

УДК 633.16:581.132.1.04'05

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ (H.VULGARE L., H.DISTICNON L.), ВЫРАЩЕННЫХ В СРЕДЕ С КАДМИЕМ*

А.ВАСИЛЕВ, В.КЕРИН, И.ЙОРДАНОВ

(Кафедра физиологии растений ВСИ, Пловдив, Институт физиологии растений, София, Болгария)

Рассматриваются состояние и функциональная активность фотосинтетического аппарата растений ячменя, выращенных в среде с кадмием. Охарактеризовано влияние кадмия на содержание пигментов пластид, световые реакции фотосинтеза и скорость интегрального фотосинтетического процесса у двух сортов ячменя, относящихся к разным видам и обладающих разной чувствительностью к тяжелому металлу.

Тяжелые металлы являются основным компонентом всеобщего экологического загрязнения. Влияние, которое они оказывают на процесс фотосинтеза, является объектом тщательного изучения. Кадмий — это один из тяжелых металлов с наиболее сильно выраженным воздействием на рост растений. Под его действием уменьшается количество и площадь листьев, появляются призна-

ки хлороза, уменьшается накопление фитомассы [5, 6].

Влияние кадмия на фотосинтетический процесс, как правило, исследовалось на изолированных хлоропластах и срезанных листьях. Лишь в немногих случаях кадмий вносили в питательный раствор [2].

Результаты, полученные в модельных опытах *in vitro*, часто не соответствуют данным, получен-

* Работа выполнена в рамках сотрудничества и обмена опытом.

ным в экспериментах с интактными растениями. В основном это связано с разным физиологическим состоянием хлоропластов, определяемым содержанием тяжелого металла, продолжительностью контакта растения с ним, балансом ионов и др. [11].

Установлено заметное уменьшение содержания пигментов пластид [1, 12, 15] под влиянием кадмия, но в то же время приводятся данные и о его повышении в расчете на единицу площади листьев [6, 18].

Считается, что кадмий ингибирует кислородвыделяющую систему [8, 9], реакционный центр ФС II [10] и электронный поток вокруг ФС I [16]. Однако имеются сведения об отсутствии его ингибирующего влияния на фотохимические реакции [20].

Данные о воздействии кадмия на интенсивность фотосинтеза тоже имеют противоречивый характер: отмечены как его торможение, так и стимулирование [6, 11] в зависимости от примененных концентраций.

При определении действительного нарушения процесса фотосинтеза, вызванного кадмием, Говинджи рекомендует изучать реакцию целого растения [2].

Цель настоящего исследования — охарактеризовать реакцию фотосинтетического аппарата двух сортов ячменя на вызванные кадмием умеренный и сильный стрессы.

Методика

Объектом исследования служили два сорта озимого ячменя — Обзор и Хемус, относящихся со-

ответственно к видам *Hordeum distichon* L. и *Hordeum vulgare* L. Зерно сорта Обзор используется в пивоваренной промышленности, сорта Хемус — на корм скоту.

Растения выращивались в климатической камере при интенсивности освещения $120 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$, фотопериоде — 14 ч свет и 10 ч темнота, температурах $22 \pm 2^\circ$ днем и $18 \pm 2^\circ\text{C}$ ночью. Семена прорастали в течение 2 сут в чашках Петри при температуре 25°C в термостате. Затем проростки переносили в сосуды, содержащие $1/2$ нормы питательного раствора Кноппа с добавлением микроэлементов по Хогланду. Одновременно с ними к раствору прибавляли кадмий в виде $3\text{CdSO}_4 \cdot 8\text{H}_2\text{O}$ в концентрации 3 и 6 мг/л. Сосуды аэрировали 3 раза в день и доливали до метки дистиллированной водой. Таким образом, контакт растений с кадмием длился 12 сут.

На 15-й день опыта были определены показатели, характеризующие состояние и функциональную активность фотосинтетического аппарата.

Площадь листьев определяли электронным измерителем площади NEO-2 (Болгария), концентрацию аккумуляированного кадмия — на эмиссионном спектрометре ICP (Германия), содержание пластидных пигментов, экстрагированных 85% раствором ацетона, — на спектрофотометре Spescol 11 с последующим вычислением по формуле Мас Kinney [13], скорость интегрального процесса фотосинтеза — радиометрическим методом по Йорданову и др. (1969). Концентрация CO_2 в

камере — 0,25 об%, экспозиция — 30 мин, интенсивность освещения — 250—300 мкЕ · м² · с⁻¹.

Характеристика индукционной кинетики флуоресценции хлорофилла была получена с помощью измерительной системы РАМ (H.Walz, Германия) после 3-минутной темновой адаптации дисков из анализированных листьев. Интенсивность измерительного света 0,75, действующего света — 3000 мкЕ · м² · с⁻¹.

Полученные результаты подвергались статистической обработке с помощью дисперсионного анализа [3].

Состояние фотосинтетического потенциала растений

Из табл.1 видно, что под влиянием умеренного и сильного стрессов (соответственно концентрации кадмия 3 и 6 мг/л) существенно снизился фотосинтетический потенциал. При высокой концентрации кадмия площадь листьев на одно растение у сортов Обзор и Хемус была соответственно на 46 и 36% меньше, чем в контроле. В то же время наблюдалось, особенно у сорта Обзор, увеличение массы листьев в расчете на 1 см² их площади, что свидетельствует о нарушении ростовых процессов.

Т а б л и ц а 1

Характеристика состояния фотосинтетического аппарата двух сортов ячменя

Концентрация Cd, мг/л	Поверхность листьев, см ² /раст	%	Масса листьев на 1 см ² их площади, мг	%	Содержание Cd, мг/кг
<i>Сорт Обзор</i>					
0	18,2±0,7	100	1,684±0,038	100	0,2
3	12,1±0,7**	67	2,037±0,069**	121	58,05
6	9,9±0,9***	54	2,082±0,108	124	94,13
<i>Сорт Хемус</i>					
0	15,6±0,9	100	1,606±0,145	100	0,2
3	11,7±0,3**	75	1,706±0,059	107	77,28
6	10,0±0,7**	64	1,800±0,123	112	188,12

** P=1%; *** P=0,1%.

Содержание кадмия в листьях обработанных растений было высоким, при этом большая аккумуляция

тяжелого металла наблюдалась у сорта Хемус.

Симптомы специфического кад-

миевого стресса, за исключением некротирования верхушек первичных листьев, сравнительно слабо выражены.

Содержание пластидных пигментов

Вызванные кадмием умеренный и сильный стрессы оказывали влияние, хотя и не очень сильное, на содержание пластидных пигментов в расчете на единицу площади листьев (табл.2): у сорта Обзор наблюдалась слабая тенденция к его повышению, у сорта Хемус — к понижению, но

различия статистически недостоверны. Следовательно, примененные нами концентрации тяжелого металла не вызывают существенных изменений в значении этого показателя у 15-дневных растений.

Содержание пигментов в расчете на единицу сухой массы уменьшается под влиянием кадмия, при этом наблюдается сходство в силе ингибирующего эффекта на обоих сортах. Снижение содержания отдельных пигментов при сильном металлическом стрессе достигает 20%.

Т а б л и ц а 2

Содержание пигментов пластид у двух сортов ячменя в расчете на единицу площади листьев (мг/дм²) и на единицу сухой массы (мг/г)

Концентрация Cd, мг/л	Хлорофилл <i>a</i>	%	Хлорофилл <i>b</i>	%	Каротиноиды	%
<i>В расчете на единицу площади листьев</i>						
<i>Сорт Обзор</i>						
0	1,28±0,08	100	0,72±0,04	100	0,54±0,08	100
3	1,38±0,04	108	0,76±0,04	101	0,55±0,04	100
6	1,29±0,05	101	0,68±0,06	95	0,53±0,04	99
<i>Сорт Хемус</i>						
0	1,26±0,06	100	0,71±0,02	100	0,49±0,03	100
3	1,21±0,09	96	0,67±0,05	94	0,51±0,08	104
6	1,13±0,07	89	0,66±0,03	92	0,45±0,06	90
<i>В расчете на единицу сухой массы</i>						
<i>Сорт Обзор</i>						
0	7,60	100	4,26	100	3,20	100
3	6,79	89	3,74	88	2,70	85
6	6,20	83	3,27	77	2,55	80
<i>Сорт Хемус</i>						
0	7,86	100	4,41	100	3,07	100
3	7,08	90	3,90	89	3,01	98
6	6,27	80	3,64	83	2,47	80

Функциональная активность фотосинтетического аппарата

Данные табл. 3 свидетельствуют о существовании разных тенденций в изменении скорости

интегрального фотосинтетического процесса у обоих сортов: уменьшение — у сорта Обзор, увеличение — у сорта Хемус.

Т а б л и ц а 3

Интенсивность фотосинтеза (определялась радиометрическим методом по включению ^{14}C) и флуоресцентная характеристика фотосинтетического аппарата растений двух сортов

Концентрация Cd, мг/л	Интенсивность фотосинтеза		Отношение F/F_{\max}
	мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$	%	
<i>Сорт Обзор</i>			
0	9,1±0,5	100	0,82±0,02
3	7,4±0,8	82	—
6	8,1±1,5	89	0,81±0,01
<i>Сорт Хемус</i>			
0	11,6±2,0	100	0,81±0,04
3	13,2±2,8	110	—
6	14,1±2,2	118	0,76±0,15

Для выяснения влияния различных концентраций кадмия на функциональную активность фотосинтеза были проведены флуоресцентные исследования. Они характеризуют в основном состояние ФС II, являющейся одним из наиболее чувствительных к любому виду стресса звеньев фотосинтетической электронтранспортной цепи.

В табл.3 приведены значения наиболее часто используемого для этой цели параметра F/F_{\max} , т.е. отношения переменной флуоресценции к максимальной. Из них следует, что сильный стресс (6 мг Cd на 1 л) не вызывает в исследованный нами период значимых изменений данного параметра.

Обсуждение

Масса 1000 семян выше у пивоваренного сорта Обзор и, вероятно, в связи с этим у него выше скорость начального роста. Поэтому о степени нарушения ростовых процессов под действием кадмия нельзя судить только на основании данных о редукации фотосинтетического потенциала.

Повышение массы листьев в расчете на единицу их площади у обработанных кадмием растений отмечено несколькими авторами [6, 7]. Исследователи [7] связывают это с увеличением количества мелких клеток и небольшим межклеточным пространством в результате снижения потенциала тургорного давления

и эластичности клеточных стенок. Указанный показатель более достоверно отражает степень нарушения роста листьев. Повышение его значения выражено слабее у сорта Хемус. Следовательно, данный сорт менее чувствителен к кадмиевому стрессу, чем сорт Обзор.

Содержание кадмия в листьях обработанных растений высокое, что свидетельствует о его быстрой транслокации в надземные органы. Более высокая степень аккумуляции тяжелого металла в органах сорта Хемус показывает, что нет прямой корреляции между содержанием кадмия и его ингибирующим эффектом, и подтверждает мнение о его меньшей чувствительности к кадмиевому стрессу. Скорее всего толерантность к кадмию у этого сорта связана с более эффективными механизмами детоксикации металла (например, связывающие кадмий пептидные комплексы — CdBPs-Cd-binding peptides) [14].

Снижение содержания пигментов пластид под влиянием кадмия связано, по мнению Стоварта и др.[19], с нарушением биосинтеза 5 α -аминолевулиновой кислоты и протохлорофилдвосстанавливающего комплекса. Наши данные о содержании пигментов на единицу сухой массы подтверждают это (табл.2), а разное влияние кадмия на содержание пигментов в расчете на единицу площади листьев у исследованных сортов можно объяснить неодинаковой степенью повышения массы листьев на единицу их площади (табл.1).

Существование разных тенден-

ций в изменении интенсивности фотосинтеза у обоих сортов (табл.3), вероятно, является следствием разной степени нарушения донорно-акцепторных отношений в процессе роста растений. Меньшая редукция фотосинтетического аппарата у сорта Хемус скорее всего связана с его повышенной аттрагирующей способностью. Увеличенную скорость фотосинтеза у этого сорта можно рассматривать как реакцию, направленную на преодоление стресса и обеспечение энергии для дальнейшего роста.

Считается, что у хорошо работающего фотосинтетического аппарата отношение F/F_{max} находится в границах 0,6-0,8. Согласно результатам, приведенным в табл.3, за исследованный период не произошло существенных нарушений в световых реакциях фотосинтеза у обоих сортов.

В заключение можно сказать, что под влиянием токсических концентраций кадмия в питательном растворе в течение 12 дней в значительной степени редуцируется фотосинтетический потенциал растений ячменя и уменьшается содержание пигментов пластид в расчете на единицу сухой массы. При этом кадмий оказывает сравнительно слабое неблагоприятное влияние на функциональную активность фотосинтетического аппарата. На этом фоне более толерантным к кадмиевому стрессу оказался сорт Хемус.

В гораздо большей степени неблагоприятное влияние умеренного и сильного кадмиевого стрессов наблюдалось нами (данные

еще не опубликованы) по отношению к росту и накоплению свежей и сухой биомассы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Весонова В.П., Плюто К.Б. Изменения в содержании пластидных пигментов некоторых растений в условиях промышленных производств. Днепр. гос. ун-т, 1989. — 2. Говинджи и др. Фотосинтез 2. М.: Мир, 1987. — 3. Запрянов З., Маринков Е. Опитно дело с биометрия, 1978. — 4. Йорданов И., Попов К., Чичев П. Използване на йонизиращите лъчтения и изотопите в биологията и селското стопанство, БАН, 1969. — 5. Каменова-Юхименко С.М., Меракчийска-Николова М.Г. Промени в някои физиологични параметри под действие на кадмий при бял бор. — Физ на раст., 1987, XIII, 2, 75—81. — 6. Меракчийска М.Г., Йорданов И. Влияние на някои тежки метали върху растежа, съдържанието на пигменти и фотосин. активност на фасулеви растения / III нац. конф. по Ботаника, БАН, 1983, 848—853. — 7. Barcelo J., Vazdduet M., Poschenriede Ch. — New Phytol., 1988, vol. 108, p. 37—49. — 8. Baszynski T. — Acta Sol. Bot. Polonial,

1986, vol. 55, № 2, p. 291—304. — 9. Baszynski T., Wajda L., Krol M. et al. — Physiol. Plant., 1980, vol. 48, p. 365—370. — 10. Becerril J.M., Rueda A., Tejo P., Murua C. — Plant. Physiol. Biochem., 1988, vol. 26(3), p. 357—363. — 11. Clijsters H., Assche F.V. — Phot. Research., 1985, vol. 7, p. 31—40. — 12. Krupa Z., Skolzynska E., Maksymiec W., Baszynski T. — Photosynthetica, 1987, vol. 21, p. 156—164. — 13. Mac Kinney. — J. Biol. Chem., 1941, vol. 140, p. 315—322. — 14. Regina Lange, Wagner G. — Plant Physiol., 1990, vol. 92, p. 1086—1093. — 15. Singh A. — Photosynthetica, 1988, vol.1, p. 125—126. — 16. Siedleska A., Baszynski T. — Phys. plantarum., 1993, vol. 87, p. 199—202. — 17. Skorzynska E., Urbanic-Sypniewska T., Russa R., Baszynski T. — J. Plant Physiol., 1991, vol. 138, p. 454—459. — 18. Stiborova M., Hromadkova R., Leblova S. — Biologia, 1986, vol. 41, p. 1221—1228. — 19. Stobart A., Griffiths W., Ameen I., Sherwood R. — Physiol. Plant., 1985, vol. 63, p. 293—298. — 20. Weigel H.Y. — J. Plant Physiol., 1985, vol. 119, p. 179—189.

Статья поступила 25 марта
1994 г.

SUMMARY

The effect of various Cd levels (3 and 6 mg l⁻¹) on the state and photosynthetic rate of two barley cultivars — Obzor (*H.distichon* L.) and Hemus (*H.vulgare* L.) was studied.

It was found that Cd inhibited formation of the leaf area and decreased the content of plastide pigments (mg · gDW⁻¹).

Under these conditions the influence of Cd on the photosynthetic rate was not expressed very strongly.