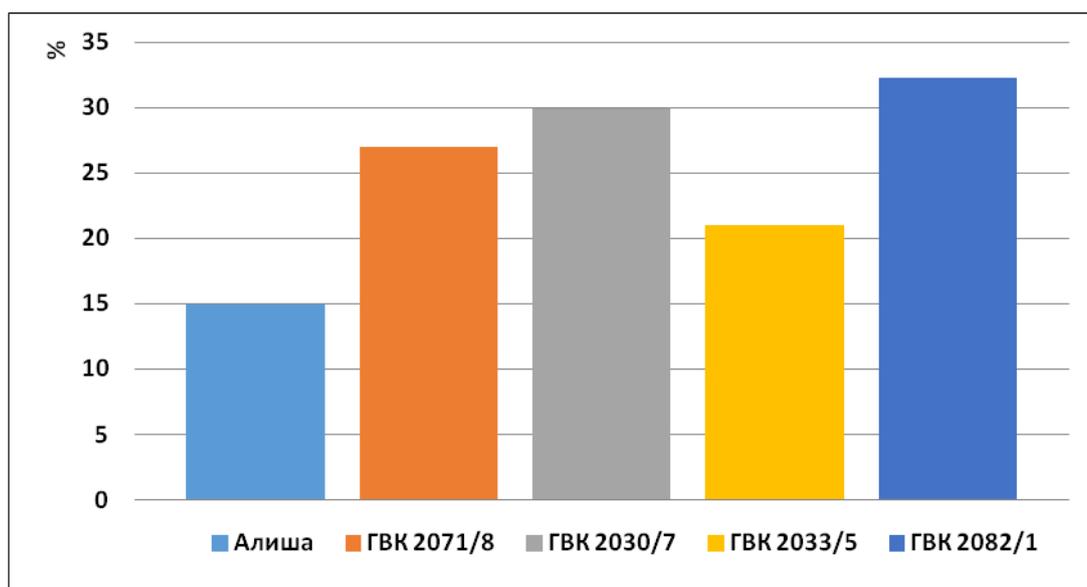


Рисунок 10. Уменьшение количества растений генотипов яровой пшеницы коллекции ВК НИИСХ перед уборкой по отношению к возшедшим

Таким образом, наше исследование вегетативных показателей генотипов яровой пшеницы позволяет говорить о том, что наибольшей всхожестью, согласно полученным данным, обладают генотип 2033/5 и сорт яровой пшеницы Алиша, однако первый уступает в выживаемости в период весенне-летней вегетации, хотя и поддерживает ее на достаточно высоком уровне. Наименьшей выживаемостью и значительным сокращением количества выживших растений является генотип яровой пшеницы ГVK 2082/1.

Изучение длины вегетационного периода может дать сведения о скороспелости генотипов пшеницы. Сочетание в одном сорте сравнительно короткого вегетационного периода с высокой продуктивностью является хорошим показателем металлоустойчивости. Сорты растений, с коротким вегетационного периодом, по-видимому, накапливают меньше почвенных загрязнителей [200].

Исследование прохождения вегетативных фаз различными генотипами яровой пшеницы из коллекции ВК НИИСХ в условиях естественного загрязнения почвы ионами тяжелых металлов, было начато с определения сроков появления всходов. Представленные на рисунке 11 данные позволяют говорить о том, что расхождения в сроках появления первых всходов среди изучаемых генотипов обнаружено не было.

Однако, среди изучаемых генотипов, наблюдается значительная разница в сроках вступления в фазу кушения. Как показано на рисунке 12, раньше всех в фазу кушения вступают растения сорта Алиша (9 июня), следом фаза кушения наблюдается у генотипа 2082/1 (11 июня). На день позже в данную фазу вступают оставшиеся три исследуемых генотипа: 2071/8, 2030/7 и 2033/5.

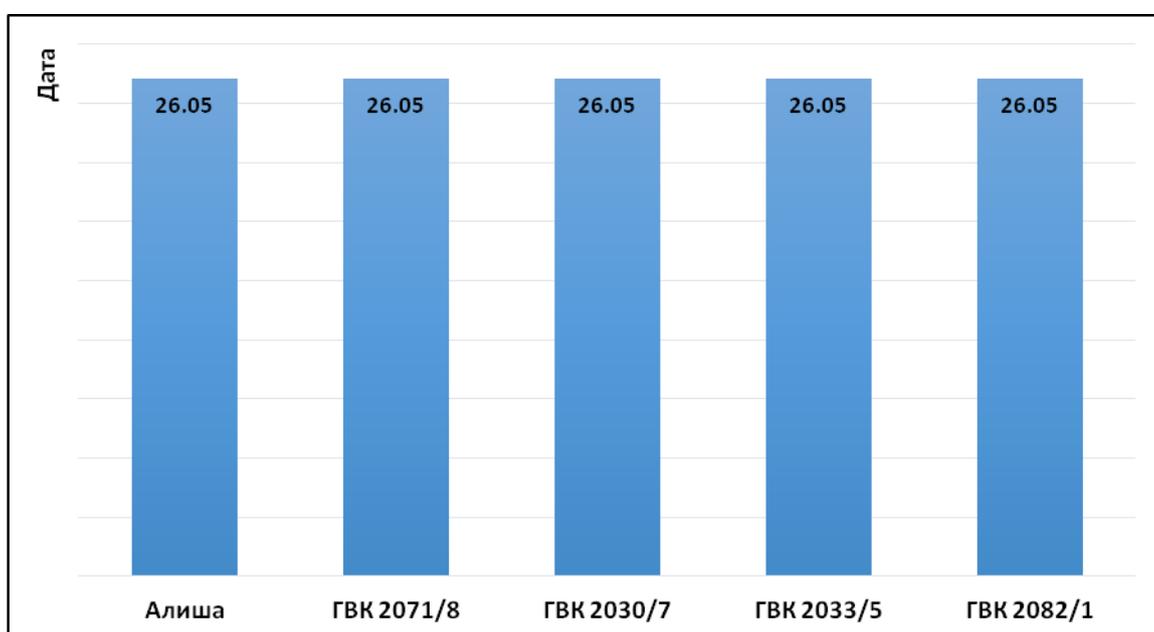


Рисунок 11. Сроки появления всходов у различных генотипов яровой пшеницы из коллекции ВК НИИСХ, при их выращивании в естественных условиях загрязнения среды

Большие различия выявлены также и во времени вхождения в фазу трубкования.

В период от выхода растений в трубку до их колошения продолжается энергичное формирование репродуктивных органов, интенсивное нарастание вегетативной массы и накопление сухого вещества. На интенсивность ростовых процессов значительно влияют внешние условия, прежде всего температура и обеспеченность растений водой [199].

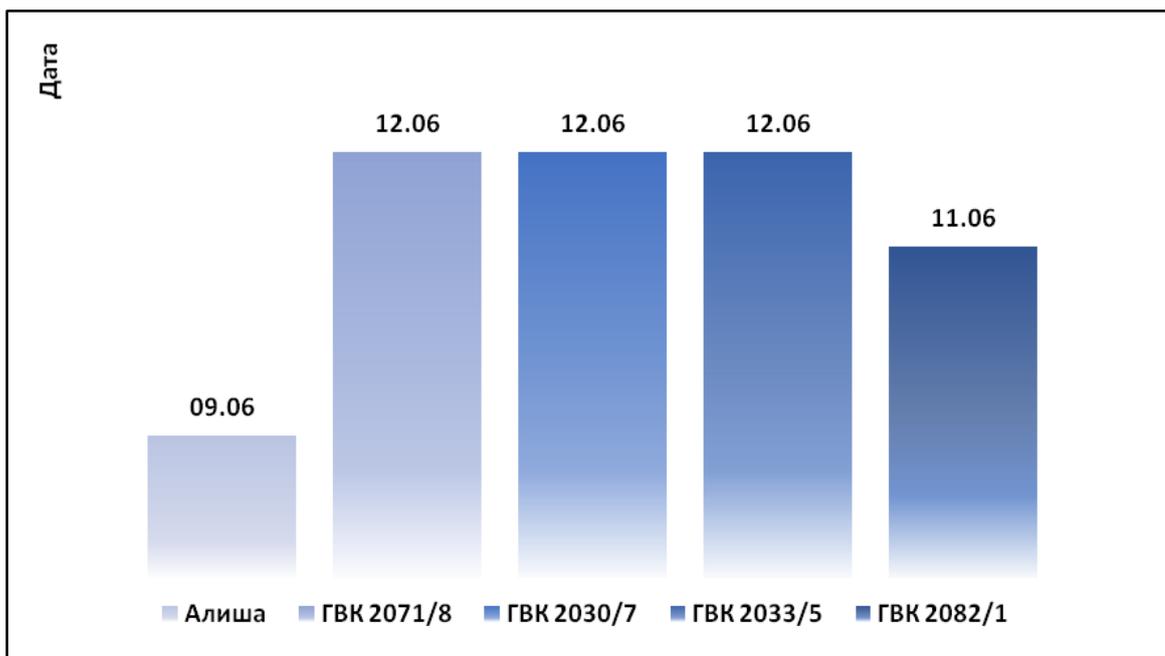


Рисунок 12. Сроки прохождения фазы кущения у различных генотипов яровой пшеницы коллекции ВК НИИСХ, при их выращивании в естественных условиях загрязнения среды

В соответствии с рисунком 13, раньше всех исследуемых генотипов, в данную фазу вступает сорт яровой пшеницы Алиша, на день позже фаза трубкования была отмечена у генотипа 2033/5. Через 2 дня фаза трубкования зафиксирована у генотипа яровой пшеницы 2071/8, через 3 дня у генотипа 2082/1. Самым последним генотипом, вступающим в фазу трубкования является ГVK 2030/7.

Кроме того, среди исследуемых генотипов были выявлены различия и во времени вхождения в фазу колошения. Развивающийся колос и удлиняющийся стебель начинают создавать большие требования к ресурсам растений и молодые, слабо развитые побеги, которые не могут конкурировать, быстро погибают. Гибель побегов особенно зависит от условий окружающей среды непосредственно после формирования колоска [201].

Раньше всех других изучаемых генотипов яровой пшеницы в фазу колошения входит сорт Алиша. Затем следуют генотипы ГVK 2082/1, ГVK 2071/8 и ГVK 2030/7. Позже всех в фазу колошения среди изучаемых генотипов, в соответствии с рисунком 14, вступают растения генотипа яровой пшеницы ГVK 2033/5.

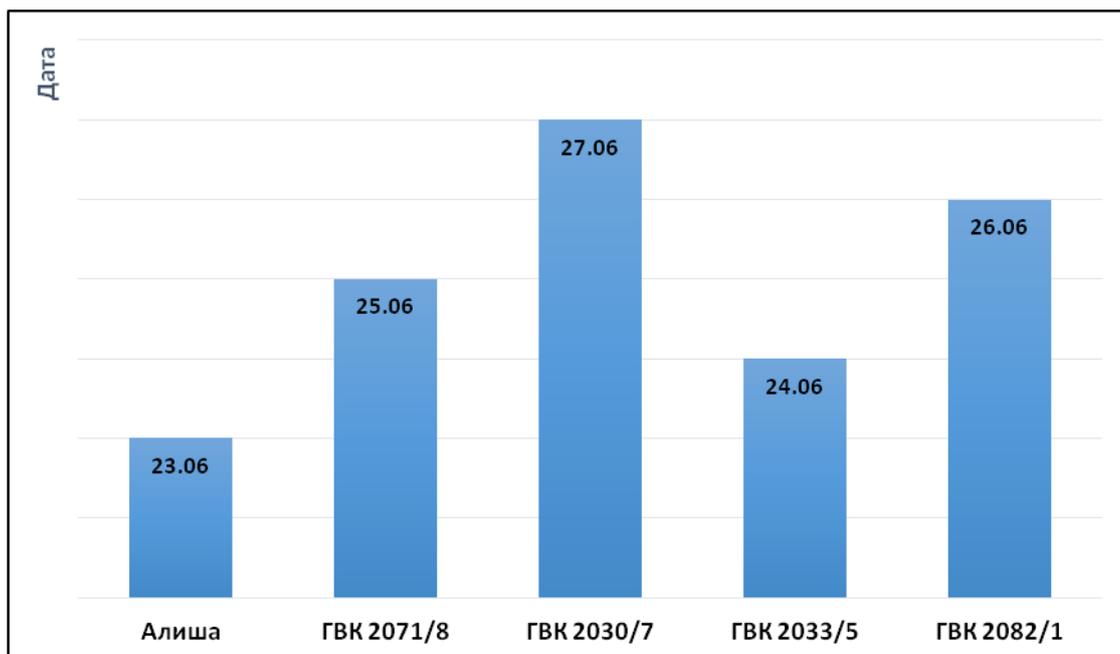


Рисунок 13. Сроки вхождения в фазу трубкования у различных генотипов яровой пшеницы коллекции ВК НИИСХ, при их выращивании в естественных условиях загрязнения среды

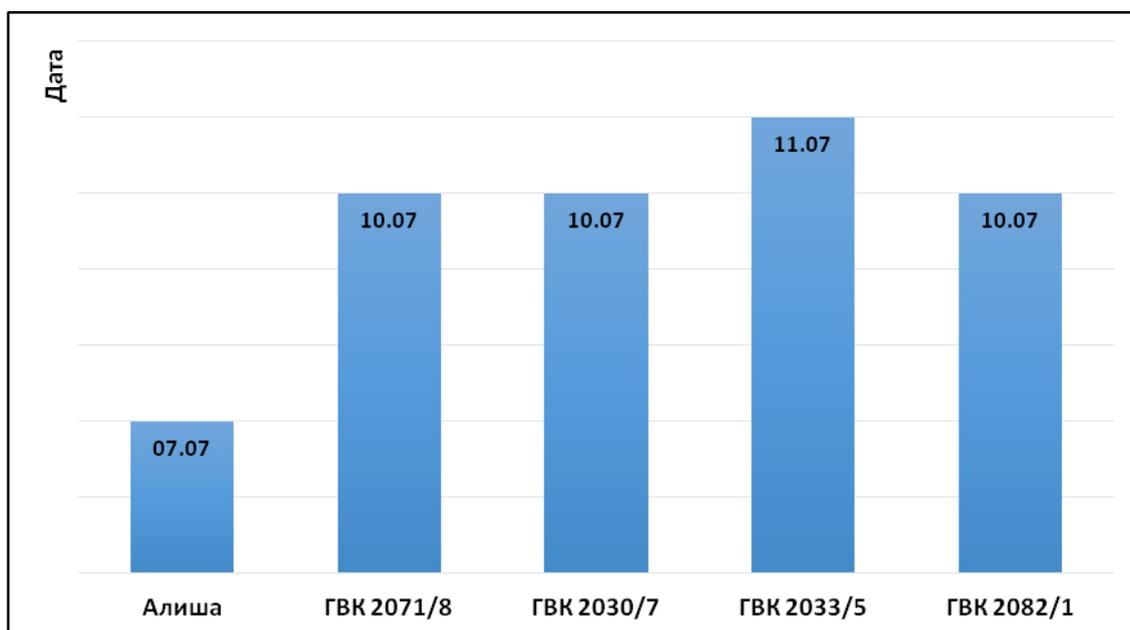


Рисунок 14. Сроки вхождения в фазу колошения различных генотипов яровой пшеницы коллекции ВК НИИСХ, при их выращивании в естественных условиях загрязнения среды

Количество побегов и соцветий, образованных растением пшеницы, как правило, значительно превышает количество колосьев и зерен, которые

остаются до зрелости. Корректировка в сторону понижения в потенциальной урожайности обычно начинается с потери побегов в начале удлинения стебля и продолжается с прерыванием цветения в фазу цветения. Условия окружающей среды, возникающие на этих этапах развития, определяют величину потери урожайности. Окончательная корректировка потенциала урожайности производится во время периода созревания зерна, когда определяется размер зерен [202].

Различия среди изучаемых генотипов яровой пшеницы, выявленные также и во времени вхождения в фазу созревания, в соответствии с рисунком 15, демонстрируют, что данные генотипы не сильно отличаются по срокам полного созревания. Наблюдаемая разница составляет всего 1 день для генотипа 2082/1.

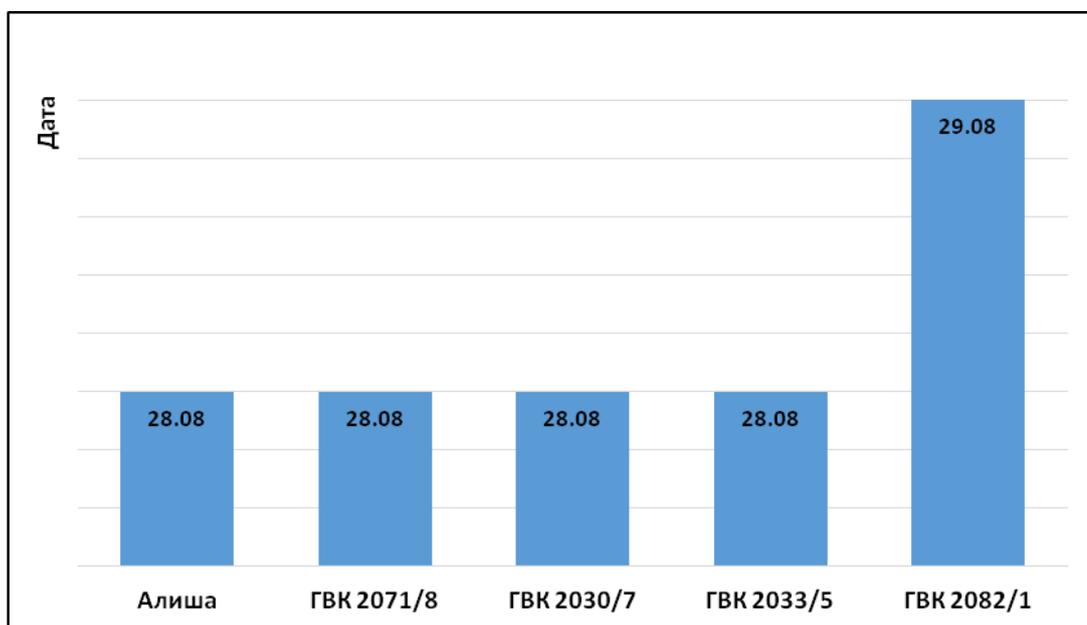


Рисунок 15. Сроки вхождения в фазу созревания различных генотипов яровой пшеницы коллекции ВК НИИСХ, при их выращивании в естественных условиях загрязнения среды

Таким образом, наше исследование сроков прохождения основных фенологических фаз генотипами яровой пшеницы из коллекции ВК НИИСХ при их выращивании в естественных условиях загрязнения среды показало, что несмотря на ощутимые различия в наступлении начальных фенологических фаз (кущение, трубкование, колошение), сроки созревания зерна у изучаемых генотипов практически полностью совпадают. Начальный скачок в развитии сорта Алиша и ГВК 2033/5 компенсируется удлиненной фазой колошения и полного созревания.

3.3 Исследование урожайности и структуры урожая различных генотипов яровой пшеницы в условиях естественного загрязнения почвы ионами меди и свинца

Следующим этапом нашего исследования был анализ структуры урожайности яровой пшеницы из коллекции ВК НИИСХ и взаимосвязь ее элементов. По структуре урожая можно выявить основные факторы и судить о характере их влияния на формирование урожая. Урожайность – это наиболее важный и сложный количественный признак, суммарный итог результата развития растений в течение вегетационного периода [199]. В ходе нашего исследования, были проанализированы важные хозяйственно-ценные признаки, связанные с урожайностью генотипов пшеницы.

В течение вегетационного периода, фенологические наблюдения имеют своей целью установление различий в ходе развития растений по отдельным вариантам опыта. Эти наблюдения могут дать ценнейший материал для объяснения причин того или иного характера действия изучаемых факторов. Данные фенологических наблюдений используются при разбивке всего периода вегетации растений (начиная от посева) на отдельные отрезки, периоды. Так, для хлебных злаков устанавливаются такие периоды между фазами: посев — всходы — выход в трубку — колошение — спелость. Все различия в развитии участков были охарактеризованы нами количественно.

Каждый элемент структуры урожая формируется в определенный период вегетации и в определенной последовательности [203]. Высокому уровню урожайности соответствуют оптимальные параметры основных элементов структуры урожая. Основные элементы структуры урожая яровой пшеницы формируются в определенные фенологические фазы и зависят от природно-климатических условий возделывания и уровня агротехники [204, 205, 206].

Исследование высоты растений пшеницы различных генотипов яровой пшеницы, в нашем исследовании, в соответствии с рисунком 16, показало большие различия между генотипами.

Наиболее высокие формы среди исследуемых генотипов у ГVK 2071/8 (89-90 см в среднем). Самые низкие растения формирует генотип 2030/7. Сорт яровой пшеницы Алиша и оставшиеся генотипы 2082/1 и 2033/5 формируют примерно одинаковые растения со средней высотой (84 см, 83 см и 82 см соответственно).

Показано, что более высокие генетические корреляции (r_g) установлены между урожаем, сухой биомассой, продуктивной кустистостью,

массой 1000 зерен, менее высокие — между урожаем и высотой растений у озимой пшеницы [207].

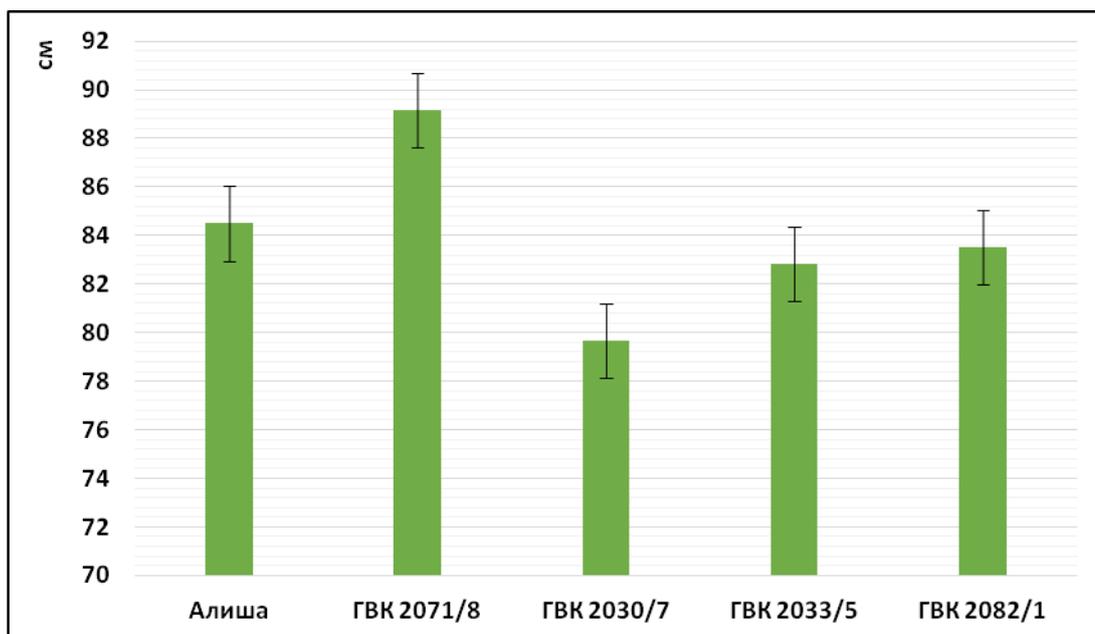


Рисунок 16. Высота растений различных генотипов яровой пшеницы коллекции ВК НИИСХ, при их выращивании в естественных условиях загрязнения среды

Очень важным показателем является продуктивная кустистость, она показывает способность растений образовывать продуктивные боковые побеги, вносящие немалый вклад в общую урожайность сорта. Исследованиями установлено, что общая и продуктивная кустистость растений озимого ячменя определяется сортовыми особенностями. Установлены высокие положительные корреляции урожайности семян: с количеством продуктивных стеблей ($r=0,78$); высотой растения ($t=0,80$); выходом семян ($r = 0,97$) [568]. У яровой мягкой пшеницы, количество продуктивных стеблей – один из основных элементов, слагающих урожайность [199].

Согласно нашим исследованиям, наибольшей продуктивной кустистостью среди исследуемых генотипов яровой пшеницы обладают растения генотипов 2030/7 и 2082/1. Средней продуктивной кустистостью, в соответствии с рисунком 17, среди изучаемых генотипов, обладает ГVK 2071/8, более низкой - генотип 2033/5 и сорт Алиша.

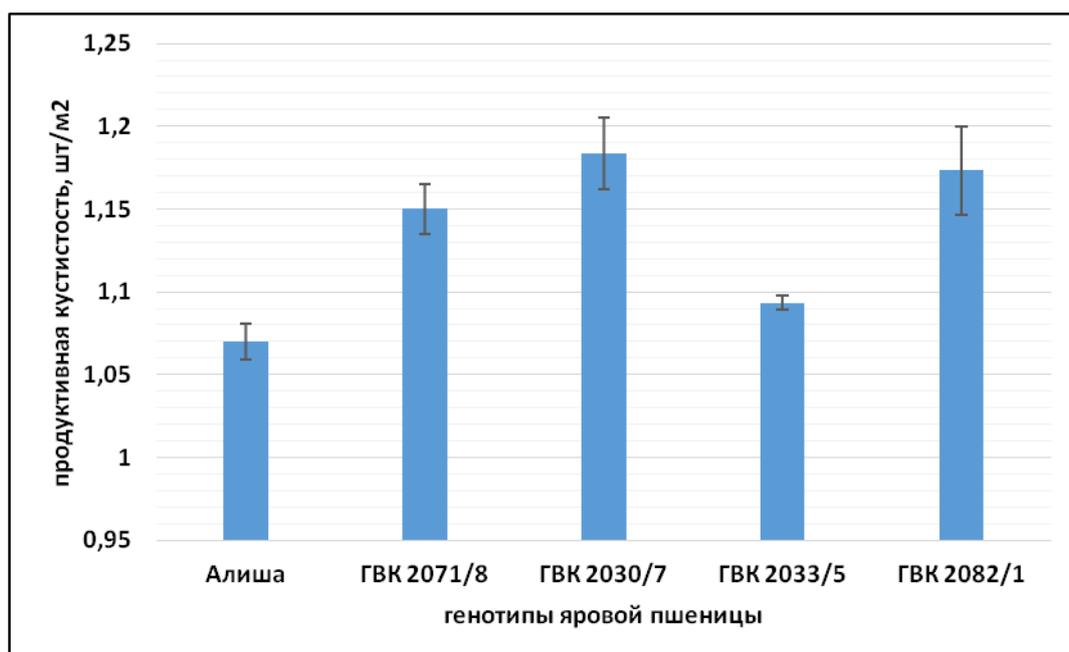


Рисунок 17. Продуктивная кустистость растений различных генотипов яровой пшеницы коллекции ВК НИИСХ, при их выращивании в естественных условиях загрязнения среды

Таким образом, среди исследуемых генотипов, прослеживается положительная связь продуктивной кустистости и урожайности для генотипов 2071/8 и 2033/5. Однако в отношении сорта Алиша такая закономерность не наблюдается, т.к. сорт, согласно нашим исследованиям, характеризуется низкой продуктивной кустистостью и средней урожайностью (более подробно ниже).

Длина колоса, являясь одним из важнейших количественных признаков, в значительной степени влияет на урожайность. В мировом генофонде пшеницы наблюдается значительное разнообразие по длине колоса. Сортные различия обусловлены, как правило, направлением селекции и условиями, в которых создается сорт. Длина колоса значительно коррелирует с урожайностью [199, 208].

При исследовании длины колоса различных генотипов яровой пшеницы было показано, что, в соответствии с рисунком 18, более длинными колосьями обладают генотипы яровой пшеницы 2082/1 и 2030/7 (около 9см). Самые короткие колосья наблюдаются у сорта яровой пшеницы Алиша (6,5 см), среднее значение длины главного колоса среди изучаемых генотипов демонстрируют ГVK 2071/8 и 2033/5 (8,3см и 7,8см соответственно).

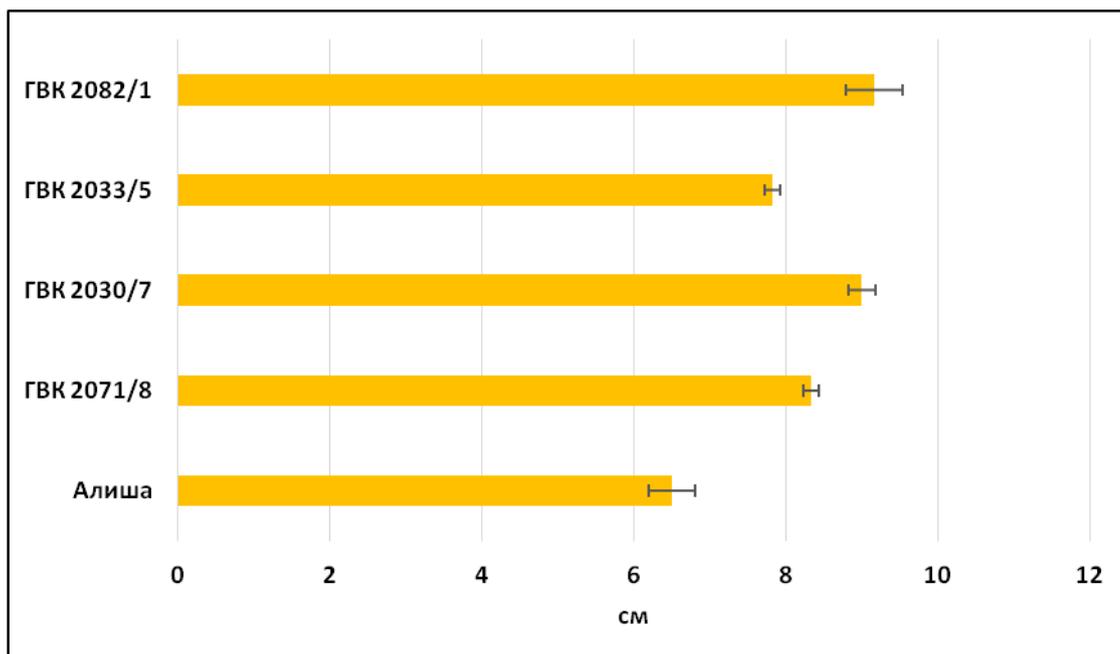


Рисунок 18. Длина главного колоса различных генотипов яровой пшеницы коллекции ВК НИИСХ, при их выращивании в естественных условиях загрязнения среды

Установлено, что длина колоса сильно коррелирует с урожайностью. Особенно резкий прирост и максимум урожайности наблюдается при длине колоса в 9 см. [199].

В нашем исследовании также прослеживается зависимость урожайности от длины главного колоса. Так, обладающий наибольшей длиной главного колоса генотип 2082/1 второй по урожайности, а сорт Алиша, характеризующийся самым коротким колосом уступает в урожайности генотипам 2071/8 и 2082/1. В то же время, генотип яровой пшеницы 2030/7 имеющий одинаковую с сортом Алиша урожайность, имеет достаточно длинный колос, что по идее, должно обеспечивать более высокие урожаи, к тому же, генотип 2071/8, показавший в ходе наших исследований наивысшую урожайность, имеет лишь третье место по длине колоса.

Таким образом, можно сделать вывод о том, что длина главного колоса имеет важную, но не ключевую роль в определении урожайности яровой пшеницы исследуемых генотипов из коллекции ВК НИИСХ при их выращивании в естественных условиях загрязнения среды.

Количество зерен в колосе еще один из важнейших селекционных признаков растений, тесно связанных с продуктивностью. Степень связи озерненности колоса с урожайностью выше, чем с длиной колоса [199].

По числу зерен в колосе, в соответствии с рисунком 19, генотипы 2071/8 и 2082/1 превосходят другие изучаемые генотипы яровой пшеницы (38 и 37 зерен соответственно). Наименьший показатель количества зерен в колосе среди изучаемых генотипов у сорта яровой пшеницы Алиша (26

зерен). Генотипы 2033/5 и 2030/7 показывают промежуточные результаты в количестве 31 и 29 зерен в колосе соответственно.

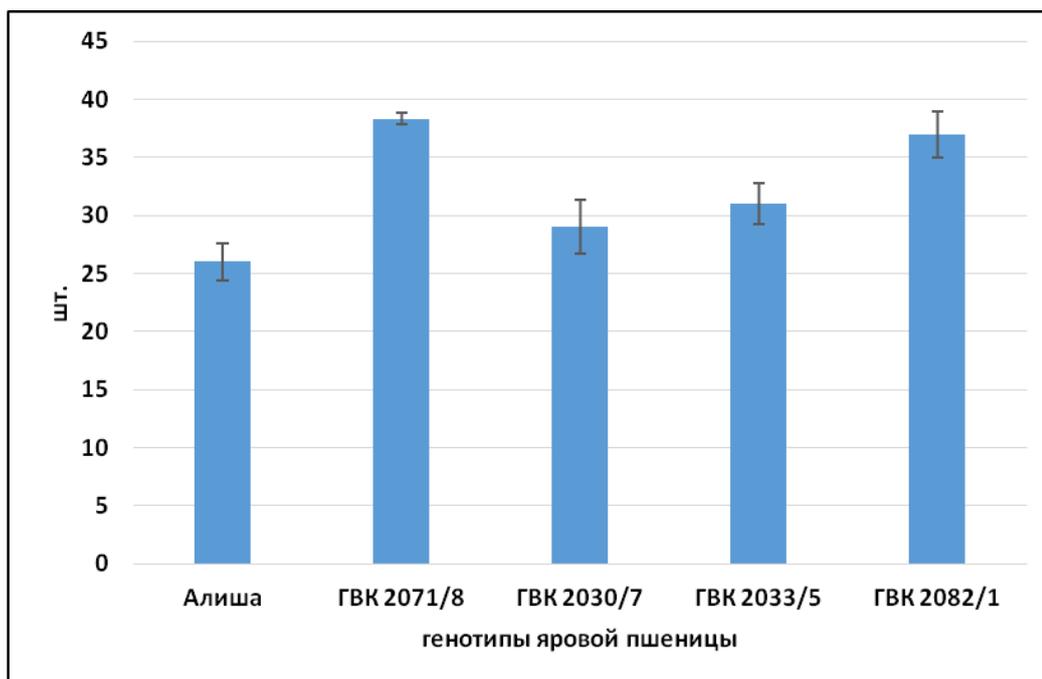


Рисунок 19. Число зерен в колосе различных генотипов яровой пшеницы коллекции ВК НИИСХ, при их выращивании в естественных условиях загрязнения среды

Продуктивность колоса наряду с продуктивной кустистостью определяет продуктивность растения. В селекционной практике массе зерна главного колоса всегда отводилось одно из центральных мест. Отбор по колосу является главным принципом работы с пшеницей. Продуктивность колоса яровой пшеницы выступает вторым по значимости элементом структуры урожайности зерна.

В свою очередь, продуктивность колоса определяется количеством зерен в колосе и массой 1000 зерен. Наиболее тесную прямую взаимосвязь с продуктивностью колоса показывает такой показатель как количество зерен в колосе ($r = 0,82-0,94$), при этом масса 1000 зерен является более стабильным элементом, и связь прослеживается средняя ($r = 0,36-0,55$) [203].

По массе зерна главного колоса, в соответствии с рисунком 20, среди изучаемых генотипов, все остальные превосходит ГVK 2082/1, далее в порядке убывания массы зерна главного колоса располагаются генотипы 2071/8, 2030/7 и 2033/5. Наименьшая масса зерна главного колоса у сорта яровой пшеницы Алиша.

Среди изучаемых генотипов, связь урожайности и массы зерна главного колоса наиболее четко выражена у генотипов 2082/1 и 2071/8. Менее четкие, но коррелируемые значения у оставшихся генотипов яровой пшеницы 2033/5 и 2030/7.

Таким образом, в ходе нашего исследования, положение о большей зависимости урожайности от массы главного колоса чем от его длины полностью подтверждено.

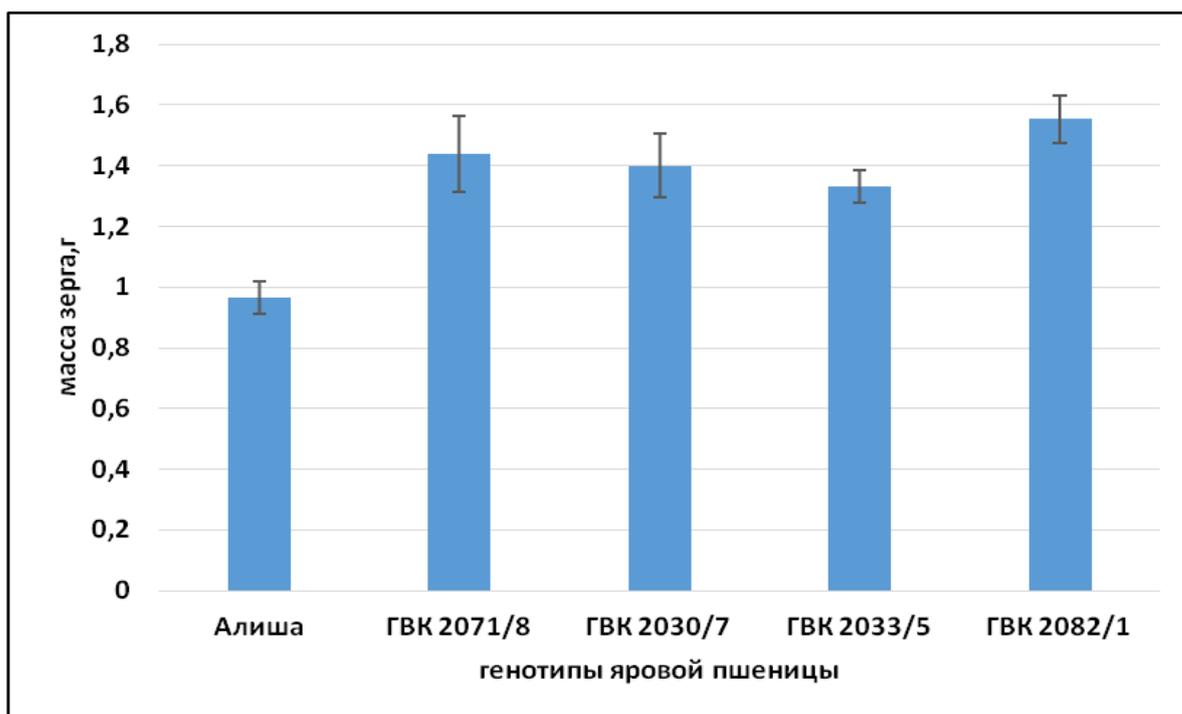


Рисунок 20. Масса зерна главного колоса различных генотипов яровой пшеницы коллекции ВК НИИСХ, при их выращивании в естественных условиях загрязнения среды

Относительно массы боковых стеблей, в ходе нашего исследования, было установлено, что, в соответствии с рисунком 21, масса зерна боковых стеблей, как и главного колоса, наибольшая у генотипа 2082/1. Средней массой боковых стеблей обладают генотипы 2030/7, 2071/8 и 2033/5. Наименьшая масса зерна боковых стеблей, как и в случае с главным колосом, у сорта яровой пшеницы Алиша.

Урожайность, также, как и морфометрические показатели – важнейший показатель продуктивности и адаптационных возможностей сорта [209]. В связи с этим, в ходе нашего исследования ей отведено одно из ключевых мест.

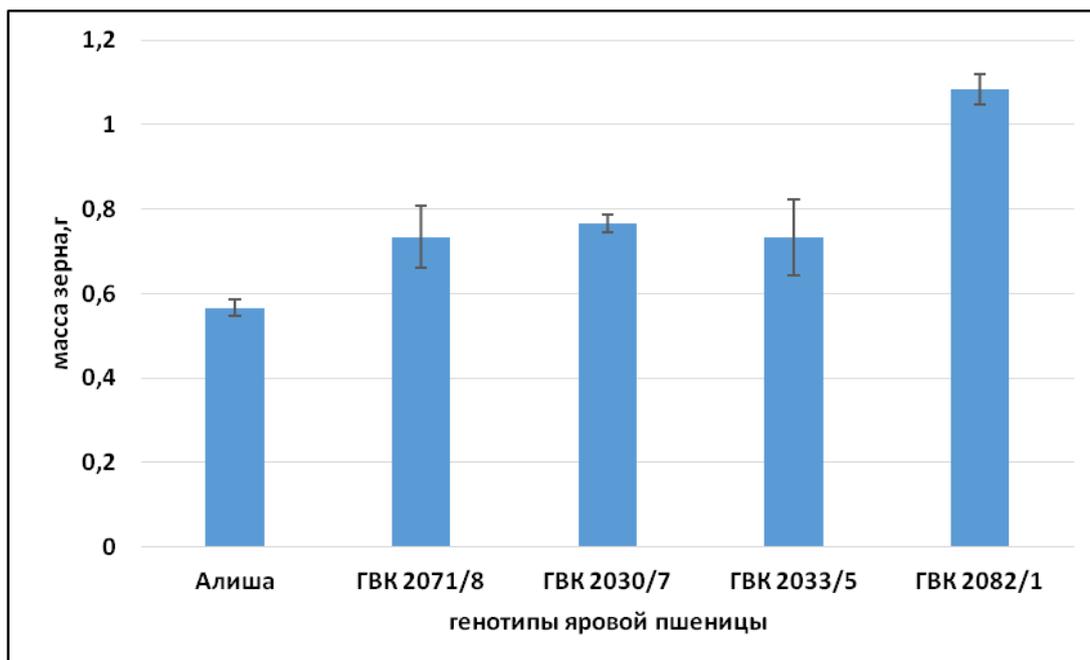


Рисунок 21. Масса зерна боковых стеблей различных генотипов яровой пшеницы коллекции ВК НИИСХ, при их выращивании в естественных условиях загрязнения среды

В ходе нашего исследования подсчитан урожай с делянки, который, в соответствии с рисунком 22, наибольший у генотипа яровой пшеницы 2071/8. Это связано, вероятнее всего, с относительно высокой массой как главного колоса, так и боковых стеблей и со средней выживаемостью растений данного генотипа в период весенне-летней вегетации. В противовес этому, генотип яровой пшеницы 2033/5, показавший наименьшую урожайность с делянки показывал хорошую выживаемость, но малую массу зерна главного колоса и боковых стеблей при средней длине колоса.

Сорт яровой пшеницы Алиша, отличившийся наименьшими показателями не только относительно массы главного колоса и боковых стеблей, но и длины колоса, показал среднюю урожайность с делянки, что объясняется самым высоким показателем выживаемости данного генотипа яровой пшеницы в период весенне-летней вегетации среди всех исследуемых в данной работе генотипов. Заметим, что сорт яровой пшеницы Алиша не уступает по количеству урожая с делянки генотипу 2030/7, хотя показывал наихудшие результаты по массе главного колоса и боковых побегов, в то время как генотип 2030/7 по этим же показателям демонстрировал очень хорошие значения.

Таким образом, можно сделать вывод о том, что главную роль в формировании урожайности играет не только масса главного колоса и боковых побегов, но и достаточная выживаемость растений в период весенне-летней вегетации.

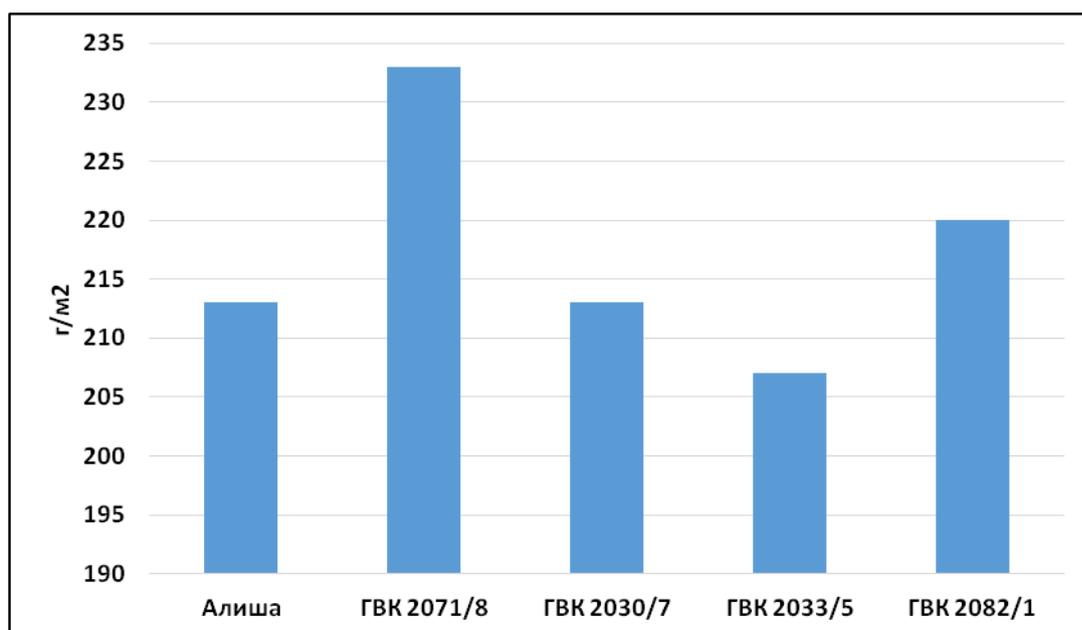


Рисунок 22. Урожай с делянки различных генотипов яровой пшеницы коллекции ВК НИИСХ, при их выращивании в естественных условиях загрязнения среды

Отдельной задачей нашего исследования было вычисление массы 1000 зерен исследуемых генотипов яровой пшеницы из коллекции ВК НИИСХ, для определения их продуктивности.

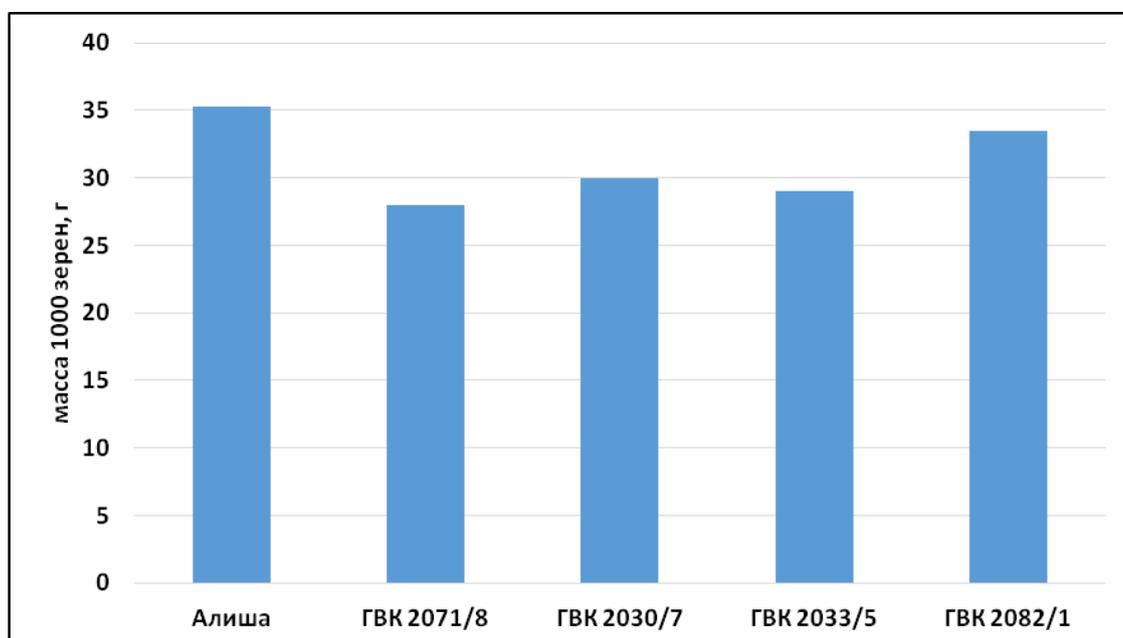


Рисунок 23. Масса 1000 зерен различных генотипов яровой пшеницы коллекции ВК НИИСХ, при их выращивании в естественных условиях загрязнения среды

Согласно нашему исследованию, наибольшей массой зерна, в соответствии с рисунком 23, характеризуется сорт яровой пшеницы Алиша

(35.3 гр.), что вероятнее всего связано с тем, что сорт обладающий хорошей выживаемостью, ведь в отношении массы главного колоса и боковых стеблей он показывал относительно слабые результаты. Следующий генотип, обладающий довольно высокой массой 1000 зерен – это ГВК 2082/1 (33,5 гр.). Это объясняется наибольшей массой зерна и длиной главного колоса и боковых побегов. Однако при этом, генотип вступает в фазу созревания самым последним из всех исследуемых, и обладает наихудшей выживаемостью.

Средние результаты, мало отличающиеся друг от друга, демонстрируют генотипы 2030/7, 2033/5 и 2071/8 (30 гр., 29 гр. и 28 гр. соответственно).

Интересным является и тот факт, что генотип яровой пшеницы 2071/8, обладающий наибольшей урожайностью с делянки, имеет наименьшую массу 1000 зерен. При этом, он показывает средние результаты по массе главного колоса и боковых побегов, а также имеет среднюю длину главного колоса. Это объясняется тем, что среди исследуемых генотипов яровой пшеницы, ГВК 2071/8 безусловный лидер по количеству зерен в главном колосе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании полученных результатов были сделаны следующие выводы:

1. В почве прикорневой зоны исследуемых генотипов яровой пшеницы обнаружено превышение содержания свинца и отсутствие превышения содержания меди.

2. Накопление ионов меди в зерне исследуемых генотипов незначительно, но все исследуемые генотипы яровой пшеницы накапливают ионы свинца в зерне в концентрации превышающей ПДК, что вероятнее всего связано с повышенным содержанием данного металла в почве корнеобитаемого слоя.

3. Наименьшее накопление ионов свинца в семенах выявлено для сорта яровой пшеницы Алиша, а ионов меди - для генотипа ГВК 2033/5, что позволяет рекомендовать названные генотипы для дальнейшего использования в селекции на устойчивость к накоплению данных металлов.

4. У исследуемых в данной работе генотипов яровой пшеницы урожайность зависит от массы главного колоса и выживаемости растений в период весенне-летней вегетации.

5. Для дальнейшей селекции и выращивания на почвах, загрязненных свинцом, рекомендуется сорт яровой пшеницы Алиша, накапливающий наименьшее количество ионов свинца в зерне и обладающий наибольшей массой зерна и наилучшей выживаемостью в период весенне-летней вегетации.

6. В отношении почв загрязненных ионами меди, перспективными генотипами являются ГВК 2033/5, сорт яровой пшеницы Алиша и ГВК 2082/1. Они характеризуется не только малым накоплением меди в зерне, но и высокими показателями урожайности.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Habashi F. Gmelin and his Handbuch // Bull. Hist. Chem. 2009. V. 34, N 1. P. 30–31.
2. Duffus J.H. “Heavy metals” – a meaningless term? (IUPAC Technical Report) // Pure Appl. Chem. 2002. V. 74, N 5. P. 793–807.
3. Кузнецов Вл.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений: Учебник. М.: Высшая школа, 2006. 742 с.
4. Clemens S., Simm C. Schizosaccharomyces pombe as a model for metal homeostasis in plant cell: phytochelatin-dependent pathway is the main cadmium detoxification mechanism // New Phytol. 2003. V. 159. P. 323–330.
5. Blindauer C.A., Schmid R. Cytosolic metal handling in plants: determinants for zinc specificity in metal transporters and metallothioneins // Metallomics. 2010. V. 2. P. 510–529.
6. Krämer U., Talke I.N., Hanikenne M. Transition metal transport // FEBS Lett. 2007. V. 581. P. 2263–2272.
7. Husted S., Persson D.P., Laursen K.H., Hansen T.H., Pedas P., Schiller M., Hegelund J.N., Schjoerring J.K. Review: The role of atomic spectrometry in plant science // J. Anal. At. Spectrom. 2011. V. 26. P. 52–79.
8. Hänsch R., Mendel R.R. Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl) // Curr. Opin. Plant Biol. 2009. V. 12. P. 259–266. 316
9. Williams L., Salt D.E. The plant ionome coning into focus // Curr. Opin. Plant Boil. 2009. V. 12, N 3. P. 247–249.
10. Башкин В.Н., Касимов Н.С. Биогеохимия М.: Научный мир, 2004. 648 с.
11. Hassan Z., Aarts M.G.M. Opportunities and feasibilities for biotechnological improvement of Zn, Cd or Ni tolerance and accumulation in plants // Environ. Exp. Biol. 2011. V. 72. P. 53–63.
12. Башмаков Д.И., Лукаткин А.С. Эколого-физиологические аспекты аккумуляции и распределения тяжелых металлов у высших растений. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2009. 236 с.
13. Добровольский В.В. Глобальная система массопотоков тяжелых металлов в биосфере // Рассеянные элементы в бореальных лесах. М.: Наука, 2004. С. 23–30.
14. Никифорова Е.М. Биогеохимическая оценка загрязнения тяжелыми металлами агроландшафтов Восточного Подмосковья // Геохимическая экология и биогеохимическое изучение таксонов биосферы. М.: Наука, 2003. С. 108–109.
15. Ильин В.Б. Тяжелые металлы и неметаллы в системе почва-растение. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. 220 с.
16. 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.

17. Башкин В.Н., Касимов Н.С. Биогеохимия М.: Научный мир, 2004. 648 с.
18. Prasad M.N.V. Cadmium toxicity and tolerance in vascular plants // *Environ. Exp. Bot.* 1995. V. 35. P. 525–545.
19. Цибульский В.В., Яценко-Хмелевская М.А. Атмосферные выпадения // *Рассеянные элементы в бореальных лесах*. М.: Наука, 2004. С. 30–66.
20. Богдановский Г.А. Химическая экология. М.: МГУ, 1994. 237 с.
21. Адамян А.З., Григорян С.В., Морозов В.И. Природные геохимические аномалии свинца // *Свинец в окружающей среде*. М.: Наука, 1987. С. 116–130.
22. Buart M.P., Arnold M. The heavy-metal chemistry of atmospheric particulate matter emitted by Mount Etna volcano // *Geophys. Res. Lett.* 1978. N 5. P. 245–248.
23. Расуна J.M. Atmospheric trace elements from natural and anthropogenic sources // *Adv. Environ. Sci. Technol.* 1986. V. 17. P. 33–52. 337
24. Добровольский В.В. Глобальная биохимия свинца // *Свинец в окружающей среде*. М.: Наука, 1987. С. 7–19.
25. Добровольский В.В. Основные черты геохимии цинка и кадмия // *Цинк и кадмий в окружающей среде*. М.: Наука, 1992. С. 7–18.
26. Обухов А.И., Плеханова И.О., Ли С.К. Цинк и кадмий в почвообразующих породах и почвах // *Цинк и кадмий в окружающей среде*. М.: Наука, 1992. С. 19–39.
27. Merrington G., Alloway B.J. The flux of Cd, Cu, Pb and Zn in mining polluted soils // *Water Air Soil Pollut.* 1994. V. 73. P. 333–344.
28. Снакин В.В. Свинец в биосфере // *Вестник РАН*. 1998. Т. 68, № 3. С. 214–224.
29. Барсукова В.С. Физиолого-генетические аспекты устойчивости растений к тяжелым металлам. Аналитический обзор / СО РАН; ГПНТБ; Институт почвоведения и агрохимии. Новосибирск. 1997. 63 с.
30. Алексеев Ю.В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. Л.: Агропромиздат, 1987. 142 с.
31. Nicholson F.A., Jones K.C., Johnston A.E. Effect of phosphate fertilizers and atmospheric deposition on long-term changes in the cadmium content of soils and crops // *Environ. Sci. Technol.* 1994. V. 28. P. 2170–2175.
32. Grant C.A., Buckley W.T., Bailey L.D., Selles F. Cadmium accumulation in crops // *Can. J. Plant Sci.* 1998. V. 78. P. 1–17.
33. Никифорова Е.М. Биогеохимическая оценка загрязнения тяжелыми металлами агроландшафтов Восточного Подмосковья // *Геохимическая экология и биогеохимическое изучение таксонов биосферы*. М.: Наука, 2003. С. 108–109.
34. Касатиков В.А., Попов В.П., Руник В.Е. Влияние термофильноброженного осадка городских сточных вод на почву // *Химизация сел. хоз-ва*. 1990. № 2. С. 51–52.

35. Siedlecka A. Some aspects of interactions between heavy metals and plant mineral nutrients // *Acta Soc. Bot. Pol.* 1995. V. 64, N 3. P. 262–272.
36. Costa G., Morel J.L. Cadmium uptake by *Lupinus albus* (L.): cadmium excretion, a possible mechanism of cadmium tolerance // *J. Plant Nutr.* 1993. V. 16. P. 1921–1929.
37. Lux A., Martinka M., Vaculík M., White P.J. Root responses to cadmium in the rhizosphere: a review // *J. Exp. Bot.* 2011. V. 62, N 1. P. 21–37.
38. White P.J. Studying calcium channels from the plasma membrane of plant root cells in planar lipid bilayers // *Advances in planar lipid bilayers and liposomes*. V. 1. / Eds. H.T. Tien, A. Ottova-Leitmannova. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier. 2005. P. 101–120.
39. DalCorso G., Farinati S., Maistri S., Furini A. How plants cope with cadmium: staking all on metabolism and gene expression // *J Integr. Plant Biol.* 2008. V. 50, N 10. P. 1268–1280.
40. Verbruggen N., Hermans C., Schat H. Mechanisms to cope with arsenic or cadmium excess in plants // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2009. V. 12. P. 364–372.
41. Kudo H., Kudo K., Ambo H., Uemura M., Kawai S. Cadmium sorption to plasma membrane isolated from barley roots is impeded by copper association onto membranes // *Plant Sci.* 2011. V. 180. P. 300–3005.
42. Hall J.L., Williams L.E. Transition metal transporters in plants // *J. Exp. Bot.* 2003. V. 54. P. 2601–2613.
43. Eide D.J. Zinc transporters and cellular trafficking of Zn // *Biochim. Biophys. Acta Mol. Cell. Res.* 2006. V. 1763. P. 711–722.
44. Krämer U., Talke I.N., Hanikenne M. Transition metal transport // *FEBS Lett.* 2007. V. 581. P. 2263–2272.
45. Blindauer C.A., Schmid R. Cytosolic metal handling in plants: determinants for zinc specificity in metal transporters and metallothioneins // *Metallomics.* 2010. V. 2. P. 510–529.
46. Ueno D., Yamaji N., Kono I., Huang C.F., Ando T., Yano M., Ma J.F. Gene limiting cadmium accumulation in rice // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2010. V. 107, N 38. P. 16500–16505.
47. Hassan Z., Aarts M.G.M. Opportunities and feasibilities for biotechnological improvement of Zn, Cd or Ni tolerance and accumulation in plants // *Environ. Exp. Biol.* 2011. V. 72. P. 53–63.
48. Waters B.M., Sankaran R.P. Moving micronutrients from the soil to the seeds: genes and physiological processes from a biofortification perspective // *Plant Sci.* 2011. V. 180. P. 562–574.
49. Uruguchi S., Fujiwara T. Cadmium transport and tolerance in rice: perspectives for reducing grain cadmium accumulation // *Rice.* 2012. V. 5. P. 1–8. DOI: 10.1186/1939-8433-5-5
50. Khan M.A., Castro-Guerrero N., Mendoza-Cozatl D.G. Moving toward a precise nutrition: preferential loading of seeds with essential nutrients over non-essential toxic elements // *Plant Sci.* 2014. V. 5. doi: 10.3389/fpls.2014.00051

51. Cohen C.K., Garvin D.F., Kochian L.V. Kinetic properties of a micronutrient transporter from *Pisum sativum* indicate a primary function in Fe uptake from the soil // *Planta*. 2004. V. 218, N 5. P. 784–792.
52. Ishimaru Y., Suzuki M., Tsukamoto T., Suzuki K., Nakazono M., Kobayashi T., Wada Y., Watanabe S., Matsushashi S., Takahashi M., Nakanishi H., Mori S., Nishizawa N.K. Rice plants take up iron as an Fe³⁺-phytosiderophore and as Fe²⁺ // *Plant J*. 2006. V. 45. P. 335–346.
53. Waters B.M., Lucena C., Romera F.J., Jester G.G., Wynn A.N., Rojas C.L., Alcantara E., Perez-Vicente R. Ethylene involvement in the regulation of the H⁺-ATPase CsHA1 gene and of the new isolated ferric reductase CsFRO1 and iron transporter CsIRT1 genes in cucumber plants // *Plant Physiol. Biochem*. 2007. V. 45. P. 293–301.
54. Assunção A.G.L., Herrero E., Lin Y.F., Huettel B., Talukdar S., Smaczniak C., Immink R.G.H., van Eldik M., Fiers M., Schat H., Aarts M.G.M. Arabidopsis thaliana transcription factors bZIP19 and bZIP23 regulate the adaptation to zinc deficiency // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2010. V. 107. P. 10296–10301.
55. Conte S.S., Walker E.L. Transporters contributing to iron trafficking in plants // *Mol. Plant*. 2011. V. 4, N 3. P. 464–476.
56. Rogers E.E., Eide D.J., Guerinot M.L. Altered selectivity in an Arabidopsis metal transporter // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2000. V. 97. P. 12356–12360.
57. Ishimaru Y., Takahashi R., Bashir K., Shimo H., Senoura T., Sugimoto K., Ono K., Yano M., Ishikawa S., Aaro T., Nakanishi H., Nishizawa N.K. Characterizing the role of rice NRAMP5 in manganese, iron and cadmium transport // *Sci. Rep*. 2012. 2, 286; DOI: 10.1038/srep00286
58. Uraguchi S., Fujiwara T. Rice breaks ground for cadmium-free cereals // *Plant Biol*. 2013. V. 16. P. 328–334.
59. Yuan M., Li X., Xiao J., Wang S. Molecular and functional analyses of COPT/Crt-type copper transporter-like gene family in rice // *BMC Plant Biol*. 2011. 11: 69; DOI: 10.1186/1471-2229-11-69
60. Puig S. Function and regulation of the plant COPT family of high-affinity copper transport proteins // *Adv. Bot*. V. 2014, Article ID 476917. 9 p. <http://dx.doi.org/10.1155/2014.476917>
61. Ильин В.Б. Тяжелые металлы в системе почва-растение. Новосибирск: Наука, 1991. 150 с.
62. Rauser W.E. Structure and function of metal chelators produced by plants: the case for organic acids, amino acids, phytin, and metallothioneins // *Cell Biochem. Biophys*. 1999. V. 31. P. 19–48.
63. Gussarsson M., Adalsteinsson S., Jensen P., Asp H. Cadmium and copper interactions on the accumulation and distribution of Cd and Cu in birch (*Betula pendula* Roth) seedlings // *Plant Soil*. 1995. V. 171. P. 185–187.

64. Metwally A., Safronova V.I., Belimov A.A., Dietz K.J. Genotypic variation of response to cadmium toxicity in *Pisum sativum* L. // *J. Exp. Bot.* 2005. V. 56, N 409. P. 167–178.
65. Liu D.H., Wang M., Zou J.H., Jiang W.S. Uptake and accumulation of cadmium and some nutrient ions by roots of maize (*Zea mays* L.) // *Pak. J. Bot.* 2006. V. 38, N 3. P. 701–709.
66. Zhang X., Zhang S., Xua X., Li T., Gong G., Jia G., Li Y., Denga L. Tolerance and accumulation characteristics of cadmium in *Amaranthus hybridus* L. // *J. Hazard. Mater.* 2010. V. 180. P. 303–308.
67. Culter J.M., Rains D.W. Characterization of cadmium uptake by plant tissue // *Plant Physiol.* 1974. V. 54, № 1. P. 67–71.
68. Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб: Изд-во СПб ун-та, 2002. 244 с.
69. Wenzel W.W., Bunkowski M., Puschenreiter M., Horak O. Rhizosphere characteristics of indigenously growing nickel hyperaccumulator and excluder plants on serpentine soil // *Environ. Pollut.* 2003. V. 123. P. 131–138.
70. Xiong J., He Z., Liu D., Mahmood Q., Yang X. Role of bacteria in the heavy metals removal and growth of *Sedum alfredii* Hance in an aqueous medium // *Chemosphere.* 2008. V. 70. P. 489–494.
71. Haydon M.J., Cobbett C.S. Transporters of ligands for essential metal ions in plants // *New Phytol.* 2007. V. 174. P. 499–506. 317
72. Nagasaka S., Takahashi M., Nakanishi-Itai R., Bashir K., Nakanishi H., Mori S., Nishizawa N. Time course analysis of gene expression over 24 hours in Fe-deficient barley roots // *Plant Mol. Biol.* 2009. V. 69. P. 621–631.
73. Kochian L.V. Molecular physiology of mineral nutrient acquisition, transport, and utilization // *Biochemistry and Molecular Biology of Plants* / Eds. B.B. Buchanan, W. Gruissem, R.L. Jones. Rockville (Maryland): Am. Soc. Plant Physiol., 2000. P. 1204–1249.
74. Suzuki M., Tsukamoto T., Inoue H., Watanabe S., Matsushashi S., Takahashi M., Nakanishi H., Mori S., Nishizawa N.K. Deoxymugineic acid increases Zn translocation in Zn-deficient rice plants // *Plant Mol. Biol.* 2008. V. 66. P. 609–617.
75. Clemens S. Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants // *Biochimie.* 2006b. V. 88. P. 1707–1719.
76. Lux A., Šottníková A., Opatrná J., Greger M. Differences in structure of adventitious roots in *Salix* clones with contrasting characteristics of cadmium accumulation and sensitivity // *Physiol. Plant.* 2004. V. 120. P. 537–545.
77. Мейчик Н.Р., Ермаков И.П., Прокопцева О.С. Диффузия органического катиона в клеточных стенках корня // *Биохимия.* 2003. Т. 68, № 1. С. 926–940.
78. Redjala T., Sterckeman T., Morel J.L. Cadmium uptake roots: contribution of apoplast and of high- and low-affinity membrane transport system // *Environ. Exp. Bot.* 2009. V. 67. P. 235–242.

79. Eren E., Argüello J.M. Arabidopsis HMA2, a divalent heavy metal-transporting P1Btype ATPase, is involved in cytoplasmic Zn²⁺ homeostasis // *Plant Physiol.* 2004. V. 136. P. 3712–3723.
80. Puig S., Penarrubia L. Placing metal micronutrients in context: transport and distribution in plants // *Plant Biol.* 2009. V. 12. P. 229–306.
81. Wong C.K.E., Cobbett C.S. HMA P-type ATPases are the major mechanism for root-to-shoot Cd translocation in *Arabidopsis thaliana* // *New Phytol.* 2008. V. 181. P. 71–78.
82. Satoh-Nagasawa N., Mori M., Nakazawa N., Kawamoto T., Nagato Y., Sakurai K., Takahashi H., Watanabe A., Akagi H. Mutation in rice (*Oryza sativa*) heavy metal ATPase2 (OsHMA2) restrict the translocation of zinc and cadmium // *Plant Cell Physiol.* 2012. V. 53, N 1. P. 213–224.
83. Mills R.F., Peaston K.A., Runions J., Williams L.E. HvHMA2, a P1B-ATPase from barley, is highly conserved among cereals and functions in Zn and Cd transport // *PLoS ONE.* 2012. V. 7: e42640. doi 10.1371/journal.pone.0042640
84. Tan J., Wang J., Chai T., Zhang Y., Feng S., Li Y., Zhao H., Liu H., Chai X. Functional analyses of TaHMA2, a P1B-type ATPase in wheat // *Plant Biotechnol. J.* 2013. V. 11. P. 420–431.
85. Yamaji N., Xia J., Mitani-Ueno N., Yokosho K., Feng Ma J. Preferential delivery of zinc to developing tissues in rice is mediated by P-type heavy metal ATPase OsHMA2 // *Plant Physiol.* 2013. V. 162. P. 927–939.
86. Harris N.S., Taylor G.J. Cadmium uptake and translocation in seedlings of near isogenic lines of durum wheat that differ in grain cadmium accumulation // *BMC Plant Biol* 2004. 4:4.doi: 10.1186/1471-2229-4-4
87. Cakmak I., Welch R.M., Hart J., Norvell W.A., Oztürk L., Kochian L.V. Uptake and retranslocation of leaf-applied cadmium (¹⁰⁹Cd) in diploid, tetraploid and hexaploid wheats // *J. Exp. Bot.* 2000. V. 51, N 343. P. 221–226.
88. Harris N.S., Taylor G.J. Remobilization of cadmium in maturing shoots of near isogenic lines of durum wheat that differ in grains cadmium accumulation // *J. Exp. Bot.* 2001. V. 52, N 360. P. 1473–1481.
89. Page V., Feller U. Selective transport of zinc, manganese, nickel, cobalt and cadmium in the root system and transfer to the leaves in young wheat plants // *Ann. Bot.* 2005. V. 96. P. 425–434.
90. Bauer P., Hell R. Translocation of iron in plant tissues // *Iron nutrients in plants and rhizospheric microorganisms* / Eds. L.L. Barton, J. Abadia. Netherlands: Springer. 2006. P. 279–288.
91. Shah K., Dubey R.S. Cadmium elevates level of protein, amino acids and alters activity of proteolytic enzymes in germinating rice seeds // *Acta Physiol. Plant.* 1998. V. 20, N. 2. P. 189–196.
92. Chen F., Wu F., Dong J., Vincze E., Zhang G., Wang F., Huang Y., Wei K. Cadmium translocation and accumulation in developing barley grains // *Planta.* 2007. V. 227. P. 223–232.

93. Tanaka K., Fujimaki S., Fujiwara T., Yoneyama T., Hayashi H. Quantitative estimation of the contribution of the phloem in cadmium transport to grains in rice plants (*Oryza sativa* L.) // *Soil Sci. Plant Nutr.* 2007. V. 53. P. 72–77.
94. Van Belleghem F., Cuypers A., Semane B., Smeets K., Vangronsveld J., d'Haen J., Valcke R. Subcellular localization of cadmium in roots and leaves of *Arabidopsis thaliana* // *New Phytol.* 2007. V. 173. P. 495–508.
95. Curie C., Cassin G., Couch D., Divol F., Higuchi K., Le M., Misson J., Schikora A., Czernic P., Mari S. Metal movement within the plant: contribution of nicotianamine and yellow sprite 1-like transporters // *Ann. Bot.* 2009. V. 103. P. 1–11. 3
96. Klatte M., Schuler M., Wirtz M., Fink-Straube C., Hell R., Bauer P. The analysis of *Arabidopsis* nicotianamine synthase mutants reveals functions for nicotianamine in seed iron loading and iron deficiency responses // *Plant Physiol.* 2009. V. 150. P. 257–271.
97. Le Jean M., Schikora A., Mari S., Briat J.F., Curie C. A loss-of-function mutation in *AtYSL1* reveals its role in iron and nicotianamine seed loading // *Plant J.* 2005. V. 44. P. 769–782.
98. Schaaf G., Schikora A., Haberle J., Vert G., Ludewig U., Brait J.F., Curie C., von Wirén N. A putative function for *Arabidopsis* Fe-phytosiderophore transporter homolog *AtYSL2* in Fe and Zn homeostasis // *Plant Cell Physiol.* 2005. V. 46. P. 762–774.
99. Baker A.J.M. Accumulators and excluders strategies in the response of plants to heavy metals // *J. Plant Nutr.* 1981. V. 3, N 1/4. P. 643–654.
100. Antosiewicz D.M. Adaptation of plants to an environment polluted with heavy metals // *Acta Soc. Bot. Pol.* 1992. V. 61. P. 281–299.
101. Покровская С.Ф. Регулирование поведения свинца и кадмия в системе почва- растение. М.: Наука, 1995. 51 с.
102. Davis B.E., White H.M. Trace elements in vegetables grown on soil contaminated by base metal mining // *J. Plant. Nutr.* 1981. V. 3, № 3-4. P. 387–396.
103. Dunbar K.R., McLaughlin M.J., Reid R.J. The uptake and partitioning of cadmium in two cultivars of potato (*Solanum tuberosum* L.) // *J. Exp. Bot.* 2003. V. 54, N 381. P. 349–354.
104. Choudhary M., Bailey L.D., Grant C.A. Effect of zinc on cadmium concentration in the tissue of durum wheat // *Can. J. Plant Sci.* 1994. V. 74. P. 549–552. 305
105. Yang S., Liang S., Yi L., Xu B., Cao J., Guo Y., Zhou Y. Heavy metal accumulation and phytostabilization potential of dominant plant species growing on manganese mine tailings // *Frontiers Environ. Sci. Eng.* 2014. V.8, N 3. P. 394–404.
106. Ильин В.Б., Степанова М.Д. О фоновом содержании тяжелых металлов в растениях // *Известия СО АН СССР. Сер. Биол. наук.* 1981. Вып. 1, № 5. С. 26–32.

107. Grant C.A., Buckley W.T., Bailey L.D., Selles F. Cadmium accumulation in crops // *Can. J. Plant Sci.* 1998. V. 78. P. 1–17.
108. Guo B., Liang Y.C., Zhu Y.G., Zhao F.J. Role of salicylic acid in alleviating oxidative damage in rice roots (*Oryza sativa*) subjected to cadmium stress // *Environ. Pollut.* 2007. V. 147. P. 743–749.
109. Hart J.J., Welch R.M., Norvell W.A., Sullivan L.A., Kochian L.V. Characterization of cadmium binding, uptake and translocation in intact seedlings of bread and durum wheat cultivars // *Plant Physiol.* 1998. V. 116. P. 1413–1420.
110. Шевякова Н.И., Нетренина И.А., Аронова Е.Е., Кузнецов Вл. В. Распределение Cd и Fe в растениях *Mesembryanthemum crystallinum* при адаптации к Cd-стрессу // *Физиология растений.* 2003. Т. 50, № 5. С. 756–763.
111. Ильин В.Б. Тяжелые металлы и неметаллы в системе почва-растение. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. 220 с.
112. Moral R., Palacios G., Gomez I., Navarro-Pedreno J., Mataix J. Distribution and accumulation heavy metals (Cd, Ni and Cr) in tomato plant // *Eresenius Environ. Bull.* 1994. V. 3. P. 395–399.
113. Greger M., Löfstedt M. Comparison of uptake and distribution of cadmium in different cultivars of bread and durum wheat // *Crop. Sci.* 2004. V. 44. P. 501–507.
114. Серегин И.В., Иванов В.Б. Гистохимические методы изучения распределения кадмия и свинца в растениях // *Физиология растений.* 1997а. Т. 44, № 6. С. 915–921.
115. Серегин И.В. Распределение тяжелых металлов в растениях и их действие на рост: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва, 2009. 53 с
116. Серегин И.В. Фитохелатины и их роль в детоксикации кадмия у высших растений // *Успехи. биол. наук.* 2001. Т. 41. 283–300.
117. Wójcik M., Tukiendorf A. Cadmium uptake, localization and detoxification in *Zea mays* // *Biol. Plant.* 2005. V. 49, N 2. P. 237–245.
118. Нестерова А.Н. Действие тяжелых металлов на корни растений. 1. Поступление свинца, кадмия и цинка в корни, локализация металлов и механизмы устойчивости растений // *Биол. науки.* 1989. № 9. С. 72–86.
119. Серегин И.В., Иванов В.Б. Является ли барьерная функция эндодермы единственной причиной устойчивости ветвления корней к солям тяжелых металлов? // *Физиология растений.* 1997б. Т. 44, № 6. С. 922–925.
120. Brune A., Urbach W., Dietz K.-J. Compartmentation and transport of zinc in barley primary leaves as basic mechanisms involved in zinc tolerance // *Plant Cell Environ.* 1994. V. 17. P. 153–162.
121. Brune A., Urbach W., Dietz K.-J. Differential toxicity of heavy metals is partly related to a loss of preferential extraplasmatic compartmentation: A comparison of Cd-, Mo-, Ni-, and Zn-stress // *New Phytol.* 1995. V.129. P. 403–409.
122. Krupa Z., Öquist G., Huner N.P.A. The effect of cadmium on photosynthesis of *Phaseolus vulgaris* – a fluorescence analysis // *Physiol. Plant.* 1993. V. 88. P. 626–630. 324

123. Thomas R.M., Singh V.P. Reduction of cadmium-induced inhibition of chlorophyll and carotenoid accumulation in *Cucumis sativus* L. by uniconazole (S. 3307) // *Photosynthetica*. 1996. V. 32. P. 145–148.
124. Рудакова Э.В., Каракис К.Д., Сидоршина Т.Н. Роль клеточных оболочек растений в поглощении и накоплении ионов металлов // *Физиология и биохимия культ. растений*. 1988. Т. 20, № 1. С. 3–11.
125. Lozano-Rodríguez E., Hernández L.E., Bonay P., Carpena-Ruiz R.O. Distribution of cadmium in shoot and root tissues of maize and pea plants: physiological disturbances // *J. Exp. Bot.* 1997. V. 48. P. 123–128.
126. Ramos I., Esteban E., Lucena J.J., Gárate A. Cadmium uptake and subcellular distribution in plants *Latuca* sp. Cd–Mn interaction // *Plant Sci*. 2002. V. 162. P. 761–767.
127. Navari-Izzo F., Quartacci M.C. Phytoremediation of metals // *Minerva Siotech*. 2001. V. 13. P. 73–83.
128. Salt D. Responses and adaptations of plants to metal stress // *Molecular analysis of plant adaptation to the environment* / Eds. M.J. Hawkesford, P. Buchner. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2001. P. 159–179.
129. Choi Y.-E., Hadara E., Wada M., Tsudow H., Morita Y., Kusano T., Sano H. Detoxification of cadmium in tobacco plants: formation and active excretion of crystals containing cadmium and calcium through trichomes // *Planta*. 2001. V. 213. P. 45–50.
130. Carrier P., Baryla A., Havaux M. Cadmium distribution and microlocalization in oilseed rape plants (*Brassica napus*) after long-term grown on cadmium-contaminated soil // *Planta*. 2003. V. 216. P. 939–950.
131. Clemens S. Molecular mechanisms of plant metal tolerance and homeostasis // *Planta*. 2001. V. 212. P. 475–486.
132. Vassilev A. Physiological and agroecological aspects of cadmium interactions with barley plants: an overview // *J. Central Eur. Agric*. 2002. V. 4, N 1. P. 65–74.
133. Иванов В.Б., Быстрова Е.И., Серегин И.В. Сравнение влияния тяжелых металлов на рост корня в связи с проблемой специфичности и избирательности их действия // *Физиология растений*. 2003. Т. 50. № 3. С. 445–454.
134. Серегин И.В., Кожевникова А.Д. Физиологическая роль никеля и его токсическое действие на высшие растения // *Физиология растений*. 2006. Т. 53, № 2. С. 285–308.
135. Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В. Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2014. 194 с.
136. Башмаков Д.И., Лукаткин А.С. Эколого-физиологические аспекты аккумуляции и распределения тяжелых металлов у высших растений. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2009. 236 с.
137. Yang X., Chu C. Towards understanding plant response to heavy metal stress // *Abiotic stress in plants – mechanisms and adaptations* / Eds. A.K. Shanker, B. Venkateswarlu. Intech: Janeza Trdine 9. 2011. P. 59–78.

138. Гришко В.Н., Сыщиков Д.В. Функционирование глутатионзависимой антиоксидантной системы и устойчивость растений при действии тяжелых металлов и фтора. Киев: Наук. думка, 2012. 238 с.
139. Ali G., Srivastava P.S., Iqbal M. Influence of cadmium and zinc on growth and photosynthesis of *Vasopa monniera* L. cultivated in vitro // *Biol. Plant.* 2000. V. 43. P. 599–601.
140. Khudsar T., Mahmooduzzafar, Iqbal M., Sairam R.K. Zinc-induced changes in morpho-physiological and biochemical parameters in *Artemisia annua* // *Biol. Plant.* 2004. V. 48, N 2. P. 255–260.
141. Яблоков А.В. Россия: здоровье природы и людей. М.: Галерея-принт, 2007. 224 с.
142. Алексеев Ю.В. Тяжелые металлы в агроландшафте. СПб.: ПИЯФ РАН, 2008. 216 с.
143. Bazzaz F.A., Carlson R.W., Rolf G.S. The effect of heavy metals on plants // *Environ. pollut.* 1974a. V. 7. P. 241–250.
144. Ковда В.А., Золотарева Б.И., Скрипниченко И.И. О биологической реакции растений на тяжелые металлы в среде. Докл. АН СССР. 1979. Вып. 247, № 3. С. 766–768.
145. Первунина Р.И., Зырин Н.Г. Влияние кадмия на рост и развитие ячменя // *Загрязнение атмосферы, почвы и растительного покрова.* М.: Гидрометеоиздат, 1980. С. 79–85.
146. Алексеева-Попова Н.В. Клеточно-молекулярные механизмы металлоустойчивости растений (обзор) // *Устойчивость к тяжелым металлам дикорастущих видов.* Л.: Наука, 1991. С. 5–15.
147. Breskle S.W. Growth under stress: heavy metals // *Plant root the hidden half.* Marsel Deccer., 1991. P. 351–373.
148. Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2007. 170 с.
149. Иванов В.Б., Быстрова Е.И., Серегин И.В. Сравнение влияния тяжелых металлов на рост корня в связи с проблемой специфичности и избирательности их действия // *Физиология растений.* 2003. Т. 50. № 3. С. 445–454.
150. Демченко Н.П., Калимова И.Б., Демченко К.Н. Влияние никеля на рост, пролиферацию и дифференциацию клеток корневой меристемы проростков *Triticum aestivum* // *Физиология растений.* 2005. Т. 52, № 2. С. 250–258.
151. Мельничук Ю.П. Влияние ионов кадмия на клеточное деление и рост растений. Киев: Наукова думка, 1990. 148 с.
152. Гуральчук Ж.З. Механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам // *Физиология и биохимия культ. растений.* 1994. Т. 26, № 2. С. 107–117.

153. Sanità di Toppi L., Meharg A.A. Metal(loid) homeostasis, detoxification and tolerance in plants and lichens: advances in understanding mechanisms // *Environ. Exp. Bot.* 2011. V. 72, N 1. P. 1–2.
154. Медведев С.С. Физиология растений. СПб: Изд-во СПб ун-та, 2004. 336 с.
155. Powell M.J., Davies M.S., Francis D. The influence of Zinc on the cell cycle in the root meristem of a zinc-tolerant and a non-tolerant cultivar of *Festuca rubra* L. // *New Phytol.* 1986. V. 102. P. 419–428.
156. Ваулина Э.Н., Аникиева И.Д., Коган И.Г. Влияние ионов кадмия на деление клеток корневой меристемы *Crepis capillaries* (L.) Wallr. // *Цитология и генетика.* 1978. Т. 12, № 6. С. 497–502.
157. Довгалюк А.И., Калиняк Т.Б., Блюм Я.Б. Цитогенетические эффекты солей токсичных металлов в клетках апикальной меристемы корней проростков *Allium cepa* L. // *Цитология и генетика.* 2001. Т. 35, № 2. С. 3–10.
158. Lee S.H., Ashan N., Lee K.W., Kim D.H., Lee D.G., Kwak S.S., Kwon S.Y., Kim T.H., Lee B.H. Simultaneous overexpression of both CuZn superoxide dismutase and ascorbate peroxidase in transgenic tall fescue plants confers increased tolerance to a wide range of abiotic stress // *J. Plant Physiol.* 2007. V. 164. P. 1628–1638.
159. Burzyński M., Migocka M., Kłobus G. Cu and Cd transport in cucumber (*Cucumis sativus* L.) root plasma membranes // *Plant Sci.* 2005. V. 168. P. 1609–1614.
160. Poschenrieder C., Barceló J. Water relation in heavy metals stressed plants. // *Heavy metal stress in plants: from molecules to ecosystems* / Eds. M.N.V. Prasad, J. Hagemeyer. Heidelberg: Springer-Verlag, 1999. P. 207–230.
161. Tamas L., Vočová B., Huttová J., Mistrík I., Ollé M. Cadmium-induced inhibition of apoplasmic ascorbate oxidase in barley roots // *J. Plant Growth Regul.* 2006. V. 48. P. 41–49. 349
162. Sharma S.S., Dietz K.J. The relationship between metal toxicity and cellular redox imbalance // *Trends Plant Sci.* 2009. V. 14. P. 43–50.
163. Лянгузова И.В. Влияние никеля и меди на прорастание семян и формирование проростков черники // *Физиология растений.* 1999. Т. 46, № 3. С. 500–502.
164. Холодова В.П., Волков К.С., Кузнецов Вл. В. Адаптация к высоким концентрациям солей меди и цинка растений хрустальной травки и возможность их использования в целях фиторемедиации // *Физиология растений.* 2005. Т. 52, № 6. С. 848–858.
165. Sharma P., Dubey R.S. Lead toxicity in plants // *Braz. J. Plant Physiol.* 2005. V. 17, N. 1. P. 35–52.
166. Елькина Г.Я. Кадмий в агроландшафтах республики Коми и его фитотоксичность // *Экологические проблемы отраслей народного хозяйства.* Пенза, 2006. С. 13–16.
167. Wierzbicka M., Obidzińska J. The effect of lead on seed imbibition and germination in different plant species // *Plant Sci.* 1998. V. 137, N 2. P. 155–171.

168. Бессонова В.П. Клеточный анализ роста корней *Lathyrus odoratus* L. при действии тяжелых металлов // Цитология и генетика. 1991. Т. 25, № 5. С. 18–22.
169. Лапиров А.Г., Микрякова Т.Ф. Влияние меди на формирование проростков час- тухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 3. С. 340–346.
170. Titov A.F., Talanova V.V., Voeva N.P. Growth responses of barley and wheat seedlings to lead and cadmium // Biol. Plant. 1996. V. 38, N 3. P. 431–436.
171. Punz W.F., Sieghardt H. The response of roots of herbaceous plant species to heavy metals // Environ. Exp. Bot. 1993. V. 33. P. 85–98.
172. Denny H.J., Wilkins D.A. Zinc tolerance in *Betula* spp. I. Effect of external concentration of zinc on growth and uptake // New Phytol. 1987. V. 106. P. 517–524. 308
173. Barconi D., Bernardini G., Santucci A. Linking protein oxidation to environmental pollutants: redox proteome approaches // J. Proteomics. 2011. V. 74, N. 11. P. 2324–2337.
174. Скрипниченко И.И., Золотарева Б.Н. Оценка токсического действия тяжелых металлов (свинца) на растения овса // Агрехимия. 1981. № 1. С. 103–109.
175. Таланова В.В., Таланов А.В., Титов А.Ф. Влияние свинца на фотосинтез и транспирацию растений огурца // Физиологические и молекулярно-генетические аспекты сохранения биоразнообразия. 2005. Вологда. С. 166.
176. Khurana N., Singh M.V., Chatterjee C. Copper stress alters physiology and deteriorates seed quality of rapeseed // J. Plant. Nutr. 2006. V.29, N 1. P. 93–101
177. Kosobrukhov A., Knyazeva I., Mudrik V. *Plantago* major plants responses to increase content of lead in soil: Growth and photosynthesis // J. Plant Growth Regul. 2004. V. 42. P. 145–151.
178. Veselov D., Kudoyarova G., Symonyan M., Veselov St. Effect of cadmium on ion uptake, transpiration and cytokinin content in wheat seedlings // Bulg. J. Plant Physiol. 2003. Special issue. P. 353–359.
179. Vassilev A., Lidon F., Scotti P., Da Graca M., Yordanov I. Cadmium-induced changes in chloroplast lipids and photosystem activities in barley plants // Biol. Plant. 2004. V. 48, N 1. P. 153–156.
180. Benavides M.P., Gallego S.M., Tomaro M. Cadmium toxicity in plants // Braz. J. Plant Physiol. 2005. V. 17. P. 21–34. 301
181. Pavlovkin J., Luxová M., Mistríková I., Mistrík I. Short- and long-term effects of cadmium on transmembrane electric potential (E_m) in maize roots // Biol. Bratislava. 2006. V. 61, N 1. P. 109–114. 338
182. Song W.Y., Choi K.S., Kim D.Y., Geisler M., Park J., Vincenzetti V., Schellenberg M., Kim S.H., Lim Y.P., Noh E.W., Martinoia E. Arabidopsis PCR2 is a zinc exporter involved in both zinc extrusion and long-distance zinc transport // Plant Cell. 2010. V. 22, N 7. P. 2237–2252.

183. Степанюк В.В. Влияние соединений кадмия на урожай и элементный состав сельскохозяйственных растений // *Агрохимия*. 1998. № 6. С. 74–79. С. 214–224.
184. Мельничук Ю.П., Лишко А.К. Влияние ионов кадмия на деление клеток меристемы корней кукурузы // *Физиология и биохимия культ. растений*. 1991. Т. 23, № 3. С. 291–293.
185. Li S., Yang W., Yang T., Chen Y., Ni W. Effects of cadmium stress on leaf chlorophyll fluorescence and photosynthesis of *Elsholtzia argyi* – a cadmium accumulating plant // *Int. J. Phytoremediation*. 2015. V. 17 (1-6). P. 85–92. DOI: 10.1080/15226514.2013.828020.
186. Ищенко Г.С., Бутник А.С. Фитотоксичность кобальта и кадмия и накопление их в основных сельскохозяйственных культурах Средней Азии // *Агрохимия*. 1991. № 6. С. 65–69. 282
187. Гончарук Е.А., Калашникова Е.А., Шевелуха В.С. Воздействие кадмия на морфофизиологические реакции различных генотипов льна-долгунца в условиях *in vitro* и *in vivo* // *Изв. Тимирязевской с.-х. академии. Сер. биол.* 2000. Вып. 2. С. 288–294.
188. Шевелуха В.С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе. М.: Колос, 1992. 593 с.
189. Ильин В.Б., Гармаш Г.А., Гармаш Н.Ю. Влияние тяжелых металлов на рост, развитие и урожайность сельскохозяйственных культур // *Агрохимия*. 1985. № 6. С. 90–100.
190. Vassilev A., Berova M., Zlatev Z. Influence of Cd²⁺ on growth, chlorophyll content, and water relations in young barley plants // *Biol. Plant*. 1998a. V. 41, N 4. P. 601–606.
- 191. 512. М-МВИ-80-2008** Методика выполнения измерений массовой доли элементов в пробах почв, грунтов и донных отложениях методами атомно-эмиссионной и атомно-абсорбционной спектроскопии.
- 192. 513. МУК 4.1.991-2000** Методика выполнения измерений массовой доли меди и цинка в пищевых продуктах и продовольственном сырье.
- 193. 514. МУК 4.1.986-2000** Методика выполнения измерений массовой доли свинца и кадмия в пищевых продуктах и продовольственном сырье.
194. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. - М: Агропромиздат, 2012. - 349 с.
195. Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур / под. ред. С.О. Скокбаева. - Алматы, 2002. - 378 с.
196. Чурсина Е.В. Действие цинка, кадмия и свинца на продуктивность различных сортов яровой пшеницы в зависимости от уровня азотного питания при применении регуляторов роста: дис... канд. биол. наук. – Москва, 2012. – 56с .

197. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений как самостоятельная научная дисциплина. – Краснодар: Просвещение-Юг, 2010. – С. 485.
198. Кадыров М.А., Лужинский А.Н., Кислекова А. Н. Современные технологии производства растениеводческой продукции в Беларуси. – Мн.: ИВЦ Минфина, 2005. – 161с.
199. Долгалев М.П., Крючков А.Г. Зависимость урожайности сортов яровой мягкой пшеницы от хозяйственно-ценных биологических признаков // Вестник ОГУ. – 2003. – № 31. – С. 74-79.
200. Молчан И.М. Селекционно-генетические аспекты снижения содержания экотоксикантов в растениеводческой продукции // Сельскохозяйственная биология. - 1996. - № 1. -С. 55-66.
201. Zadoks J.C., Chang T.T., Konzak C.F. A decimal code for growth stages of cereals // Weed Res. – 1974. – Vol. 14 – P. 415-421.
202. Herbek J. and Lee Ch. Growth and Development, in book “Comprehensive Guide to Wheat Management in Kentucky”. – Kentucky Small Grain Growers’ Association, 2009. – С. 6-12.
203. Гайфуллин Р.Р. Особенности формирования урожая и приемы повышения зимостойкости растений озимой пшеницы в условиях республики Башкортостан: автореф. дис... канд. с/х наук. – Уфа, 2000. – 24 с.
204. Губанов Я.В., Иванов Н.Н. Озимая пшеница. – М.: Агропромиздат, 1988. – 303 с.
205. Методические рекомендации и нормативные материалы для разработки адаптивно-ландшафтных систем земледелия юга Средней Сибири // РАСХН, Сиб. отд-ние, НИИ аграрных проблем Хакасии. – Абакан, 2003. – 110 с.
206. Машанов Р.П., Антонов И.С. Технология возделывания озимой пшеницы и тритикале на зерно в Хакасии: рекомендации. – Россельхозакадемия, Сиб. отд-ние, НИИ аграрных проблем Хакасии. – Абакан, 1996. – 17 с.
207. Чекалин Н.М Тищенко В.Н. Генетические основы адаптивной селекции озимой пшеницы в зоне лесостепи. Монография. – Полтава, 2005. – 243 с.
208. Белоус И.В., Нехай О.И. Оценка сортов яровой мягкой пшеницы элементом структуры урожайности // Технологические аспекты возделывания сельскохозяйственных культур. Сборник статей по материалам V Международной научно-практической конференции, посвященной 95-летию заслуженного агронома БССР, почетного профессора БГСХА А.М. Богомолова (г. Горки, 19–20 февраля 2015 г.). – Горки БГСХА, 2015. – С. 20-23.
209. Прохоренко Н.Б. Изменчивость морфологических параметров вегетативной сферы в популяциях яровой пшеницы фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века // Материалы

всероссийской конференции (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Часть 6: Экологическая физиология и биохимия растений. Интродукция растений. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. – С. 93-96.