

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ КАДМИЯ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КАЛИЯ, КАЛЬЦИЯ, МАГНИЯ И АККУМУЛЯЦИЮ ОКСАЛАТА В РАСТЕНИЯХ *AMARANTHUS CRUENTUS* L.

© 2018 г. Н. Г. Осмоловская*, Ву Вьет Зунг, З. К. Кудряшева, Л. Н. Кучаева, Н. Ф. Попова

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования
“Санкт-Петербургский государственный университет”, Санкт-Петербург

Поступила в редакцию 29.03.2017 г.

Исследовано влияние кадмия в концентрациях 1 и 10 мкМ на прирост биомассы, аккумуляцию элементов минерального питания (калия, кальция, магния) и пулы щавелевой кислоты в органах растительного амаранта метельчатого (*Amaranthus cruentus* L.) в условиях водной культуры. Установлено, что в испытанных концентрациях кадмий не оказывал выраженного повреждающего действия на растения амаранта, что отчасти было связано с его преимущественной аккумуляцией на уровне корней и минимизацией переноса в ювенильные листья. Продемонстрировано, что в сублетальных концентрациях кадмий провоцировал ростовую реакцию в надземных органах амаранта, выразившуюся в стимуляции роста ювенильных розеточных листьев при одновременном торможении ростовых процессов в зрелых листьях. Полученные результаты обсуждаются с позиции обусловленности ростового ответа растений на действие кадмия метаболическим откликом, функциональным проявлением которого явилась интенсификация углеродного обмена и увеличение содержания водонерастворимого оксалата в листьях амаранта. Одновременно наблюдаемое увеличение концентраций Ca^{2+} и Mg^{2+} в ювенильных и зрелых листьях амаранта рассматривается как дополнительное свидетельство в пользу ускорения темпов онтогенеза листа под влиянием сублетальных доз кадмия.

Ключевые слова: *Amaranthus cruentus* – кадмий – устойчивость – зрелый и ювенильный лист – калий – кальций – магний – оксалат – метаболический отклик

DOI: 10.7868/S0015330318040061

ВВЕДЕНИЕ

Кадмий (Cd) является одним из наиболее опасных загрязнителей среды и занимает особое место в ряду тяжелых металлов ввиду его высокой подвижности в системе почва–растение и легкости передвижения по пищевым цепям [1]. В литературе имеются свидетельства его множественного повреждающего действия на растительный организм, что проявляется в торможении роста и нарушении физиологических и биохимических процессов, включая фотосинтез и дыхание, водный обмен и минеральное питание растений [1, 2]. Работы, посвященные действию кадмия на минеральный обмен растений, немногочисленны, а представленные в них данные весьма противоречивы. Значительная часть исследований свидетельствует о снижении под влиянием Cd содержания основных элементов

минерального питания, таких как K, Ca, Mg, в корнях и побегах растений [3–6]. Некоторые авторы, напротив, сообщают об увеличении содержания этих элементов в растениях при наличии кадмия в среде [7]. Так, выраженная стимуляция кадмием поглощения и переноса Mg и Ca в побег отмечена у Zn/Cd гипераккумулятора *Thlaspi caerulescens* [8], тогда как у негипераккумулятора *Artemisia aucheri* возрастание аккумуляции Mg, K и P в побеге под влиянием Cd наблюдали только при использовании низких концентраций [9]. Согласно Jang с соавт. [10], степень снижения притока Ca и Mg и их транспорта в побег в присутствии Cd сильно зависела от вида растения и концентрации металла в среде, однако объяснения механизмов этих различий в литературе отсутствуют.

Среди растений, проявляющих устойчивость к действию таких тяжелых металлов, как Ni [11, 12] и Cd [13], несомненный интерес представляет амарант. С одной стороны, он позиционируется как ценная пищевая и кормовая культура, с другой – используется для фиторемедиации загрязненной тяжелыми металлами среды [12, 14–16]. Однако

*Адрес для корреспонденции: Осмоловская Наталья Глебовна. 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9. Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра физиологии и биохимии растений. Электронная почта: n.osmolovskaya@spbu.ru; natalia_osm@mail.ru

данные, полученные в экспериментах, выполненных на разных видах амаранта, неоднозначны. Так, в отношении растений амаранта хвостатого (*Amaranthus caudatus* L.) была установлена способность к накоплению значительных количеств кадмия в надземных органах без выраженных симптомов токсичности при выращивании на почве с содержанием Cd до 10 мг/кг [14], однако при более высоких уровнях Cd (50–250 мг/кг) растения этого вида проявляли повышенную Cd-чувствительность [17]. С другой стороны, скрининг 23 сортов амаранта трехцветного (*A. mangostanus* L.) при их выращивании в присутствии Cd в концентрации 5–25 мг/кг выявил высокую устойчивость к кадмию только у шести из испытанных сортов [13].

Ранее нами было показано, что растения *A. cruentus* характеризуются высоким содержанием в листьях элементов минерального питания, а также растворимого и нерастворимого оксалата, играющего принципиальную роль в процессах формирования ионного гомеостаза в листьях амаранта на разных этапах их онтогенеза [18]. В последнее время отмечается рост интереса к феномену аккумуляции в растениях органических кислот, сопряженный с изучением возможности их участия в процессах детоксикации ионов тяжелых металлов [1], а также в развитии стресс-индуцированного метаболического отклика в органах растений [11]. Учитывая важность поддержания внутреннего ионного гомеостаза для обеспечения устойчивости растительного организма к действию стрессовых факторов [4, 9], вопрос формирования ионного состава растений амаранта и участия в нем оксалата как значимого метаболита в условиях воздействия кадмия представляется весьма актуальным.

Цель работы – исследование влияния сублетальных концентраций кадмия в питательной среде на аккумуляцию калия, кальция, магния и содержание оксалата в зрелых и ювенильных органах растений амаранта метельчатого.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом нашего исследования явились растения амаранта метельчатого, семена которого были получены из коллекции отдела овощных культур Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР). Семена стерилизовали в течение 20 мин в 3% растворе H_2O_2 , промывали 3 раза в дистиллированной воде и проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой, при температуре 25 ± 1 °C. Проростки в возрасте 7 суток высаживали в контейнеры с кварцевым песком и перемешали в теплицу с поддержанием следующих условий культивирования: 16 ч свет (24 ± 1 °C) / 8 ч темнота (18 ± 1 °C) при относительной влажности 70–75%.

Освещенность на уровне верхнего листа составляла 250 мкмоль фотонов $m^{-2} \text{сек}^{-1}$.

Для полива растений использовали питательный раствор следующего состава (ммоль/л): $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O - 2.5$; $MgSO_4 \cdot 7H_2O - 2.5$; $KCl - 4.0$; $NaCl - 1.0$; $KH_2PO_4 - 0.8$; $K_2HPO_4 - 0.1$; $Fe-ЭДТА - 0.09$; $MnSO_4 \cdot 5H_2O - 0.007$; $ZnSO_4 \cdot 7H_2O - 0.0007$; $CuSO_4 \cdot 5H_2O - 0.0008$. В этом растворе катионы K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} и анионы NO_3^- , Cl^- , SO_4^{2-} содержались в эквивалентных концентрациях (5 мг-экв/л), а PO_4^{3-} и Na^+ – в концентрации 1 мг-экв/л. В течение первых 7 суток проростки поливали питательным раствором, разбавленным в 5 раз, в течение последующих 7 суток – раствором, разбавленным в 2 раза. В возрасте 2 недель растения переводили на полив полным питательным раствором, в возрасте 3 недель их пересаживали в условия водной культуры, в сосуды объемом 3 л, заполненные питательным раствором полного состава. Каждый вариант опыта включал 3 сосуда, по 3 растения на сосуд. Растворы в сосудах постоянно аэрировали и обновляли каждые 7 суток. Величину pH растворов контролировали ежедневно и поддерживали на уровне 5.8 ± 0.1 . Опыт по воздействию Cd выполняли на 6-недельных растениях, имевших по 6 настоящих листьев и находящихся в стадии активной вегетации. В качестве источника Cd использовали $3CdSO_4 \times 8H_2O$ в концентрациях 0 (контроль), 1 и 10 мкМ. Продолжительность воздействия кадмия на растения – 7 суток. Все опыты проводили в 3-кратной повторности. По окончании опыта растения разделяли на органы – корни, стебель главного побега, зрелые листья, стебель розетки (продолжение стебля главного побега) и листья розетки (ювенильные). Корни в течение 5 мин отмывали последовательно в 0.1 мМ растворе $CaCl_2$ и в дистиллированной воде для удаления Cd, адсорбированного на их поверхности. Сырую биомассу органов оценивали традиционным гравиметрическим методом. Далее растительный материал фиксировали при 105 °C в течение 1 ч и высушивали при 70 °C в течение 24 ч до абсолютно сухого веса.

Для анализа содержания Cd и минеральных катионов сухой растительный материал измельчали до порошкообразного состояния, отобранные пробы озоляли смесью концентрированных азотной и хлорной кислот в объемном отношении $HNO_3 : HClO_4 = 4 : 1$ при 160 °C. Анализы выполняли в Образовательном ресурсном центре по направлению химия СПбГУ. Содержание кадмия в полученных пробах определяли на атомно-абсорбционном спектрометре AA-7000 (“SHIMADZU”, Япония). Содержание калия, кальция и магния определяли на оптическом эмиссионном спектрометре с индуктивно-связанной плазмой ICPE-9000 (“SHIMADZU”, Япония). Содержание водо- и кислоторастворимой форм шавелевой кислоты определяли в сухом материале путем экстракции шавелевой кислоты, соот-

ветственно, водой или 1 N HCl (1: 100) и титрования оксалатов в кислой среде с использованием метода перманганатометрии [18]. Все данные получены в трех биологических (три сосуда по три растения в каждом) и трех аналитических повторностях. В таблице и на рисунках приведены средние арифметические трех биологических повторностей и их стандартные отклонения. Достоверность различий между средними значениями оценивали с учетом *t*-критерия Стьюдента при $p \leq 0.05$. Полученные данные обрабатывали статистически с использованием программы Excel XP Professional.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние кадмия на прирост биомассы и накопление кадмия в органах растений амаранта. В ходе эксперимента не обнаружено выраженных визуальных симптомов повреждающего действия кадмия на растения амаранта. В то же время выявлено торможение формирования сырой биомассы растений при внесении в питательные растворы CdSO_4 . Биомасса корней уменьшалась по сравнению с контролем при концентрациях Cd 1 и 10 мкМ, соответственно, на 16.9 и 18.5%, главного стебля – на 12.8 и 21.8%, зрелых листьев – на 21.5 и 33.9% (рис. 1а). В розеточной части побега, напротив, отмечали достоверное увеличение биомассы ювенильных листьев под влиянием кадмия: на 38.7% при концентрации Cd 1 мкМ и на 30.6% при концентрации 10 мкМ.

Формирование сухой биомассы растений под воздействием кадмия также в целом тормозилось. Однако достоверное снижение (–12%) прироста биомассы корня и стебля относительно контроля отмечали только при внесении Cd в наибольшей концентрации (10 мкМ) (рис. 1б). Накопление сухого вещества в зрелых листьях под влиянием кадмия снижалось практически в той же степени, что и прирост их сырой биомассы: на 18.9 и 32.4% в зависимости от концентрации кадмия в среде (1 и 10 мкМ, соответственно) (рис. 1б). В то же время в отношении ювенильных листьев наблюдали существенное возрастание их сухой биомассы (+38%), особенно при минимальной концентрации Cd (1 мкМ). При максимальной концентрации Cd (10 мкМ) этот прирост по сравнению с контрольными растениями был несколько меньше (+21%) (рис. 1б).

Анализ содержания кадмия в растительном материале показал его значительное поступление в растения, при этом в наибольших концентрациях Cd накапливался в корнях амаранта. Как видно из данных, приведенных на рис. 2, при низкой концентрации Cd в среде (1 мкМ) его содержание в корнях составляло 76.9 мкг/г сухой биомассы, тогда как при высокой концентрации (10 мкМ) оно

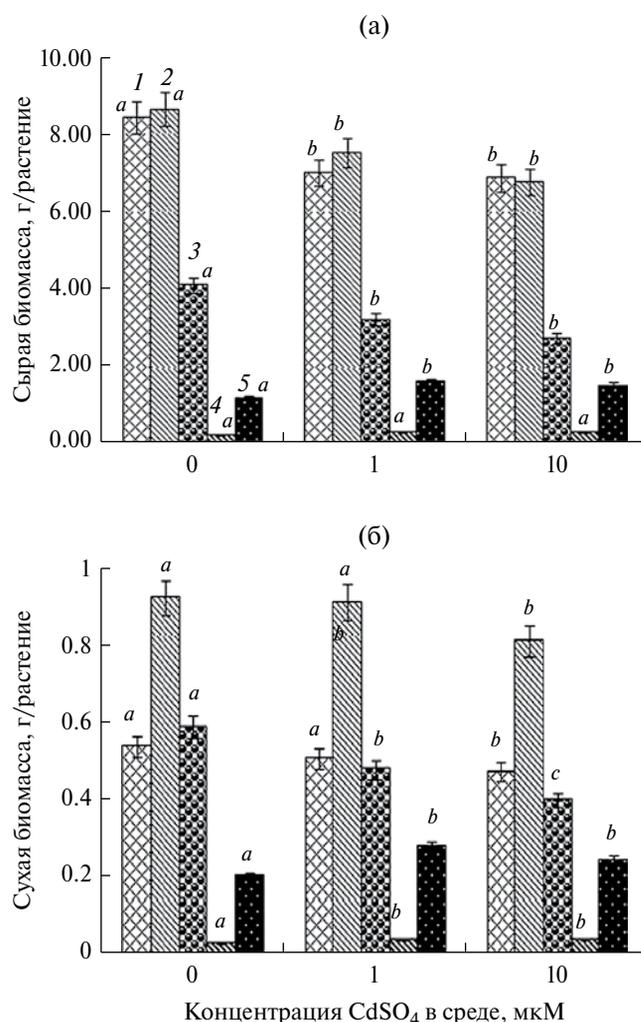


Рис. 1. Влияние CdSO_4 в различных концентрациях на прирост сырой (а) и сухой (б) биомассы органов растений амаранта. Данные представлены как средние значения со стандартной ошибкой. 1 – корни, 2 – стебли, 3 – зрелые листья, 4 – стебли розетки, 5 – листья розетки (ювенильные). Латинскими буквами *b* и *c* обозначены достоверные различия с контрольным вариантом (а) при $p \leq 0.05$.

было в 4.3 раза больше. Накопление кадмия отмечено и в надземных органах амаранта, однако на фоне 1 мкМ Cd в среде концентрация этого металла в надземных органах была существенно ниже, чем в корнях. С увеличением концентрации кадмия в среде (с 1 до 10 мкМ) наблюдали достоверное увеличение концентрации этого металла в органах побега: в стебле – в 8–10 раз, а в зрелых и ювенильных листьях – в 5.6 и 8.5 раза, соответственно.

В зависимости от концентрации Cd в среде, корни амаранта аккумулировали от 68.5 (1 мкМ Cd) до 57.2% (10 мкМ Cd) кадмия от его общего содержания в растениях. При этом в надземную часть растений транспортировалось от 31.5 (1 мкМ Cd)

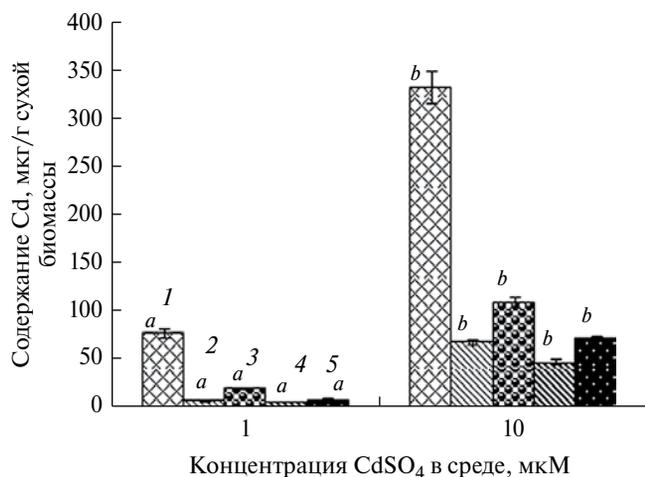


Рис. 2. Влияние CdSO_4 в различных концентрациях на содержание кадмия в корнях и надземных органах растений амаранта. Данные представлены как средние значения со стандартной ошибкой. 1 – корни, 2 – стебли, 3 – зрелые листья, 4 – стебли розетки, 5 – листья розетки (ювенильные). Латинскими буквами b и c обозначены достоверные различия с контрольным вариантом (a) при $p \leq 0.05$.

до 42.8% (10 мкМ Cd) поглощенного кадмия (таблица). Основное количество Cd, перенесенного в побег амаранта, накапливалось в стеблях и зрелых листьях: при концентрации кадмия в среде 10 мкМ эти органы содержали, соответственно, 20.1 и 15.8% Cd от его общего количества в растении. При этом количество кадмия, аккумулированного розеточными листьями, не превышало 6.3% от его общего содержания в растениях, что свидетельствует о достаточно эффективной работе механизмов, ограничивающих перенос Cd в ювенильные органы амаранта. Следует отметить, что на уровне побега наибольшую аккумуляцию кадмия регистрировали в зрелых листьях, где его концентрация на фоне 10 мкМ Cd достигала своих максимальных значений: 109.4 мкг/г сухой биомассы (рис. 2). В целом же при обеих концентрациях Cd в среде накопление этого металла в органах амаранта изменялось в следующей последо-

вательности: корень > зрелые листья и стебель > розетка (таблица).

Влияние кадмия на содержание элементов минерального питания в растениях амаранта. Внесение Cd в питательную среду отражалось на накоплении ионов K^+ , Ca^{2+} и Mg^{2+} в органах амаранта. Под влиянием кадмия происходило достоверное снижение (на 22–25%) концентрации калия в корнях амаранта (рис. 3а). В надземных органах концентрации калия в присутствии Cd (1 мкМ) практически не менялись, при этом концентрации калия в зрелых и ювенильных листьях были практически одинаковыми. При наибольшей концентрации Cd в среде (10 мкМ) достоверное возрастание содержания калия наблюдали в главном стебле (+21.5%) и в ювенильных листьях розетки (+25%), тогда как в зрелых листьях содержание калия оставалось неизменным по сравнению с контрольными растениями (рис. 3а).

В отличие от калия, содержание кальция в корнях растений достоверно не менялось под воздействием кадмия, тогда как в стебле и листьях концентрация кальция в сухой биомассе с увеличением дозы Cd в среде возрастала (рис. 3б). Согласно полученным данным, зрелые листья контрольных растений амаранта характеризовались наиболее высокими показателями аккумуляции кальция: 1360 мкг-экв/г сухой биомассы, что в 3.2 раза превышало содержание этого металла в ювенильных листьях (рис. 3б). Внесение Cd в минимальной концентрации привело к незначительному, но достоверному приросту концентрации Са в зрелых листьях при отсутствии значимого эффекта в ювенильных листьях (рис. 3б). Увеличение дозы кадмия до 10 мкМ не приводило к дальнейшему повышению содержания Са в зрелых листьях, в то время как в ювенильных листьях розетки содержание кальция возрастало на 44% по сравнению с контролем.

Магний, как и кальций, в наибольших концентрациях накапливался в зрелых листьях амаранта. У контрольных растений в этих органах содер-

Влияние CdSO_4 в различных концентрациях на содержание кадмия в корнях и надземных органах растений амаранта (мкг/орган, % от суммарного содержания Cd в целом растении)

Вариант	Корни		Стебли		Листья зрелые		Стебли розетки		Листья розетки (ювенильные)	
	мкг	%	мкг	%	мкг	%	мкг	%	мкг	%
1	38.76 ± 1.35	68.5	5.99 ± 0.23	10.6	9.32 ± 0.65	16.5	0.22 ± 0.02	0.3	2.31 ± 0.11	4.1
10	156.59 ± 4.47	57.2	55.01 ± 2.09	20.1	43.33 ± 1.56	15.8	1.63 ± 0.08	0.6	17.15 ± 0.85	6.3

Примечание. Данные представлены как средние значения ± стандартная ошибка. Все значения достоверно различаются при $p \leq 0.05$.

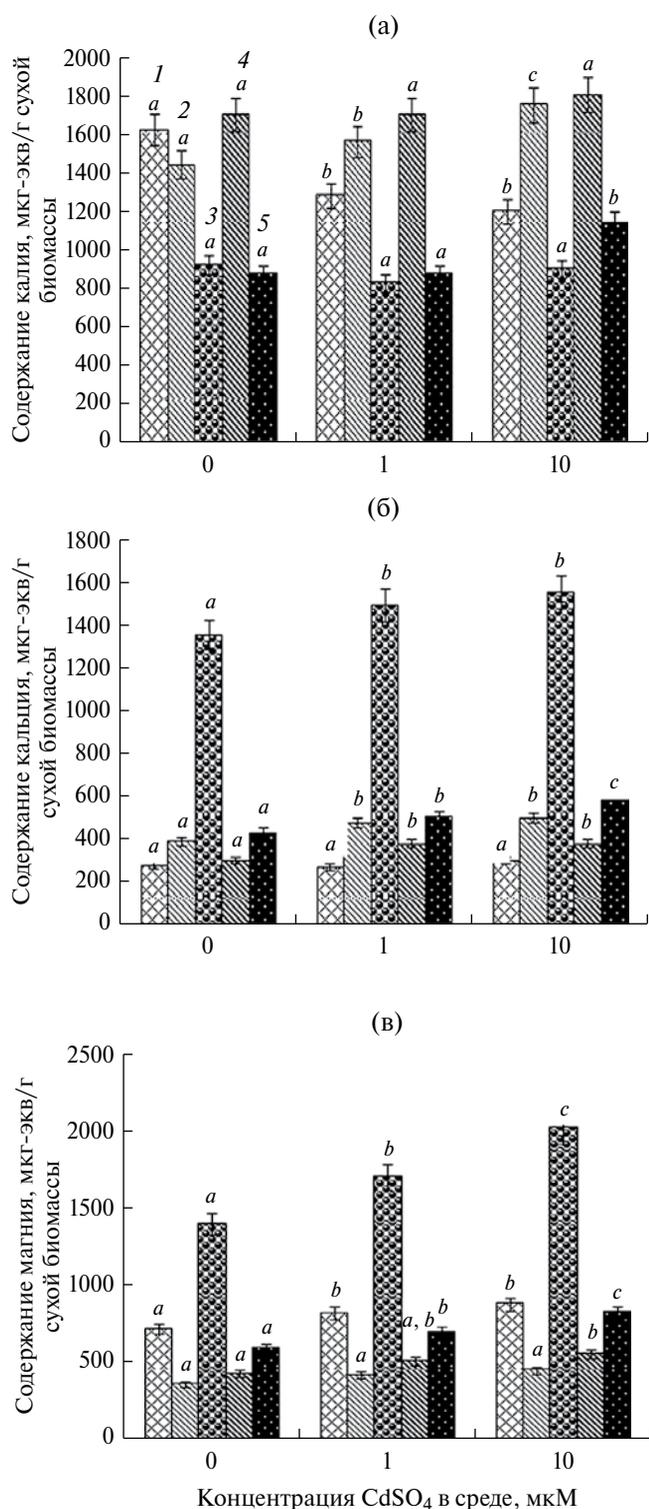


Рис. 3. Влияние CdSO_4 в различных концентрациях на содержание калия (а), кальция (б) и магния (в) в корнях и надземных органах амаранта. Данные представлены как средние значения со стандартной ошибкой. 1 – корни, 2 – стебли, 3 – зрелые листья, 4 – стебли розетки, 5 – листья розетки (ювенильные). Латинскими буквами *b* и *c* обозначены достоверные различия с контрольным вариантом (а) при $p \leq 0.05$.

жание магния было практически эквивалентным содержанию кальция (1400 мкг-экв/г сухой биомассы). В то же время в ювенильных листьях концентрация магния была в 2.4 раза меньше, чем концентрация кальция (рис. 3в). При внесении Cd в среду концентрация магния достоверно возрастала во всех органах амаранта, за исключением стебля. С повышением дозы Cd наблюдаемый эффект усиливался (рис. 3в). Согласно полученным данным, прирост содержания Mg в корнях под воздействием Cd составил 17% (1 мкМ Cd) и 25% (10 мкМ Cd). В зрелых и ювенильных листьях аккумуляция Mg происходила еще интенсивнее. При минимальной концентрации Cd в среде аккумуляция магния возрастала в 1.2 раза, а при максимальной концентрации – в 1.4 раза по сравнению с соответствующими контролями.

Влияние кадмия на содержание оксалата в растениях амаранта. Выявлено наличие оксалата во всех органах амаранта, однако содержание в них водорастворимой и водонерастворимой форм этой кислоты существенно различалось. Максимальное содержание обеих форм оксалата отмечено в зрелых листьях растений, при этом в контрольных растениях нерастворимая форма оксалата преобладала над растворимой в соотношении 1.25: 1.00 (рис. 4). При экспонировании растений на среде с CdSO_4 происходило уменьшение пулов водорастворимого оксалата и увеличение пулов водонерастворимого оксалата в органах растений. Так, в корнях амаранта, где практически весь оксалат в контроле был представлен водорастворимой формой, внесение Cd в концентрациях 1 и 10 мкМ способствовало снижению содержания этой кислоты, соответственно на 17 и 22% (рис. 4а). При максимальной концентрации Cd одновременно формировался относительно небольшой по величине пул нерастворимого оксалата (рис. 4б). В наибольшей степени содержание двух форм оксалата изменялось под влиянием кадмия в зрелых листьях амаранта, особенно на фоне максимальной дозы кадмия (10 мкМ) в среде. В этом случае отмечено достоверное уменьшение пула водорастворимого оксалата (–21.3%) и увеличение его водонерастворимого пула (+23.7%) по сравнению с соответствующими контролями (рис. 4а, 4б). В результате в зрелых листьях амаранта наблюдали двукратное превышение содержания нерастворимого оксалата над растворимым. Аналогичную, но менее выраженную тенденцию наблюдали и в ювенильных листьях, где достоверное увеличение пула нерастворимого оксалата отмечено на фоне 10 мкМ Cd, а соотношение водонерастворимого и водорастворимого пулов возрастало с 0.67 (в контроле) до 0.94 (10 мкМ Cd).

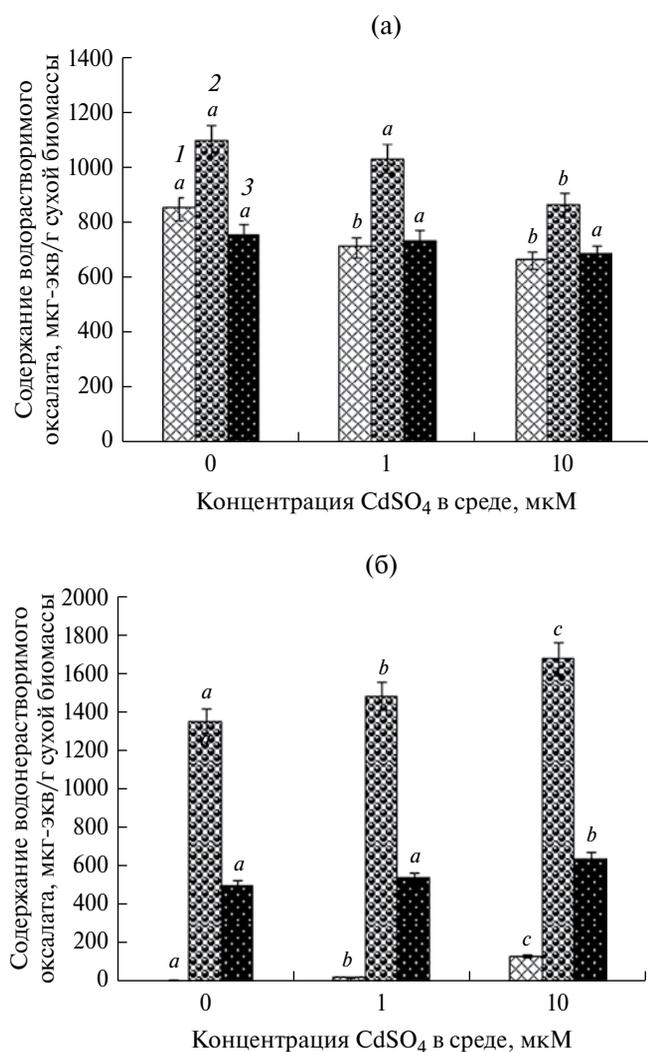


Рис. 4. Влияние CdSO_4 в различных концентрациях на содержание водорастворимой (а) и водонерастворимой (б) форм оксалата в органах растений амаранта. Данные представлены как средние значения со стандартной ошибкой. 1 – корни, 2 – зрелые листья, 3 – ювенильные листья. Латинскими буквами b и c обозначены достоверные различия с контрольным вариантом (а) при $p \leq 0.05$

ОБСУЖДЕНИЕ

Как следует из результатов проведенного исследования, 6-недельные растения *A. cruentus*, произраставшие в течение 7 суток в условиях водной культуры в присутствии кадмия, характеризовались относительно высокой устойчивостью к кадмию в среде. Растения не обнаруживали визуальных симптомов Cd-токсичности, хотя аккумулировали этот металл в значительных количествах, причем как в корнях, так и в зрелых и ювенильных листьях (рис. 2). Сведения относительно аккумуляции кадмия в растениях амаранта и их устойчивости к избытку этого металла крайне неоднозначны. По некоторым данным

содержание кадмия в листьях амаранта: *A. mangostanus* [13], *A. caudatus* [14] и *A. tricolor* L. [15], может достигать 100–260 мкг/г без внешних симптомов Cd-токсичности. Эти результаты позволили авторам охарактеризовать амарант как гипераккумулятор кадмия. В других исследованиях, напротив, отмечают высокую чувствительность *A. caudatus* к избытку кадмия [17], а также низкую способность этого растения к переносу Cd из корней в побег [16]. Соответственно, механизмы адаптации амаранта к воздействию Cd и других металлов могут быть отнесены, по мнению этих авторов, к стратегии эксклюдера [16, 19]. По нашим данным, *A. cruentus* характеризовался аналогичной стратегией адаптации. Действительно, основное количество поглощенного кадмия (от 57 до 68% в зависимости от дозы Cd) накапливалось в корнях амаранта (таблица), возможно, вследствие преимущественного связывания этого металла апопластом клеток корней [20, 21].

Индекс прироста биомассы – один из индикаторов устойчивости растений к действию стрессовых факторов [1, 11]. По нашим данным, прирост сырой биомассы подавлялся в целом сильнее, чем прирост сухой биомассы растений амаранта, что может свидетельствовать о снижении под воздействием кадмия уровня оводненности растений и согласуется с существующими представлениями [1, 2]. Согласно нашим результатам, вызываемое кадмием снижение прироста сухой биомассы побегов амаранта было обусловлено исключительно торможением роста стебля и зрелых листьев, а не розеточной части побега, прирост которой под воздействием кадмия лишь возрастал (рис. 16). Эффект торможения роста побегов амаранта был наибольшим при максимальной концентрации в среде Cd (10 мкМ), что в целом не противоречит результатам исследований других авторов [13, 17]. Примеров стимулирующего действия кадмия на рост ювенильных органов растений мы не обнаружили. Вместе с тем есть сообщения об ускорении кадмием темпов бутонизации и инициации раннего цветения у растений [22]. С другой стороны, кадмий способен индуцировать симптомы преждевременного старения листьев растений, что предположительно обусловлено развитием окислительного стресса и/или стимуляцией синтеза этилена [23, 24]. Роль активных форм кислорода, в частности H_2O_2 , и этилена как сигнальных молекул в условиях стрессового воздействия тяжелых металлов, активно обсуждается в современной литературе [24, 25]. Наши данные позволяют предположить, что Cd в сублетальных концентрациях может инициировать процессы созревания в ювенильных акцепторных листьях и ускорять старение зрелых донорных листьев.

Одним из условий, определяющих устойчивое функционирование растений в норме и при адаптации к стрессу, является гомеостатирование параметров внутренней среды, в том числе параметров

ионного гомеостаза [18]. Неоднократно отмечалось, что нарушение поглощения и транспорта основных элементов питания под воздействием Cd может быть причиной депрессии роста растений [2, 3, 6], тогда как поддержание гомеостаза K^+ [4] и Mg^{2+}/Ca^{2+} [9] в надземных органах способствует увеличению Cd-толерантности растений. Результаты нашего исследования свидетельствуют о неоднозначном характере действия Cd на содержание калия в органах амаранта. Если в корнях амаранта кадмий вызывал заметное снижение концентрации калия, то в надземных органах растений этот показатель не менялся (на фоне 1 мкМ Cd), либо даже частично возрастал, например, в стебле и ювенильных листьях на фоне 10 мкМ Cd (рис. 3а). Следует отметить, что в вариантах с 10 мкМ Cd прирост концентрации калия в зрелых листьях практически отсутствовал, тогда как в стебле и ювенильных листьях он достигал 21 и 25%, соответственно, в сравнении с соответствующими контролями. Обсуждаются различные механизмы нарушения кадмием гомеостаза калия в корнях растений: 1) уменьшение притока K^+ в корни [3] из-за ингибирования кадмием активности H^+ -АТФазы и/или деполяризации мембран клеток корней [5]; 2) блокирование кадмием проводимости и снижение активности входящих K^+ -каналов в клетках корневых волосков [5]; 3) индукция кадмием выхода калия из клеток корней из-за окислительного повреждения липидного слоя мембран и увеличения их проницаемости [1]; 4) прямая стимуляция кадмием активности K^+ -выходящих (KOR) каналов через генерацию в них конформационных изменений, ведущих к открыванию K^+ -каналов [4]. Значительно реже регистрируют не получившее адекватной интерпретации увеличение под воздействием Cd концентрации K^+ в органах растений [7, 8, 20]. В наших опытах снижение уровня калия в корнях амаранта не только не приводило к дефициту этого катиона в побегах, но и сопровождалось возрастанием его концентрации в стебле и ювенильных листьях на фоне 10 мкМ Cd (рис. 3а). Поэтому можно предположить, что Cd-стресс индуцировал не столько выход калия из корней, сколько мобилизацию этого элемента питания из запасных вакуолярных пулов клеток корней и его перенос в побег. Этот процесс может быть связан с работой адаптивных механизмов, направленных на поддержание гомеостаза K^+ в надземных органах амаранта. Известно, что в загрузке калия в ксилему участвуют SCOR каналы, локализованные в клетках кортекса корней и активируемые деполяризацией [26]. Поэтому нельзя исключать их функциональную роль в усилении переноса калия в розеточную часть побега амаранта в условиях Cd-воздействия.

В отличие от калия, концентрации в корнях амаранта кальция и магния под воздействием Cd не

снижались, а в листьях даже возрастали (рис. 3б, 3в), особенно в листьях розетки. Такое увеличение концентраций кальция и магния происходило на фоне значительного усиления прироста (+40%) листьев розетки, вызываемого привнесением Cd в максимальной концентрации. Эти результаты противостоят ряду литературных данных об ингибировании кадмием притока в растения 2-валентных катионов [5–7, 27]. Эффект ингибирования возможен вследствие конкуренции ионов Cd^{2+} с катионами элементов минерального питания за сайты связывания на переносчиках. В качестве таковых рассматривают как малоселективные катионные транспортеры (LCT), так и катионные каналы (DACC, HACC, VACC) [28]. Наши данные позволяют предположить, что кадмий в концентрациях, не превышавших 10 мкМ, не оказывал ингибирующего действия на поглощение Ca^{2+} и Mg^{2+} корнями амаранта. Скорее всего, кадмий влиял на транспорт и распределение этих элементов минерального питания в надземных органах путем модификации потребностей в этих элементах зрелых и ювенильных листьев в ходе формирования их биомассы. В пользу такого предположения свидетельствует тот факт, что в ювенильных листьях увеличение концентраций двухвалентных катионов относительно контроля происходило при одновременном возрастании сухой биомассы листьев, тогда как в зрелых листьях возрастание концентраций катионов осуществлялось на фоне торможения прироста их биомассы (рис. 1б; 3).

Стимуляцию кадмием аккумуляции Mg и K в побегах *Artemisia aucheri* [9], а также Ca и Mg в надземных органах *Thlaspi caerulescens* интерпретируют как защитную реакцию растений на воздействие Cd-стресса [8], обусловленную индукцией этим металлом проводимости Ca^{2+} -каналов [20]. Возможно также, что эффект повышения содержания Ca^{2+} и Mg^{2+} в листьях амаранта (рис. 3б, 3в) связан с возникновением в листьях растений метаболического отклика на воздействие кадмия, в частности, с увеличением содержания в них нерастворимого оксалата (рис. 4б). Такая корреляция может быть следствием повышения востребованности листьев в соответствующих элементах минерального питания, что необходимо для поддержания в условиях Cd-стресса ионного баланса растительных клеток. Обсуждаемая корреляция прослеживалась как в ювенильных листьях на фоне повышения их биомассы, так и в зрелых листьях на фоне торможения их прироста. Справедливость такого подхода согласуется с ранее установленной нами функциональную ролью оксалата в формировании катионно-анионного состава листьев амаранта в онтогенезе [18] и находит подтверждение в дискутируемых метаболических откликах растений на стрессовое воздействие тяжелых металлов [11, 29, 30]. Природа таких откликов

может быть обусловлена необходимостью вовлечения органических кислот в процессы хелатирования ионов тяжелых металлов в растениях [1, 11]. Этот механизм описан в отношении цитрата в листьях и оксалата в корнях *Amaranthus paniculatus* L. при выращивании растений этого вида в среде с умеренным содержанием никеля [11]. Сообщают также о множественном метаболическом отклике растений на действие кадмия в сублетальных концентрациях, в частности, об аккумуляции ряда основных интермедиатов цикла Кребса. Возникновение такого отклика объясняют увеличением в результате воздействия металлов митохондриальной активности клеток, генерирующей восстановительные эквиваленты, АТФ и углеродные структуры для синтеза аминокислот [29, 30].

В листьях амаранта темпы увеличения под воздействием кадмия концентрации нерастворимого оксалата (рис. 4) превышали темпы аккумуляции кадмия (рис. 2). Поэтому индуцируемое кадмием повышение содержания нерастворимого оксалата в листьях может быть лишь отчасти объяснено вовлечением анионов оксалата в хелатирование этого тяжелого металла. Скорее всего, такое аккумуляирование оксалата связано с перестройкой углеродного метаболизма растений и, по существу, является результатом их метаболического отклика на воздействие Cd-стресса [29]. В этой связи можно предположить, что одновременно наблюдаемое увеличение содержания кальция и магния в листьях амаранта скорее всего обусловлено характером метаболического отклика растений на действие кадмия. Таким образом, в сублетальных концентрациях (1 и 10 мкМ) кадмий инициировал изменения в ростовой реакции надземных органов растений *A. cruentus*. Эти изменения заключались в торможении роста зрелых донорных листьев при одновременной стимуляции роста ювенильных акцепторных листьев, что может свидетельствовать об ускорении темпов онтогенеза растений под воздействием кадмия. Устойчивость растений *A. cruentus* к действию кадмия, по-видимому, обусловлена преимущественным связыванием Cd на уровне корней. Такая адаптивная стратегия весьма характерна для растений-эксклюдеров. В то же время отсутствие визуальных признаков Cd-токсичности у зрелых и ювенильных листьев на фоне аккумуляции в них этого металла может свидетельствовать о возможности функционирования у амаранта механизмов детоксикации кадмия не только на уровне корней, но и побега. Определенную роль в этих механизмах могут играть индуцируемые кадмием изменения в углеродном метаболизме, вызывающие накопление оксалата, что сопровождается усилением участия кальция и магния в поддержании ионного гомеостаза в этих органах. Эти процессы свидетельствуют об ускорении темпов онтогенеза листа

амаранта при наличии в питательной среде кадмия в сублетальных концентрациях, что нашло отражение в ростовой реакции растений амаранта на действие кадмия.

Авторы выражают благодарность сотрудникам Образовательного ресурсного центра по направлению химия СПбГУ Свиридовой Н. В. и Григорьяну В. Н. за помощь в проведении аналитического определения содержания кадмия и минеральных катионов в растительном материале.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Тумов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В.* Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2014. 194 с.
2. *Nazar R., Iqbal N., Masood A., Khan M.I. R., Syeed S., Khan N.A.* Cadmium toxicity in plants and role of mineral nutrients in its alleviation // *American Journal of Plant Sciences*. 2012. V. 3. P. 1476–1489.
3. *Metwally A., Safronova V.I., Belimov A.A., Dietz K.-J.* Genotypic variation of the response to cadmium toxicity in *Pisum sativum* L. // *Journal of Experimental Botany*. 2005. V. 56. P. 167–178.
4. *Liu C.-H., Huang W.-D., Kao C.H.* The decline in potassium concentration is associated with cadmium toxicity of rice seedlings // *Acta Physiol Plant*. 2012 V. 34. P. 495–502.
5. *Li S., Yu J., Zhu M., Zhao F., Luan S.* Cadmium impairs ion homeostasis by altering K⁺ and Ca²⁺ channel activities in rice root hair cells // *Plant, Cell and Environment*. 2012. V. 5. P. 1998–2013.
6. *Huang Y.-Z., Wei K., Yang J., Dai F., Zhang G.-P.* Interaction of salinity and cadmium stresses on mineral nutrients, sodium, and cadmium accumulation in four barley genotypes // *Journal of Zhejiang University*. 2007. V. 8. P. 476–485.
7. *Gonçalves J.F., Antes F.G., Maldaner J., Pereira L.B., Tabaldi L.A., Rauber R., Rossato L.V., Bisognin D.A., Dressler V.L., de Moraes Flores E.M., Nicoloso F.T.* Cadmium and mineral nutrient accumulation in potato plantlets grown under cadmium stress in two different experimental culture conditions // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2009. V. 47. P. 814–821.
8. *Kupper H., Kochian L.V.* Transcriptional regulation of metal transport genes and mineral nutrition during acclimatization to cadmium and zinc in the Cd/Zn hyperaccumulator, *Thlaspi caerulescens* (Ganges population) // *New Phytologist*. 2010. V. 185. P. 114–129.
9. *Vahedi A.* The Absorption and metabolism of heavy metals and mineral matters in the halophyte plant *Artemisia aucheri* // *International Journal of Biology*. 2013. V. 5. P. 63–70.
10. *Jang X., Baligar V.C., Martens D.C., Clark R.B.* Cadmium effects on influx and transport of mineral nutrients in plant species // *Journal of Plant Nutrition*. 1996. V. 19. P. 643–656.

11. Pietrini F., Iori V., Cheremisina A., Shevyakova N.I., Radukina N., Kuznetsov Vladimir V., Zacchini M. Evaluation of nickel tolerance in *Amaranthus paniculatus* L. plants by measuring photosynthesis, oxidative status, antioxidative response and metal-binding molecule content // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2015. V. 22. P. 482–494.
12. Шевякова Н.И., Черемисина А.И., Кузнецов Вл.В. Фиторемедиационный потенциал гибридов рода *Amaranthus*: антагонизм никеля и железа и хелатирующая роль полиаминов // *Физиология растений*. 2011. Т. 58. С. 547–557.
13. Fan H., Zhou W. Screening of *Amaranth* cultivars (*Amaranthus mangostanus* L.) for cadmium hyperaccumulation // *Agricultural Sciences in China*. 2009. V. 8. P. 342–351.
14. Bosiacki M., Kleiber T., Kaczmarek J. Evaluation of suitability of *Amaranthus caudatus* L. and *Ricinus communis* L. in phytoextraction of cadmium and lead from contaminated substrates // *Archives of Environmental Protection*. 2013. V. 39. P. 47–59. doi: 10.2478/aep-2013-0022.
15. Watanabe T., Murata Y., Osaki M. *Amaranthus tricolor* has the potential for phytoremediation of cadmium-contaminated soils // *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. 2009. V. 40. P. 3158–3169.
16. Ko C.-H., Chang F.-C., Wang Y.-N., Chung C.-Y. Extraction of heavy metals from contaminated soil by two *Amaranthus* spp. // *Clean – Soil, Air, Water*. 2014. V. 42. P. 635–640.
17. Chetan A., Ami P. Effects of heavy metals (Cu and Cd) on growth of leafy vegetables – *Spinacia oleracea* and *Amaranthus caudatus* // *International Research Journal of Environment Sciences*. 2015. V. 4. P. 63–69.
18. Осмоловская Н.Г., Кучаева Л.Н., Новак В.А. Роль органических кислот при формировании ионного состава листьев гликофитов в онтогенезе // *Физиология растений*. 2007. Т. 54. С. 381–388.
19. Серегин И.В., Кожевникова А.Д. Роль тканей корня и побега в транспорте и накоплении кадмия, свинца, никеля и стронция // *Физиология растений*. 2008. Т. 55. С. 3–26.
20. de La Rosa G., Martinez-Martinez A., Pelayo H., Peralta-Videa J.R., Sanchez-Salcido B., Gardea-Torresday J.L. Production of low-molecular weight thiols as a response to cadmium uptake by tumbleweed (*Salsola kali*) // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2005. V. 43. P. 491–498.
21. Zhao F.J., Jiang R.F., Dunham S.J., McGrath S.P. Cadmium uptake, translocation and tolerance in the hyperaccumulator *Arabidopsis halleri* // *New Phytologist*. 2006. V. 172. P. 646–654.
22. De Maria S., Puschenreiter M., Rivelli A.R. Cadmium accumulation and physiological response of sunflower plants to Cd during the vegetative growing cycle // *Plant Soil Environ.* 2013. V. 59. P. 254–261.
23. Maksymiec W. Signalling responses in plants to heavy metal stress // *Acta Physiol. Plant.* 2007. V. 29. P. 177–187.
24. Cuypers A., Hendrix S., Amaral dos Reis R., De Smet S., Deckers J., Gielen H., Jozefczak M., Loix C., Vercampt H., Vangronsveld J., Keunen E. Hydrogen peroxide, signaling in disguise during metal phytotoxicity // *Front. Plant Sci.* 2016. 7: 470. doi: 10.3389/fpls.2016.00470
25. Keunen E., Schellingen K., Vangronsveld J., Cuypers A. Ethylene and metal stress: small molecule, big impact // *Front. Plant Sci.* 2016. 7: 23. doi: 10.3389/fpls.2016.00023.
26. Hedrich R. Ion channels in plants // *Physiol Rev.* 2012. V. 92. P. 1777–1811.
27. Siddiqui M.H., Al-Whaibi M.H., Sakran A.M., Basalah M.O., Ali H.M. Effect of calcium and potassium on antioxidant system of *Vicia faba* L. under cadmium stress // *Int. J. Mol. Sci.* 2012. V. 13. P. 6604–6619; doi:10.3390/ijms13066604.
28. Lux A., Martinka M., Vaculik M., White P.J. Root responses to cadmium in the rhizosphere: a review // *Journal of Experimental Botany*. 2011. V. 62. P. 21–37.
29. Xie Y., Hu L., Du Z., Sun X., Amombo E., Fan J., Fu J. Effects of cadmium exposure on growth and metabolic profile of Bermudagrass [*Cynodon dactylon* (L.) Pers.] // *PLoS ONE*. 2014. V. 9(12): e115279. doi:10.1371/journal.pone.0115279.
30. Keunen E., Florez-Sarasa I., Obata T., Jozefczak M., Remans T., Vangronsveld J., Fernie A.R., Cuypers A. Metabolic responses of *Arabidopsis thaliana* roots and leaves to sublethal cadmium exposure are differentially influenced by alternative oxidase1a // *Environ. Exp. Bot.* 2016. V. 124. P. 64–78.