

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

**Государственное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Пермский государственный университет»**

**УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ХИМИЧЕСКОМУ
ЗАГРЯЗНЕНИЮ**

Допущено методическим советом Пермского государственного университета в качестве учебного пособия для студентов биологического факультета, обучающихся по магистерским программам «Физиология растений» и «Физиология и биохимия растений»

Пермь 2010

УДК 581.5:504.5

ББК 20.18я73

У 79

Устойчивость растений к химическому загрязнению

У 79 учеб. пособие / сост. Р.В. Кайгородов; Перм. гос. ун-т. – Пермь, 2010. – 151 с.

ISBN

В учебном пособии обобщены современные данные о химическом загрязнении окружающей среды, приоритетных загрязняющих веществах и их источниках. Приведены общие сведения о нормировании химического загрязнения природы и санитарно-гигиенических требованиях к сельскохозяйственным продуктам растительного происхождения. Основное внимание в пособии уделяется взаимодействию загрязняющих веществ и растений. Рассмотрены данные о механизмах поглощения органических, неорганических и газообразных загрязняющих веществ растениями разных систематических групп и их ответных реакциях на химическое загрязнение. Детально проанализированы механизмы устойчивости растений к неорганическим и органическим загрязняющим веществам на разном уровне организации. Представлены сведения об использовании растений в биомониторинге загрязнения окружающей среды и фитомелиорации загрязненных территорий.

Учебный материал сопровождается контрольными вопросами для самостоятельной проверки знаний по разделам пособия.

Пособие предназначено в качестве основной учебной литературы для студентов, обучающихся по магистерским программам «Физиология растений» и «Физиология и биохимия растений», направления 020200 «Биология», и может быть использовано студентами естественнонаучных специальностей в качестве дополнительной литературы.

Табл. 8. Ил. 8. Библиогр. 69 назв.

УДК 581.5:504.5

ББК 20.18я73

Печатается по решению методической комиссии Пермского государственного университета.

Рецензенты: докт. биол. наук Н.Л. Колясникова (кафедра ботаники Пермской гос. сельхоз. академии; канд. биол. наук Е.И. Попова (Учреждение РАН Тобольская биологическая станция).

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ.....	4
ВВЕДЕНИЕ.....	6
Глава 1. Химическое загрязнение.....	9
1.1. Термины и определения.....	9
1.2. Источники загрязняющих веществ.....	18
1.3. Характеристика загрязняющих веществ.....	29
Глава 2. Механизмы поступления загрязняющих веществ в растения.....	51
2.1. Поступление тяжелых металлов в растения....	51
2.2. Поступление газообразных загрязнителей в растения.....	59
2.3. Поступление органических загрязнителей в растения.....	61
Глава 3. Влияние загрязняющих веществ на растения разных систематических групп.....	64
3.1. Реакция растений разных систематических групп на химическое загрязнение.....	64
3.2. Влияние загрязняющих веществ на физиологические процессы высших растений.....	72
Глава 4. Механизмы устойчивости растений к химическому загрязнению.....	101
4.1. Общие принципы устойчивости растений к химическому загрязнению.....	101
4.2. Устойчивость растений к тяжелым металлам.....	116
4.3. Устойчивость растений к газообразным загрязнителям.....	125
4.4 Устойчивость растений к органическим загрязнителям.....	127
Глава 5. Фитомониторинг химического загрязнения...	129
Глава 6. Фиторемедиация загрязненных территорий...	138
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	143
ЛИТЕРАТУРА.....	145

ПРЕДИСЛОВИЕ

Подготовка физиологов растений в настоящее время требует включения в учебные планы дисциплин, отражающих современное состояние растительного мира и биосферы в целом. Механизмы устойчивости растений к естественным неблагоприятным условиям (засуха, засоление и др.) достаточно хорошо изучены или по ним накоплен огромный исследовательский материал. Рассмотрение взаимодействия растений и новых антропогенных факторов окружающей среды приобретает колоссальное значение для современных специалистов биологических дисциплин, и особенно для физиологов растений.

Общих представлений об экологическом состоянии биосферы, характере и значимости техногенной деятельности, общих принципах устойчивости растений для решения проблем химического загрязнения специалистам-физиологам явно недостаточно. Химическое загрязнение – сложное явление. Человек производит широчайший спектр чуждых природе веществ, изменяет характер миграции природных соединений и элементов. Приспособление растений к быстро меняющимся химическим воздействиям – чрезвычайно интересный и важный процесс не только с научной точки зрения, но и в плане поддержания нормального санитарно-гигиенического состояния среды обитания человека, качества и безопасности сельскохозяйственной продукции.

Учебное пособие «Устойчивость растений к химическому загрязнению» имеет целью формирование у студентов-физиологов растений представлений о химическом загрязнении, источниках и разнообразии загрязняющих веществ, их экологических и токсикологических свойствах. Растительный мир разнообразен, и разные группы растений, от одноклеточных водорослей до покрытосеменных, обладают спецификой поглощения загрязняющих веществ, ответных реакций на загрязнение, различаются механизмами и уровнем устойчивости к загрязнению. В пособии рассматриваются особенности взаимодействия разных систематических групп растений и загрязнителей. Растения выступают прекрасным инструментом мониторинга состояния окружающей среды и восстановления нарушенных или загрязненных территорий.

Материал учебного пособия может быть полезен не только студентам, обучающимся по магистерским программам «Физиология растений» и «Физиология и биохимия растений», но и студентам-экологам, аспирантам и широкому кругу специалистов естественнонаучных профиля.

ВВЕДЕНИЕ

Антропогенное воздействие на природу в ходе исторического развития человечества неуклонно возрастало. С появлением промышленного производства и началом научно-технической революции человек превратился в геологическую силу планетарного масштаба. В последние столетия изменились не только масштабы, но и характер антропогенного воздействия на природу. Наряду с механическим воздействием на окружающую среду важнейшей проблемой становится химическое загрязнение. К концу XX в. на нашей планете добывалось около 100 млрд. т различных руд, горючих ископаемых и строительных материалов. В результате хозяйственной деятельности человека в биосферу поступило более 200 млн. т диоксида углерода, около 140 млн. т диоксида серы, 53 млн. т оксидов азота. Побочными продуктами промышленного производства явились 32 млрд. м³ неочищенных сточных вод и 250 млн. т пыли (Арустамов, 2004). Массовое применение минеральных удобрений и химических средств защиты растений привело к появлению токсичных соединений в атмосфере, почве, природных водах, сельскохозяйственной продукции. Коммунальное хозяйство городов поставляет большое количество твердых бытовых отходов. В России их ежегодно образуется около 130 млн. т (Голдовская, 2005).

Согласно докладу Всемирного фонда дикой природы (WWF) «Живая планета-2006» человечество расходует ресурсы планеты быстрее, чем они успевают возобновляться. Экологический след человечества – показатель степени потребления ресурсов биосферы – с 1961 г. увеличился более чем в три раза. В настоящее время этот показатель превышает регенеративную способность планеты приблизительно на 25%.

Химические продукты, производимые человеком, включаются в биогеохимический круговорот в биосфере и в других планетарных оболочках. Интенсивность круговорота техногенных веществ при этом во много раз превышает интенсивность естественного цикла миграции.

Компоненты биогеоценозов, в том числе живые организмы, обладают химическим составом, отражающим геохимические особенности территории. Между всеми компонентами биогеоценоза происходит постоянный обмен веществом и энергией, в связи с чем,

стабильность химического состава среды обитания является необходимым условием нормального функционирования экосистем и биосферы в целом (Добровольский, 1998).

Химическая деформация биосферы под влиянием загрязнения проявляется в перераспределении природных веществ, их концентрировании, нарушении геохимических циклов миграции веществ. В условиях антропогенной деятельности в биосфере происходит нарушение химического равновесия между биофильными и биофобными элементами, сложившееся на протяжении всего развития нашей планеты. В поверхностные слои литосферы вовлекаются тяжелые металлы и радиоактивные элементы, которые включаются в миграцию и нарушают устойчивость экосистем вплоть до полного их исчезновения. Кроме того, в биосферу поступают *ксенобиотики* – синтетические вещества, которые не имеют аналогов в природе и для которых практически не существует деструкторов. Даже в случае крайне медленного разложения подобных соединений под действием внешних факторов и микроорганизмов возникают чрезвычайно токсичные продукты распада, т.е. протекает процесс *токсификации*.

Накопление в окружающей среде веществ, снижающих жизнедеятельность особей, видов, популяций и нарушающих межпопуляционные экологические взаимоотношения, обуславливает возникновение проблемы загрязнения. Поступление загрязняющих веществ в растительные организмы приводит к нарушениям на разных уровнях организации: от молекулярного до экосистемного. Антропогенное загрязнение проявляется в изменении структуры естественных фитоценозов, в сокращении видового разнообразия и продуктивности растений.

Загрязнение окружающей среды может иметь естественные причины: землетрясение, вулканическая деятельность, эвтрофирование и биологическое загрязнение водоемов, эрозия почв. Однако обычно под загрязнением понимают антропогенное загрязнение, т.е. загрязнение окружающей среды в результате хозяйственной деятельности человека.

Часть загрязняющих веществ мигрирует в атмосфере и гидросфере на большие расстояния, рассеиваясь в окружающей среде. На глобальном уровне химическое загрязнение приводит к ухудшению жизненного состояния растений, сокращению видового

разнообразия флоры, снижению плодородия почв. На локальном уровне вблизи источников загрязнения нарушения экосистем проявляются в наибольшей мере, вплоть до полного исчезновения природных комплексов и появления техногенных пустынь.

Многие загрязняющие вещества способны к биоаккумуляции, которая усиливается в пищевой цепи и представляет угрозу здоровью человека. Особенно опасными последствиями загрязнения являются снижение почвенного плодородия и ухудшение качества сельскохозяйственной продукции. Среди живых организмов высшие растения в силу прикрепленного образа жизни в большей степени подвержены влиянию загрязнения. Стойкие органические загрязнители хорошо растворяются в жирах и накапливаются в тканях живых организмов в концентрациях, в десятки тысяч раз превышающих фоновые уровни (Майстренко, Ключев, 2004).

Оценка состояния растительных сообществ, находящихся в условиях химического загрязнения, имеет огромное значение для совершенствования знаний в области экотоксикологии и фитоценологии.

Благодаря изменениям, происходящим на молекулярном, клеточном, тканевом, органном и организменном уровнях, растения обладают определенной устойчивостью к химическому загрязнению. Устойчивость растений проявляется в способности сохранять нормальные физиологические функции при поступлении в среду и организм токсичных соединений. Для оценки и прогнозирования состояния растительности в условиях химического загрязнения необходимо изучение закономерностей поглощения и распределения загрязнителей в растениях, их ответных реакций и механизмов устойчивости неспецифического и специфического характера.

Оценка изменений растений и растительных сообществ положена в основу биоиндикации состояния окружающей среды. Инструментальные методы исследования химического состава объектов природы хорошо разработаны и используются при анализе отдельных компонентов ландшафтов: атмосферы, природных вод, почвенного покрова, снега, живых организмов и др. Химические методы исследования все же не позволяют давать оценку комбинированному влиянию внешних факторов на живые организмы и экосистемы в целом. Реакции, выявляемые в процессе биоиндикации, отражают отклик живых организмов на комплексное

воздействие физических, химических и биологических факторов экосистемы и дают возможность составить целостное представление о её состоянии.

Некоторые виды растений, являясь гипераккумуляторами тяжелых металлов, имеют огромное значение для фиторемедиации загрязненных почв и водоемов. Использование растений для восстановления загрязненных территорий намного экономичнее химических и технических способов и наносит меньший ущерб природной среде. Изучение механизмов гипераккумуляции, поиск новых биологических способов восстановления загрязненных территорий представляет насущный интерес для современной науки.

Глава 1. Химическое загрязнение

Человек в процессе своей деятельности производит огромное количество химических веществ, которые негативно воздействуют на окружающую среду. Все производимые вещества можно разделить на четыре типа: исходные вещества (сырье), промежуточные вещества, конечный продукт, побочный продукт (отход). Отходы появляются на всех стадиях производства конечных продуктов, при этом любой конечный продукт после использования также становится отходом. Согласно оценкам Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ) в различных отраслях антропогенной деятельности из 6 млн. известных соединений активно используются 500 тыс. Из них 40 тыс. веществ обладают вредными для человека свойствами.

Поступление токсичных соединений в окружающую среду приводят к возникновению проблемы химического загрязнения. Загрязняющие вещества являются экологически опасными факторами. Они нарушают структуру популяций, потоки веществ и энергии, снижают продуктивность, видовое разнообразие и устойчивость отдельных экосистем и биосферы в целом.

1.1. Термины и определения

Для освоения материала учебного пособия необходимо познакомиться с основными понятиями и определениями.

Загрязнение окружающей среды

Термин «загрязнение» в последнее время очень часто используется в научной, научно-популярной литературе, в средствах массовой информации и стал уже обыденным. Обычно под загрязнением подразумевают отравление природных сред: воздуха, почвы, воды. На самом деле понятие загрязнения гораздо сложнее. В совокупности с параметрическим (физическим), биоценологическим и деструктивным влиянием на природу химическое загрязнение включено в широкую сферу негативного антропогенного воздействия на окружающую среду.

В силу чрезвычайного разнообразия источников загрязнения и токсичных веществ процесс химического загрязнения может происходить с участием сотен факторов, которые взаимодействуют и образуют сложнейший комплекс процессов антропогенного вмешательства человека в биосферу (Небел, 1993). Можно выделить несколько типов загрязнения окружающей среды в зависимости от факторов, вызывающих его. Согласно классификации загрязнения химическое загрязнение входит в число факторов ингредиентного загрязнения и обеспечено целым комплексом механизмов поступления токсичных веществ в объекты природы.

Ввиду сложности процесса загрязнения окружающей среды трудно дать ему универсальное определение. В настоящее время разными авторами предложено несколько определений термина «загрязнение».

Согласно Н.Ф. Реймерсу (1990), загрязнение – это привнесение в среду или возникновение в ней новых, не характерных для нее физических, химических, информационных или биологических факторов, либо превышение естественного среднего уровня содержания данных факторов в среде, имеющее негативные последствия. По мнению А.С. Степановских (2001), загрязнение представляет собой любое внесение в ту или иную экологическую систему не свойственных ей живых и неживых компонентов, физических или структурных изменений, прерывающих или нарушающих процессы круговорота и обмена веществ, потоки энергии, сопровождающихся снижением продуктивности или разрушением данной экосистемы.

Наиболее опасным и широко распространенным является химическое загрязнение, обеспечивающее поступление в

окружающую среду различных токсикантов: аэрозолей, газов, органических соединений, тяжелых металлов и др.

Химическое загрязнение – появление в окружающей среде веществ, отсутствующих в ней ранее, или изменение естественных концентраций веществ до уровня, превышающего норму (Юфит, 2002).

Понятие химического загрязнения неразрывно связано с определением загрязняющих веществ.

Загрязняющее вещество (также поллютант) – один из видов загрязнителей, любое химическое вещество или соединение, которое содержится в объекте окружающей природной среды в количествах, превышающих фоновые значения и вызывающих тем самым химическое загрязнение. Как уже отмечалось, химическое загрязнение возможно вследствие антропогенного повышения концентрации различных элементов или соединений, а также накопления веществ, ранее отсутствовавших в биосфере, – ксенобиотиков.

Ксенобиотики (от греч. «хепох» – чужой) – вещества, отсутствовавшие ранее в окружающей среде, не имеющие естественных механизмов деструкции и не включающиеся в естественные элементные циклы углерода, азота, серы или фосфора (Голдовская, 2005). Ксенобиотики вызывают замедление, а в ряде случаев прекращение метаболических процессов, обеспечивающих рост, развитие и размножение живых организмов. До того как ксенобиотики полностью разложатся до углекислого газа и других продуктов минерализации или низкомолекулярных полупродуктов, вступающих в природный круговорот углерода, азота, фосфора или серы, эти вещества следует рассматривать как посторонние и вредные для окружающей среды (Агроэкология..., 2004).

Экологическая опасность загрязняющих веществ во многом определяется их физико-химическими, экологическими и токсикологическими свойствами. Остановимся на наиболее важных характеристиках загрязняющих веществ.

Для оценки экологических последствий химического загрязнения рекомендуется использовать такие физико-химические показатели, как температура плавления, растворимость в воде, коэффициент сорбции почвой, константу Генри (способность газообразных веществ к растворимости в жидкостях), коэффициент распределения в системе октанол-вода (способность загрязнителя

растворяться в органических растворителях). От приведенных физико-химических свойств загрязнителей зависит их устойчивость к факторам внешней среды, активность миграции в природных средах и активность включения в биологический круговорот веществ и элементов, т.е. их экологические характеристики.

Остановимся на важнейших экологических свойствах загрязняющих веществ, которые определяют их поведение в окружающей среде и опасность для живых организмов.

Токсичность – способность загрязняющих веществ при определенных дозах вызывать нарушение жизнедеятельности организма или его гибель. Уровень токсичности устанавливают по показателю летальной дозы, вызывающей гибель 50% тестируемых организмов ($ЛД_{50}$). *Летальная доза* – доза какого-либо химического или физического агента, воздействие которой на живой организм приводит к смертельному исходу. Летальную дозу обычно указывают в единицах веса вещества на единицу веса испытуемого субъекта (г/кг или мг/кг). Различают минимальную летальную дозу, при которой погибают наиболее чувствительные особи данного вида – не более 10% подопытных организмов, среднюю, при которой погибает половина ($ЛД_{50}$), и абсолютно смертельную, вызывающую гибель всех подопытных организмов ($ЛД_{100}$).

В случае воздействия загрязняющих веществ на растения используют термин «*фитотоксичность*». Это – способность химических веществ подавлять рост и развитие растений. Токсичным считается такой уровень содержания загрязнителей в окружающей среде, который вызывает снижение роста, изменение морфологии и уменьшение биомассы растений на 10% и более по отношению к фону (Химия тяжелых металлов..., 1985).

Персистентность – устойчивость загрязняющего вещества в объектах окружающей среды. Проявление химического загрязнения определяется во многом его персистентностью. Персистентность оценивается по критериям T_{50} (период полувыведения) и T_{95} (время разложения 95% токсиканта). Например, пестициды, как одни из наиболее устойчивых загрязняющих веществ, в зависимости от персистентности по показателю T_{50} делятся на следующие группы:

- безопасные – $T_{50} = 0,2 - 3,5$ месяца,
- слабо опасные – $T_{50} = 4 - 11$,
- умерено опасные – $T_{50} = 11 - 19$,
- опасные – $T_{50} = 19 - 22$.

По показателю T_{95} определяют степень опасности пестицидов:

- T_{95} менее 1 месяца – 2 балла,
- T_{95} 1 – 6 месяцев – 4,
- T_{95} 6 – 24 месяца – 6,
- T_{95} более 24 месяцев – 8.

Загрязняющие вещества с низким уровнем персистентности быстро трансформируются в окружающей среде до нетоксичных соединений под действием света, температуры и других внешних факторов.

К наиболее персистентным веществам относятся хлорорганические соединения и диоксины, период полураспада их может достигать 10 лет. Веществами с низкой персистентностью считаются фосфорорганические соединения, которые сохраняются в окружающей среде не более трех месяцев.

Кумулятивный фактор, или коэффициент кумуляции, отражает способность вещества постепенно накапливать признаки отравления при длительном воздействии на живой организм, приводящем в конечном счете к его гибели. Различают материальную и функциональную кумуляцию. Материальной кумуляцией называют накопление в организме токсического вещества в результате повторных контактов. Этот вид кумуляции характерен для препаратов групп хлорорганических соединений и ртути. Функциональная кумуляция – не накопление загрязняющего вещества, а суммирование эффекта его действия. Таким свойством обладают некоторые фосфорорганические соединения. Показателем кумулятивного эффекта служит коэффициент кумуляции, определяемый отношением суммарной дозы вещества, вызывающей гибель 50% опытных организмов при многократном введении, к среднелетальной дозе разового применения. Чем меньше значение коэффициента кумуляции, тем более выраженным кумулятивным действием характеризуется препарат. Сверхкумуляцией и выраженным кумулятивным действием обычно обладают пестициды, проявляющие высокую стойкость в биологических средах, способные

циркулировать в пищевых звеньях и постепенно накапливаться в организме.

По величине коэффициента кумуляции токсичные соединения делятся на следующие группы:

- сверхкумуляции – коэффициент кумуляции меньше 1,
- выраженной кумуляции – 1– 3,
- умеренной кумуляции – 3 – 5,
- слабо выраженной кумуляции – более 5.

Фактор бионакопления (биоаккумуляция). Для любого соединения фактор бионакопления равен отношению средней концентрации соединения в организме к концентрации соединения в окружающей среде. Фактор бионакопления характеризует интенсивность включения веществ в физиологические процессы и биологический круговорот. Величина бионакопления зависит в большей степени от вида организма, концентрации и свойств загрязняющего вещества. Определение фактора бионакопления является важной, но длительной и трудоемкой процедурой в естественных условиях обитания организмов. Более простым способом определение коэффициента бионакопления представляется его расчет через вычисление коэффициента распределения вещества между фазами октанол-вода.

Воздействие загрязняющих веществ на живые организмы характеризуют токсикологические свойства. Рассмотрим основные токсикологические показатели загрязняющих веществ.

Канцерогенность (от лат. *cancer* – рак) – способность химических, физических или биологических агентов вызывать злокачественные опухоли в тканях растений и животных. В настоящее время известно более 500 канцерогенных веществ. К ним относятся фреоны, полихлорированные бензолы, тяжелые металлы, анилин. Канцерогенностью обладают вирусы, бактерии, некоторые виды электромагнитных излучений.

Мутагенность – способность физических и химических факторов вызывать появление мутаций у живых организмов. В результате антропогенного загрязнения окружающей среды накапливается огромное количество мутагенных факторов. К ним относятся многие пестициды, азотистые удобрения (нитриты),

тяжелые металлы, некоторые лекарства, радиоактивные вещества, вирусы, бактерии и др.

Тератогенность (от греч. *teras* – чудовище, урод, уродство) – способность некоторых абиотических и биотических факторов, или тератогенов вызывать возникновение уродств у животных или растений. Тератогенным эффектом обладают, например, такие химические вещества и элементы, как ДДТ, формальдегид, гидроксилламин, фенилацетат, ртуть, а также живые организмы: некоторые вирусы, бактерии, клещи, насекомые и др.

Нормирование химического загрязнения

Одним из направлений охраны окружающей среды от химического загрязнения служит нормирование поступления и содержания загрязняющих веществ в объектах природы. Основными средами накопления и миграции загрязняющих веществ являются атмосфера и гидросфера. С целью обеспечения качества этих важнейших частей среды обитания человека, а также экосистем и биосферы вводится ряд законодательных экологических нормативов.

Предельно допустимые выбросы (ПДВ) – это норматив выброса вредного (загрязняющего) вещества в атмосферный воздух, который устанавливается для стационарного источника загрязнения атмосферного воздуха. ПДВ рассчитывают с учетом технических нормативов выбросов и фоновое загрязнение атмосферного воздуха. ПДВ источника не должно превышать гигиенических и экологических нормативов качества атмосферного воздуха, предельно допустимых (критических) нагрузок на экологические системы и других экологических нормативов.

Предельно допустимые сбросы (ПДС) – норматив, который представляет собой максимально допустимое содержание вещества в сточных водах в данном пункте водного объекта в единицу времени с целью обеспечения норм качества воды в контрольном пункте.

В случае нормирования загрязнения почвенного покрова используется норматив *предельно допустимое поступление (ПДП)*. Это – количество загрязняющего вещества, поступающего на определенную площадь в единицу времени в количествах, образующих концентрации, не превышающие установленные предельно допустимые концентрации.

Важнейшим критерием нормирования загрязняющих веществ в объектах окружающей среды является *предельно допустимая концентрация (ПДК)* – максимальная концентрация загрязнителя, которая при периодическом воздействии или на протяжении всей жизни организма не оказывает на него вредного действия.

Безопасность продуктов питания

Сельскохозяйственная продукция растительного происхождения представляет собой важнейший источник продуктов питания человека и кормов сельскохозяйственных животных. В условиях химического загрязнения контроль качества и безопасности растительного сырья играет огромную роль в обеспечении здоровья человека. Предельные уровни содержания токсичных веществ в сельскохозяйственных растениях устанавливаются главным образом санитарно-гигиеническими нормативами. Важнейшими из них выступают *допустимые остаточные количества (ДОК)* загрязняющих веществ. Также используются *ПДК* и *максимально допустимые уровни (МДУ)*. Все три нормативных показателя имеют аналогичные смысл и единицу выражения.

ДОК (ПДК, МДУ) – это максимальное количество токсиканта в единице массы продукта, которое при ежедневном поступлении в организм человека неограниченно долгое время не вызывает каких-либо неблагоприятных последствий у него и у его потомства. ДОК, ПДК и МДУ выражаются в мг/кг продукта. Санитарно-гигиенические нормативы загрязняющих веществ в пищевых продуктах регламентируются в СанПиН 2.3.2.1078-01 «Гигиенические требования безопасности и пищевой ценности пищевых продуктов» (с изменениями 2007 г). Документ устанавливает предельно допустимое содержание токсичных веществ и биологических компонентов в пищевых продуктах и их сырье. При этом контролируется содержание таких загрязнителей, как пестициды, радионуклиды, тяжелые металлы, микотоксины, патогенные микроорганизмы.

Из почвы в организм человека токсиканты поступают по цепям миграции через природные среды – воду, растения, воздух. Почва представляет собой довольно сложный объект для нормирования

загрязнения. При установлении ПДК токсикантов в почвах исследование проводится с учётом шести показателей вредности:

- общесанитарного,
- миграционно-водного,
- транслокационного (фитоаккумуляционного),
- санитарно-токсикологического,
- органолептического.

Для оценки опасности поступления токсикантов в сельскохозяйственные культуры используют транслокационный показатель вредности. Он характеризует процесс накопления загрязнителя в фитомассе товарной части растения, служащей продуктом питания или его сырьём. *Транслокационная ПДК* – это максимальное количество вещества в почве (в мг/кг абсолютно сухой почвы), при котором накопление вещества фитомассой товарных органов сельскохозяйственных растений к моменту сбора урожая не превысит ПДК или ДОК, установленных для продуктов питания. Например, для ртути общесанитарная ПДК составляет 5 мг/кг почвы, а транслокационная – 2,1 мг/кг (валовое содержание).

Устойчивость растений

Отдельные виды или индивидуумы растений обладают разной чувствительностью к воздействию загрязняющих веществ. В основе этого явления лежит совокупность клеточно-молекулярных механизмов, поддерживающих гомеостаз и целостность растения на молекулярном, клеточном, организменном и популяционном уровне в условиях токсического действия загрязнителей. Эти механизмы обеспечивают устойчивость растений при стрессовых действиях химического загрязнения.

Под *биологической устойчивостью* понимается способность организмов сохранять свою структуру, функциональные особенности и давать потомство при воздействии внешних неблагоприятных факторов (Биологический энциклопедический словарь..., 1989).

Устойчивость растений к химическому загрязнению можно определить как способность переносить воздействие повышенной концентрации загрязняющих веществ. В основе устойчивости

растений к химическому загрязнению лежат адаптации морфофизиологического характера, позволяющие переносить повышение концентрации загрязняющих веществ в окружающей среде и в организме растения.

Адаптацию растений к химическому загрязнению можно определить как процесс приспособления организма в ходе эволюции к изменению химического состава окружающей среды, включая морфофизиологическую и поведенческую составляющие. Адаптация может обеспечивать выживаемость в условиях конкретного местообитания, устойчивость к воздействию факторов химического загрязнения, а также успех в конкуренции с другими видами или популяциями.

В условиях усиливающегося химического воздействия повышенный интерес вызывают механизмы сохранения, выживания, адаптации растений на разных уровнях организации, а также возможности использования растений в биомониторинге и фиторемедиации загрязненных территорий.

1.2. Источники загрязняющих веществ

Основные источники химических веществ в окружающей среде можно разделить на два вида: естественные и антропогенные.

Естественные источники тяжелых металлов

Главным природным источником металлов являются горные породы. Тяжелые металлы образуют большое количество природных соединений – сульфатов, сульфидов, фосфатов, карбонатов и др. Например, ртуть входит в 16 минералов, свинец и медь – в 200. Большое количество тяжелых металлов обнаружено в составе глинистых минералов и органоминеральных соединений почвы.

Среднее содержание тяжелых металлов в земной коре и отдельных породах представлено в табл. 1. При выветривании горных пород и минералов тяжелые металлы поступают в почвы и другие планетарные оболочки: гидросферу, атмосферу и биосферу (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989).

Таблица 1

Распространение тяжелых металлов в земной коре и горных породах, мг/кг
(по Alloway, 1999)

Элемент	Земная кора	Породы				
		Гранит	Базальт	Карбонаты	Глинистые	Песчаные
As	3,4	1,5	-	1-3	10-13	-
Cd	0,10	0,09	-	0,16	0,13	-
Co	19	4	-	2	19	
Cr	80	12	-	11	90	-
Cu	35	13	-	4	45	-
Mg	23000	4000	-	47000	14000	-
Mn	800	325	1400	700	850	50
Mo	1,5	1,8	-	0,4	1,3	-
Ni	45	7	134	15	68	
Pb	15	32	-	5	22	-
Tl	0,5	1,0	0,7	0,05	0,7	-
Zn	69	50	-	23	95	-

Другим естественным источником тяжелых металлов выступает вулканическая деятельность. Большое количество металлов попадает в атмосферу вследствие лесных пожаров, эрозии почв, испарения с поверхности океанов, поступления космической пыли. Например, содержание цинка в атмосфере Южного Полюса составляет 0,002 – 0,05 нг/м³, Норвегии – 10, Японии – 14 – 6800, йГермании 550 – 1600 (Alloway, 1999).

Естественные источники газообразных загрязнителей и пыли

К природным источникам газообразных соединений и пыли можно отнести вулканическую активность, лесные и степные пожары, почвенную эрозию почв, пыльные бури, морские брызги, биогенные аэрозоли (пыльца, споры, микроорганизмы и др.).

Естественные источники органического загрязнения

Определенная часть загрязняющих органических веществ поступает в окружающую среду за счёт естественных процессов. Органическая часть почв содержит растворимые легкоподвижные

соединения – битумоиды, в состав которых входит широкий спектр углеводов. Большим количеством этих соединений обладают богатые органикой торфяно-болотные почвы и черноземы. В составе растворимой фракции органического вещества обнаруживаются разнообразные углеводороды: алканы, изопреноиды, алкены, алкины, нафтены, арены, гетероциклические углеводороды, серо-, азот- и галогенсодержащие углеводороды. Водорастворимые углеводороды вовлекаются в геохимическую миграцию и поступают в водные объекты и подземные воды. Другим естественным источником органических веществ, загрязняющих среду, являются вертикальные «ореолы рассеяния» нефтяных залежей.

Антропогенные источники загрязняющих веществ

Основным источником большинства загрязняющих веществ служит антропогенная деятельность. По своему характеру антропогенные источники загрязнения делятся на стационарные и нестационарные.

К *стационарным* источникам относятся различные отрасли промышленности:

- химическая и нефтехимическая;
- цветная и черная металлургия;
- машиностроение;
- деревообрабатывающая и целлюлозно-бумажная;
- энергетическая;
- сельское хозяйство.

Наиболее распространенными выбросами промышленности являются зола, пыль, оксиды металлов, сернистый ангидрид, сероводород, меркаптан, альдегиды, углеводороды, смолы, оксид и диоксид азота, аммиак, озон, оксид и диоксид углерода, фтористый и хлористый водород, кремнефтористый натрий, радиоактивные газы и аэрозоли.

Главным *нестационарным* источником загрязняющих веществ выступает автотранспорт. По данным ГИБДД в России сейчас насчитывается не менее 36 млн. автомобилей. Темпы прироста парка автомобилей за последний год составили в среднем по России около 17%. На долю автомобилей приходится 25 % сжигаемого топлива. За

время эксплуатации, равное 6 годам, один усредненный автомобиль выбрасывает в атмосферу

- 9 т CO₂,
- 0,9 т CO,
- 0,25 т NO_x,
- 80 кг углеводородов.

Суммарное поступление свинца в атмосферу от автотранспорта на территории России в 2000 г. оценивается величиной около 4000 т. Пространственное распределение этих выбросов показывает, что максимальные выбросы свинца от автотранспорта приходится на Московскую и Самарскую области. За ними следуют Калужская, Нижегородская, Владимирская области и другие субъекты Федерации, расположенные в центральной части европейской части России и Северного Кавказа. Наибольшие абсолютные выбросы свинца отмечаются в Уральском (685 т), Поволжском (651 т) и Западно-Сибирском (568 т) регионах. Причем 54% общей массы свинца в атмосфере имеет источником грузовой транспорт.

Антропогенные источники газообразных загрязнителей

Большая часть загрязняющих веществ поступает в окружающую среду в форме выбросов в атмосферу и в дальнейшем мигрирует в другие компоненты природы: литосферу, гидросферу, биоту.

Основными техногенными источниками газообразных загрязняющих веществ являются энергетика, химическая и нефтехимическая промышленность, автотранспорт, коммунальное хозяйство. Серьезную угрозу состоянию атмосферы представляют пыли и аэрозольные частицы. Основными источниками искусственных аэрозольных загрязнений воздуха являются ТЭС, которые потребляют уголь высокой зольности, обогатительные фабрики, металлургические, магнезитовые и сажевые заводы. Постоянными источниками аэрозольного загрязнения выступают промышленные отвалы – искусственные насыпи из переотложенного материала, преимущественно вскрышных пород, образующихся при добыче полезных ископаемых, или же из отходов предприятий перерабатывающей промышленности.

Источником пыли и ядовитых газов служат массовые взрывные работы. Так, в результате одного среднего по массе взрыва (250 – 300 т взрывчатых веществ) в атмосферу выбрасывается около 2 тыс. куб. м условного оксида углерода и более 150 т пыли.

Производство цемента и других строительных материалов также является источником загрязнения атмосферы пылью. Основные технологические процессы этих производств – измельчение и химическая обработка полуфабрикатов и готовых продуктов в потоках горячих газов – всегда сопровождаются выбросами пыли и других вредных веществ в атмосферу.

Пути поступления загрязняющих веществ в атмосферу схематически представлены на рис. 1.

Загрязняющие вещества, поступающие в атмосферу, можно разделить на две группы:

- твердые частицы (пыль, аэрозоли, тяжелые металлы, минеральные соединения, органические вещества природного и антропогенного происхождения);
- газы (углекислый газ, оксид углерода, углеводороды, органические соединения, сернистый газ, производные азота).

По характеру выбросы подразделяются на неорганизованные и организованные. *Неорганизованные* – выбросы газов и пыли, которые образуются из-за нарушения герметичности в аппаратах, установках, трубопроводах, коммуникациях, а также в случае нарушения техники безопасности при погрузке, транспорте и складировании пылящих и летучих материалов. В категорию неорганизованных входят залповые (аварийные) выбросы газообразных соединений. Источники *организованных выбросов* – это системы воздухопроводов (дымовые трубы, вентиляционные и вытяжные системы), которые предназначены для отвода газообразных веществ от мест их образования в технологическом процессе.

В зависимости от физических и химических свойств загрязняющие вещества находятся в атмосфере определенное время и затем оседают на поверхность водоемов, почвы, живых организмов и включаются в дальнейший круговорот. Загрязняющие вещества могут прямым путём, минуя атмосферу, поступать в водоемы, почвы и живые организмы.

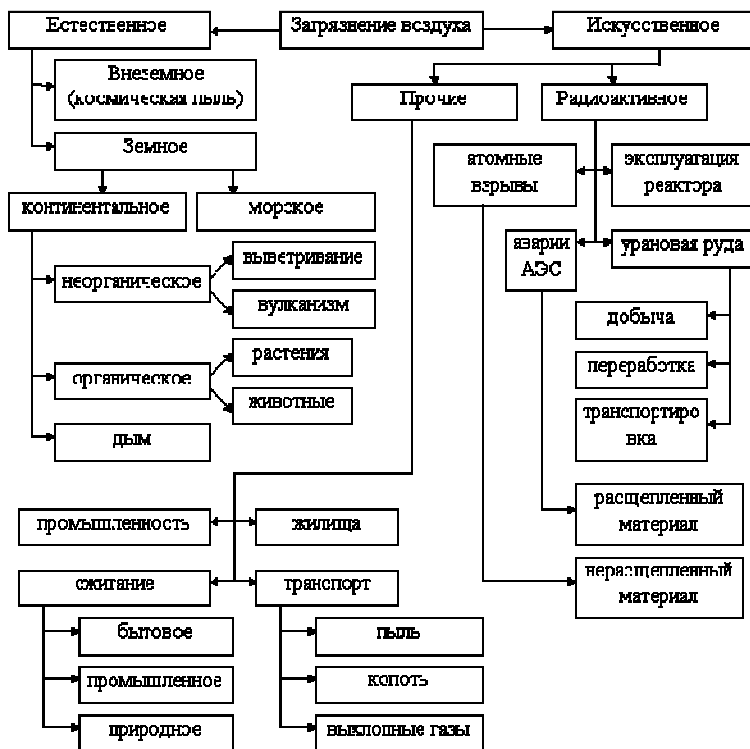


Рис. 1. Источники загрязнения атмосферы
(по Г. В. Стадницкому и А. И. Родионову, 1988)

К непосредственным источникам загрязнения гидросферы, почвенного покрова и биоты относятся сельскохозяйственное производство, аварийные разливы нефтепродуктов и распространение других промышленных материалов, загрязненные территории.

Антропогенные источники тяжелых металлов

Тяжелые металлы являются одними из самых распространенных загрязнителей окружающей среды и живых организмов. Наиболее значительными источниками тяжелых металлов служат высокотемпературные производственные процессы (сжигание

горючих материалов, металлургическое производство). Горнодобывающая отрасль вносит существенный вклад в поступление тяжелых металлов в объекты природы.

Автотранспорт также выступает опасным источником тяжелых металлов в окружающей среде. Выбросы автотранспорта приурочены в основном к урбанизированным центрам и в связи с этим представляют серьезную угрозу состоянию городских экосистем и здоровью населения. Главным образом транспорт является источником свинца, который при сжигании горючего поступает в воздух, растительность и в конечном счёте в почву. Свинец обладает высокой кумулятивной способностью в природных объектах и имеет очень большой период выведения из почвы. Несмотря на использование свободного от свинца топлива и катализаторов, в придорожных экосистемах постоянно обнаруживается содержание свинца (Wegelin, 1997). Кроме свинца транспорт поставляет в придорожные участки другие токсичные элементы: кадмий, цинк, медь, хром и ванадий. Источники загрязняющих элементов в придорожных полосах представлены в табл. 2.

Немаловажную роль в загрязнении окружающей среды тяжелыми металлами играет сельское хозяйство. В составе минеральных и органических удобрений в качестве примесей содержится широкий спектр металлов (см. табл. 3).

Таблица 2

Источники поступления химических элементов в придорожные полосы (по Fritsche, Becker, 1992)

Источники и процессы	Элементы
Выхлопные газы	Pb, Ni
Износ проезжей части	Si, Ca, Mg, тяжелые металлы
Износ колес	Cd, Zn, Pb, Cr, Cu, Ni
Износ тормозных колодок	Cr, Cu, Ni, Pb, Zn
Горюче-смазочный материал	Pb, Ni, Zn, Cu, V, Cr
Коррозия автомобилей	Cu, Pb, Zn
Антигололедные средства	Na, Ca, Mg

С учётом объемов и регулярности использования удобрений загрязнение тяжелыми металлами сельскохозяйственных экосистем является значительным. В табл. 4 приводятся данные о масштабах

поступления тяжелых металлов в сельскохозяйственные почвы в результате внесения удобрений.

Наряду с тяжелыми металлами при внесении удобрений в почву могут поступать ультрамикроэлементы и радиоактивные элементы. Например, в составе фосфорных удобрений обнаружен уран.

Таблица 3

Содержание тяжелых металлов в разных видах удобрений, мг/кг
(по Alloway, 1999)

Элемент	Удобрения					
	Калийно-азотные	Фосфорные	Калийные	Навоз	Компост	Осадок сточных вод
Pb	38	2	3	11	53	46
Cd	0,4	28	46	0,82	0,52	1,01
Cr	4	256	537	90	25	35
Cu	7	24	28	294	49	372
Ni	3	34	24	11	16	20
Hg	-	-	-	0,04	0,19	1,37
Zn	64	471	182	896	195	744

Таблица 4

Поступление тяжелых металлов в почву при внесении разных видов удобрений, г/га год (по Alloway, 1999)

Элемент	Удобрения			
	Минеральные	Навоз	Компост	Осадок сточных вод
Pb	28	29	530	78
Cd	6	0,9	5,2	1,7
Cr	45	15	250	59
Cu	19	114	490	632
Ni	17	9	160	34
Hg	-	0,2	1,7	2,3
Zn	32	585	1950	1256

Несмотря на большие объемы поступления в окружающую среду, тяжелые металлы все же не выступают абсолютно чуждыми и новыми компонентами природы, и многие живые организмы, включая некоторые виды растений, способны выдерживать очень высокую

концентрацию металлов в почве, поскольку имеют генетически детерминированные механизмы устойчивости. Органические загрязнители представляют собой, как правило, чуждые природе соединения, которые не могут утилизироваться в биологическом круговороте и нарушают его.

Антропогенные источники органических загрязнителей

Источники органических загрязнителей, поступающих в окружающую среду, весьма разнообразны. В основном органические загрязнители образуются в результате промышленных высокотемпературных процессов. Особенно большие объемы выбросов органических загрязнителей отмечаются в промышленно развитых странах, крупных городах. Кроме индустриального производства источниками органического загрязнения являются применение пестицидов, выбросы транспорта, добыча полезных ископаемых, использование полимерных материалов в быту, применение косметических средств, лекарственных препаратов и пищевых красителей, а также захоронение и сжигание промышленных и бытовых отходов.

Основными органическими загрязнителями выступают пестициды, диоксины и полиароматические углеводороды.

На территории Российской Федерации разрешено использование около 700 наименований зарегистрированных пестицидов (Государственный каталог пестицидов..., 2010).

В связи с особенностями технологии применения пестицидов при опрыскивании или опылировании пестициды первоначально попадают в воздух и лишь затем достигают объектов обработки (растений, почвы и др.). В результате образуются воздушные массы, содержащие пестициды, распространение которых за пределы обрабатываемых участков зависит от способа их применения. Пестициды под действием разных механизмов переноса перемещаются в вертикальном и горизонтальном направлении в почвах, поступают в поверхностные и грунтовые воды, улетучиваются и испаряются в атмосферный воздух (см. рис. 2). При этом наибольшее количество пестицидов обнаруживается в поверхностных водах. Средняя концентрация пестицидов в речных водах после авиационной обработки может составлять до 100 мкг/л, после

наземной обработки – до 25 мкг/л. Кроме того, склады агрохимикатов, агрокомплексы, пункты подготовки рабочих растворов пестицидов, взлетно-посадочные полосы сельскохозяйственной авиации также являются источниками загрязнения окружающей среды. Основные причины загрязнения природной среды связаны с нарушением санитарных норм, правил хранения пестицидов, требований при работе с ними, со слабой механизацией погрузочно-разгрузочных работ, низким уровнем благоустройства складских помещений и прилегающих территорий.

При использовании пестицидов для предотвращения отравлений медоносных пчёл и других сельскохозяйственных животных необходимо соблюдение экологического регламента и предварительное (за 4 – 5 сут.) оповещение местных общественных и индивидуальных пчеловодов (средствами печати, радио) о характере запланированного к использованию средства защиты растений, сроках и зонах его применения.

Однако и современные способы применения пестицидов с использованием наземных технических устройств не исключают их накопления в почвах, природных водах и продуктах питания. В силу почвенной эрозии и гидрохимического стока с поверхности пестициды могут вовлекаться в миграцию и попадать в экосистемы, прилегающие к сельскохозяйственным участкам. Контроль остаточных количеств пестицидов в объектах природы, растительном и животноводческом сырье и продуктах питания осуществляется согласно нормативному документу (Гигиенические нормативы... ГН 1.2.2701-10). Документ содержит токсикологические характеристики пестицидов и устанавливает максимально допустимое содержание остаточных количеств действующих веществ пестицидов и их опасных метаболитов в объектах окружающей среды, а также в продовольственном сырье и пищевых продуктах, как производимых на территории Российской Федерации, так и импортируемых из-за рубежа.

Диоксины представляют собой побочные продукты химической, нефтеперерабатывающей и целлюлозно-бумажной промышленности, отходы производства пестицидов и утилизации промышленных и бытовых хлорированных отходов, в частности поливинилхлоридов. С выбросами предприятий диоксины проникают во все объекты живой и неживой природы. Несмотря на следовые количества диоксинов в

окружающей среде, они аккумулируются при движении по пищевой среде благодаря своей липофильной природе. Значительная часть диоксинов поступает в воздушную среду и с атмосферными осадками выпадает на поверхность почвы и листья растений. В воздухе промышленной зона США, Европы и России концентрация диоксинов составляют $10^{-15} - 10^{-12}$ г/см³. К наиболее загрязненным регионам России относятся Поволжье, Южный Урал, Кемеровская область, Северо-Западные регионы, Тульская область и Краснодарский край.

Основными источниками эмиссии техногенных полиароматических углеводородов (ПАУ) в окружающую среду являются предприятия энергетического комплекса, автомобильный транспорт, химическая и нефтеперерабатывающая промышленность. В основе практически всех техногенных источников ПАУ лежат термические процессы, связанные со сжиганием и переработкой органического сырья.

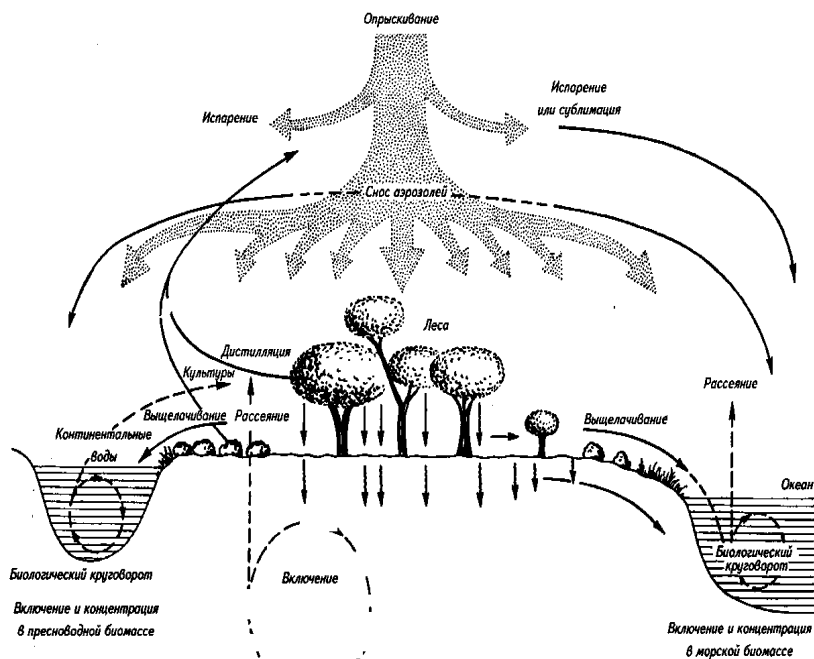


Рис. 2. Миграция пестицидов в биосфере
(по Rudd, 1971, см. Агроэкология, 2000)

Подробная характеристика пестицидов и других органических загрязнителей приводится дальше.

1.3. Характеристика загрязняющих веществ

По расчетам специалистов, в настоящее время в природной среде содержится от 7 до 8,6 млн. химических веществ, причем их арсенал ежегодно пополняют 250 тыс. новых соединений. Многие химические вещества обладают канцерогенными и мутагенными свойствами, особенно опасны 200 наименований (список составлен экспертами ЮНЕСКО): бензол, асбест, бенз(а)пирен, пестициды, тяжелые металлы, разнообразные красители и пищевые добавки.

В учебном пособии приводятся характеристики лишь наиболее распространенных загрязняющих веществ и представляющих наибольшую опасность для растений, на самом деле процесс химического загрязнения чрезвычайно сложен.

Неорганические загрязнители Тяжелые металлы

Интенсивное развитие добывающей промышленности и индустрии приводит к широкомасштабному загрязнению окружающей среды тяжелыми металлами. Увеличение содержания тяжелых металлов в природе сопровождается их накоплением в растениях. Негативные последствия накопления тяжелых металлов проявляются в снижении продуктивности и разнообразия растений.

К тяжелым металлам относятся химические элементы, имеющие плотность более 5 г/см^3 , атомную массу выше 40 Да и обладающие свойствами металлов. Согласно химической номенклатуре тяжелыми называются металлы, образующие осадки при пропускании сероводорода через водные растворы их солей. По мнению ряда специалистов, в отношении этих элементов, именуемых тяжелыми металлами, более справедливо использовать термин *токсичные металлы* или *токсичные элементы*.

Наряду со стойкими органическими загрязнителями (СОЗ) тяжелые металлы входят в группу приоритетных загрязнителей. Контролируемыми в объектах природы токсичными металлами

являются восемь элементов: ртуть, кадмий, мышьяк, медь, олово, свинец, цинк и железо. В России контролируют дополнительно еще семь элементов: сурьму, никель, селен, хром, алюминий, фтор и йод.

Многие тяжелые металлы при низкой концентрации относятся к микроэлементам, необходимым для нормального роста и развития растений. Важнейшими микроэлементами являются: Cu, Zn, Co, Mn, Ni, Cr. Физиологическая роль других элементов (Hg, Cd, Pb) в настоящее время не достаточно изучена, но уже в очень низкой концентрации они оказывают токсичное действие на растения.

Подробная характеристике тяжелых металлов и других химических элементов приводится в работе Е.А. Ворончихиной и Е.А. Ларионовой (2002). Остановимся на характеристике наиболее токсичных металлов: ртуть, свинец и кадмий.

Ртуть

Ртуть – тяжелый металл с очаговым распространением в земной коре. Повышенная концентрация ртути характерна для регионов с высокой магматической активностью. В естественных условиях металл выбрасывается в атмосферу с вулканическими газами, осаждается из горячих минерализованных подземных вод. Ртуть образует залежи руд в виде киновари и тиманита, в качестве примеси присутствует в некоторых минералах и породах: пирите, антимоните, каменном угле.

Источниками антропогенного поступления ртути являются производственные процессы, связанные с её получением, промышленные отходы гальванических цехов, амальгамирование при извлечении золота из руд, лакокрасочные производства, пестициды, полимерные металлы. Сжигание каменного угля, нефти и нефтепродуктов также служит источником загрязнения природы ртутью. Антропогенное поступление ртути за последнее столетие составило около 57 тыс. т, что в 10 раз превышает объемы природной эмиссии.

Экологическая опасность ртути обусловлена ее высокой летучестью, образованием сильных связей с серой и активным взаимодействием с органическим веществом. В атмосфере ртуть сорбируется аэрозольными частицами и выпадает на поверхность почвы с атмосферными осадками. В отличие от других тяжелых

металлов ртуть не образует устойчивых очагов почвенного загрязнения, поскольку удаляется из почвы в виде паров. Путём корневого поглощения ртуть вовлекается в биологический круговорот.

Ртуть относится к химическим элементам 1-го класса экологической опасности. ПДК в почве согласно ГН 2.1.7.2041-06 составляет 2,1 мг/кг (валовое содержание), ПДК в овощах (пищевые продукты) – 0,02 мг/кг.

Свинец

Свинец является типичным тяжелым металлом. Естественное поступление в биосферу связано с вулканическими процессами и выветриванием материнских пород. Наибольшая концентрация свинца характерна для магматических и глинистых пород (10 – 40 мг/кг). Основная масса природного свинца представлена сульфидами, сульфатами и карбонатами. Естественная средняя валовая концентрация свинца в почвах составляют 17 – 26 мг/кг.

Антропогенными источниками свинца являются металлургическая, машиностроительная, химическая, лакокрасочная, полиграфическая промышленности. Большое количество свинца поступает в объекты природы при добыче и переработке руд, сжигании ископаемого топлива. В почвах около источников антропогенной эмиссии содержание свинца может превышать 3000 мг/кг. Однако основным источником антропогенного рассеивания свинца является автотранспорт. Большая часть свинца, выбрасываемого автотранспортом, аккумулируется в почвенном и растительном покрове придорожных полос, в 150 м от проезжего полотна. Период выведения свинца и его соединений составляет от 740 до 5900 лет, поэтому даже при воздействии малых доз элемента формируются локальные очаги загрязнения, в сотни раз превышающие фоновое содержание.

Нормальное содержание свинца в растениях составляет около 0,2 мг/кг сухой массы.

Свинец относится к элементам 1-го класса экологической опасности. ПДК в сельскохозяйственных почвах составляет 30 мг/кг, в растительных продуктах питания – 0,5 мг/кг.

Кадмий

Естественное поступление кадмия в биосферу связано с процессами выветривания магматических пород. Мигрируя из продуктов выветривания, кадмий образует очаги вторичной аккумуляции, приуроченные к глинистым отложениям и сланцам. Кадмий способен к образованию связей с органическим веществом и постоянно присутствует в органогенных осадочных породах и почвах. Фоновое содержание его в почвенном покрове составляет 0,07 – 0,5 мг/кг (Кабата-Пендиас, 1989).

Кадмий активно вовлекается в биохимические процессы. Подвижность элемента зависит от уровня кислотности почвы. Как и большинство тяжелых металлов, кадмий слабо мигрирует в щелочных и нейтральных условиях, в кислых почвах его подвижность резко возрастает.

Кадмий не является физиологически необходимым растениям элементом, однако он постоянно присутствует в химическом составе фитомассы в концентрациях от 0,08 до 0,28 мг/кг сухой массы. При загрязнении растения активно поглощают этот элемент и аккумулируют его преимущественно в корнях и надземных вегетативных органах. В органах растений, произрастающих на загрязненных почвах, концентрация кадмия может превышать 800 мг/кг. Кадмий обладает высокой фитотоксичностью и подавляет многие процессы метаболизма растений. Растительность в загрязненных условиях является источником кадмия для животных и человека, для которых этот элемент является кумулятивным ядом.

Кадмий относится к элементам 1-го класса экологической опасности. ПДК в продуктах питания человека составляет 0,03 мг/кг продукта. ПДК для почв в России не определена, в странах ЕС ПДК для почв равна 3 мг/кг.

В отличие от многих загрязнителей тяжелые металлы не являются совершенно чуждыми компонентами природы. В определенных количествах они содержатся в земной коре и почвах, местами образуют зоны с повышенным содержанием – зоны геохимических аномалий. В связи с этим у некоторых видов растений в ходе эволюции сформировались адаптационные механизмы, позволяющие им нормально развиваться при высокой концентрации

тяжелых металлов в окружающей среде. Эти растений относятся к группе гипераккумуляторов и накапливают в своих органах тяжелые металлы в количествах, многократно превышающих их концентрацию в почве. Изучение механизмов устойчивости и принципов адаптации растений к повышенному содержанию тяжелых металлов в окружающей среде представляет огромный научный и практический интерес.

Газообразные соединения

Загрязнение атмосферы обусловлено выбросами промышленного производства, коммунального хозяйства и транспорта. В результате антропогенной деятельности различного вида в воздух выделяется более 200 компонентов. К наиболее распространенным газообразным соединениям относятся

- сернистый газ,
- окислы азота,
- угарный газ,
- соединения хлора и фтора,
- сероводород и сероуглерод,
- пары серной, сернистой, азотной, соляной кислот,
- фенолы.

Сернистый газ выделяется в процессе сгорания серосодержащего топлива или переработки сернистых руд (до 170 млн. т в год). Часть соединений серы выделяется при горении органических остатков в горнорудных отвалах. Только в США общее количество выброшенного в атмосферу сернистого ангидрида составило 65 % от общемирового выброса. При окислении сернистого ангидрида образуется серный ангидрид. Конечным продуктом реакции является аэрозоль серной кислоты или её раствор в дождевой воде, который подкисляет почву, обостряет заболевания дыхательных путей человека. Выпадение аэрозоля серной кислоты из дымовых факелов химических предприятий отмечается при низкой облачности и высокой влажности воздуха. Предприятия цветной и черной металлургии, а также ТЭС ежегодно выбрасывают в атмосферу десятки миллионов тонн серного ангидрида.

Оксид углерода образуется при неполном сгорании углеродистых веществ. В воздух он попадает в результате сжигания твердых отходов, с выхлопными газами и выбросами промышленных предприятий. Ежегодно этого газа поступает в атмосферу не менее 1250 млн. т. Оксид углерода является соединением, активно реагирующим с составными частями атмосферы и способствующим повышению температуры на планете и созданию парникового эффекта.

Оксиды азота. Основными источниками выброса являются предприятия, производящие азотные удобрения, азотную кислоту и нитраты, анилиновые красители, нитросоединения, вязкий шелк, целлулоид. За год в атмосферу поступает 20 млн. т окислов азота.

Соединения фтора. Источниками загрязнения выступают предприятия по производству алюминия, эмалей, стекла, керамики, стали, фосфорных удобрений. Фторсодержащие вещества поступают в атмосферу в виде газообразных соединений - фтороводорода или пыли фторида натрия и кальция. Соединения характеризуются токсическим эффектом. Производные фтора являются сильными инсектицидами.

Соединения хлора. Поступают в атмосферу от химических предприятий, производящих соляную кислоту, хлорсодержащие пестициды, органические красители, гидролизный спирт, хлорную известь, соду. В атмосфере встречаются как примесь молекул хлора и паров соляной кислоты. Токсичность хлора определяется видом соединений и их концентрацией. В металлургической промышленности при выплавке чугуна и при переработке его в сталь происходит выброс в атмосферу различных тяжелых металлов и ядовитых газов. Так, в расчете на 1 т передельного чугуна выделяется 12,7 кг сернистого газа и 14,5 кг пылевых частиц, определяющих количество соединений мышьяка, фосфора, сурьмы, свинца, паров ртути и редких металлов, смоляных веществ и цианистого водорода.

Сероводород и сероуглерод поступают в атмосферу отдельно или вместе с другими соединениями серы. Основными источниками выброса являются предприятия по производству искусственного волокна, сахара, коксохимические, нефтеперерабатывающие, а также нефтепромыслы. В атмосфере при взаимодействии с другими загрязнителями соединения серы подвергаются медленному окислению до серного ангидрида.

Аэрозоли (твердые частицы)

Взвешенные частицы представляют собой загрязняющую воздух субстанцию, состоящую из смеси твердых и жидких частиц, находящихся во взвешенном состоянии в воздухе. В современном понимании аэрозоли – это дисперсные системы с газовой дисперсионной средой и твердой или жидкой дисперсной фазой, иначе говоря, это взвесь твердых или жидких частичек в газе, чаще всего в воздухе. К природным аэрозолям можно отнести аэрозоли вулканического происхождения, облака, туманы, лесные и степные пожары; аэрозоли, образующиеся вследствие эрозии почв; пыльные бури, морские брызги; биогенные аэрозоли (пыльца, споры, микроорганизмы и др.). Аэрозолями антропогенного происхождения обычно считают аэрозоли, образующиеся в результате сжигания разнообразных видов топлива, выхлопные газы транспорта, выбросы промышленных предприятий, распыление пестицидов, т.е. всё то, что связано с хозяйственной деятельностью человека.

Твердые компоненты аэрозолей в ряде случаев особенно опасны для организмов, а у людей вызывают специфические заболевания (аллергия, атопическая астма и др.). В атмосфере аэрозольные загрязнения воспринимаются в виде дыма, тумана, мглы или дымки. Значительная часть аэрозолей образуется в атмосфере при взаимодействии твердых и жидких частиц между собой или с водяным паром. Средний размер аэрозольных частиц составляет 1 – 5 мкм. В атмосферу Земли ежегодно поступает около 1 куб. км пылевидных частиц искусственного происхождения. Большое количество пылевых частиц образуется также в ходе производственной деятельности.

Аэрозольные частицы отличаются большим разнообразием химического состава. Чаще всего в составе выбросов пыли обнаруживаются соединения кремния, кальция и углерода, оксиды металлов: железа, магния, марганца, цинка, меди, никеля, свинца, сурьмы, висмута, селена, мышьяка, бериллия, кадмия, хрома, кобальта, молибдена, а также асбест.

Еще большее разнообразие свойственно органической пыли, включающей алифатические и ароматические углеводороды, соли кислот. Она образуется при сжигании остаточных нефтепродуктов, в

процессе пиролиза на нефтеперерабатывающих, нефтехимических и других подобных предприятиях.

Поведение аэрозолей и пыли в природе определяется кроме химического состава их размерами.

Наиболее часто используются следующие размерные фракции взвешенных частиц:

- Общая пыль (TSP) – сумма взвешенных веществ: включает все находящиеся в воздухе частицы.
- РМ-10: используется для частиц с аэродинамическим диаметром менее 10 мкм.
- РМ-2,5: используется для частиц с аэродинамическим диаметром менее 2,5 мкм.
- РМ-1: используется для частиц с аэродинамическим диаметром менее 1,0 мкм.
- Грубая фракция (между 2,5 и 10 мкм).
- Мельчайшая частица (наночастица): используется для частиц с аэродинамическим диаметром менее 0,1 мкм.

Под аэродинамическим диаметром (РМ) понимается диаметр частицы с плотностью 1 г/см^3 , которая движется с той же скоростью при данных условиях, что и рассматриваемая частица (Wichmann-Fiebig, 2005).

Пыли и аэрозольные частицы, оседая на поверхности растений, закупоривают устьица, что затрудняет газообмен, транспирацию, мешает поглощению света, негативно воздействуя тем самым на метаболизм растений.

Органические загрязнители

В окружающей среде присутствуют сотни различных органических соединений антропогенного происхождения. Часть их обладает высокой токсичностью, способностью к накоплению в трофических цепях, устойчивостью в окружающей среде. Такие органические вещества входят в группу приоритетных загрязнителей.

Около 60 органических веществ в соответствии со *Стокгольмской конвенцией* подлежат контролю в объектах окружающей среды, сельскохозяйственных кормах, сырье и продуктах

питания. В перечень таких приоритетных загрязнителей входят следующие соединения:

- *пестициды* – альдрин, хлордан, ДДТ, дильдрин, эндрин, гептахлор, мирекс, хлордекон, эндосульфат, токсафен, гексахлорциклогексан, линдан, гептахлорэпоксид, атразин;
- *промышленные вещества* – полихлорированные бифенилы (ПХБ), гексабромбифенил, пентахлорфенол, октил- и нонилдихлорбензолы, пентахлорнитробензол, фталаты, 1,2-, 1,3- и 1,4-дихлорбензолы, 1,2,4-трихлорбензол, 1,2,4,5-тетрахлорбензол, пента- и гексахлорбензолы, хлорированные насыщенные углеводороды (хлорпарафины);
- *побочные продукты* – полихлорированные дибензо-п-диоксины (ПХДД), полихлорированные дибензофураны (ПХДФ), полициклические ароматические углеводороды (ПАУ);
- *металлорганические соединения* – ртути, свинца и олова (Майстренко, Ключев, 2004).

Из приведенного списка приоритетных загрязнителей 28 веществ входят в число *стойких органических соединений (СОЗ)*: альдрин, дильдрин, эндрин, хлордан, мирекс, ДДТ, гексахлорбензол, токсафен, гептахлор, ПХБ, ПХДД, ПХДФ, гексахлорбифенил, металлорганические соединения, ПАУ, хлордекон, эндосульфат, атразин, гексахлорциклогексан (ГХЦГ), пентахлорфенол, хлорпарафины, фталаты, октил- и нонилфенолы и др.

СОЗ, за исключением ПХДД и ПХДФ, используются в промышленности и сельском хозяйстве. ПХДД и ПХДФ образуются как примеси при производстве хлорсодержащей химической продукции, в процессе утилизации промышленных и бытовых отходов и др.

Ряд органических соединений при поступлении в окружающую среду легко трансформируются под действием света, давления, температуры, гидролиза и других внешних условий и процессов. Такие соединения объединяют в группу *малоустойчивых органических соединений (МУС)*. Они поступают в окружающую среду при производстве растворителей, полимеров, пестицидов, галогенированных фенолов и др. МУС представляют опасность для

окружающей среды в связи с возможностью трансформации в СОЗ, в частности в ПХДД, ПХДФ, ПХБ и ПАУ.

К приоритетным органическим загрязнителям, токсичным для растений, относятся синтетические яды, боевые отравляющие вещества (продукты гидролиза зарина, замана и V газов) и компоненты ракетного топлива.

В отдельную группу загрязнителей, именуемых *суперэкоотоксикантами*, включают соединения чрезвычайно высокой степени токсичности. Суперэкоотоксиканты обладают следующими особенностями:

- сверхаккумуляция в живых организмах, что не позволяет установить обоснованные уровни ПДК;
- низкие токсичные дозы, соизмеримые с пределами обнаружения современных аналитических методов;
- низкие концентрации, что затрудняет оценку их воздействия на окружающую среду;
- сложность аналитического контроля, что затрудняет их гигиеническое нормирование и контроль.

Из органических веществ к супертоксикантам относятся некоторые ПХДД (7 веществ), ПХДФ (10 веществ) и ПХБ (12 веществ).

Органические загрязнители чрезвычайно многочисленны и разнообразны. Приведем характеристику наиболее распространенных органических загрязняющих веществ.

Полиароматические углеводороды

Полиароматические углеводороды (ПАУ) – органические соединения, для которых характерно наличие в химической структуре двух и более конденсированных бензольных колец (см. рис. 3). В городском воздухе ПАУ находятся в основном в адсорбированном состоянии на частицах пыли. Такие частицы могут существовать в атмосфере в виде аэрозолей или взвесей до нескольких недель и переноситься с воздушными потоками на значительные расстояния (вплоть до трансконтинентальной миграции).

Образование и поступление ПАУ в окружающую среду связано также с микробиологическими и высокотемпературными естественными процессами (вулканическая деятельность, лесные пожары). Полициклические ароматические углеводороды являются сильными химическими канцерогенами. Такие соединения, как бенз(а)антрацен, бенз(а)пирен и овален, обладают ярко выраженными канцерогенными, мутагенными и тератогенными свойствами.

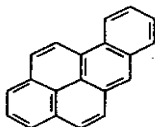


Рис. 3. Строение молекулы бенз(а)пирена

ПАУ способны трансформироваться в окружающей среде под действием физических и биологических факторов. ПАУ интенсивно поглощают УФ-излучение (320 – 420 нм) и быстро окисляются под действием света в атмосфере с образованием хинонов и карбонильных соединений. Другие превращения ПАУ в атмосфере связаны с их взаимодействием с оксидами азота NO_x. В результате образуются канцерогенные нитропроизводные (например, 1-нитропирен).

Для воздуха населенных мест установлена среднесуточная ПДК бенз(а)пирена – 1 нг/м³.

В природных или сточных водах ПАУ трансформируются в основном за счет биологических процессов. Микрофлора сточных вод и донных отложений способна разрушать до 40% ПАУ. ПДК бенз(а)пирена в поверхностных водах составляет 5 нг/л.

Микробиологическому разложению ПАУ подвергаются и в почве. Наиболее активно деструкция ПАУ протекает в кислых хорошо аэрируемых почвах. Содержание ПАУ в почвах представляет интерес в связи с дальнейшим поступлением в растения. Фоновые концентрации ПАУ зависят от типа почв и характера их использования.

Из сотен ПАУ различного строения, обнаруженных в объектах окружающей среды, постоянно контролируют бенз(а)пирен, являющийся наиболее типичным химическим канцерогеном окружающей среды. Бенз(а)пирен накапливается преимущественно в почве, в меньшей степени в воде. Из почвы он поступает в ткани растений и продолжает своё движение дальше по трофической цепи, при этом в каждом её звене содержание бенз(а)пирена в природных объектах возрастает на порядок.

Обычно содержание бенз(а)пирена в верхних горизонтах сельскохозяйственных почв, удаленных от промышленных центров, находится в пределах 5–8 нг/г. Почвы умеренного загрязнения содержат 20 – 30 нг/г бенз(а)пирена, значительно загрязненные почвы – 31 – 100 нг/г, сильно загрязненные – свыше 100 нг/г. Максимальное содержание ПАУ наблюдается в поверхностных слоях почвы. Гумусовые горизонты, содержащие большое количество органических веществ, обладают высокой поглотительной способностью, поэтому почва является местом накопления ПАУ благодаря их глобальному переносу и поступлению из антропогенных источников. Для почвы ПДК бенз(а)пирена составляет 20 нг/г.

Пестициды

В современном сельском хозяйстве без применения пестицидных препаратов невозможно получение высоких урожаев и высококачественных продуктов. Однако пестициды являются наиболее распространенными и токсичными загрязняющими веществами. Химические средства защиты растений (пестициды) представлены 30 классами химических соединений. В зависимости от природы и химической структуры все пестициды можно разделить на несколько больших групп:

- хлорорганические пестициды,
- фосфорорганические пестициды,
- карбаматы,
- ртутьорганические соединения,
- прочие органические соединения,
- неорганические соединения,
- природные средства (пиретрины),
- пиретроиды.

По назначению пестициды классифицируются следующим образом:

- инсектициды – для борьбы с насекомыми,
- репелленты – для отпугивания насекомых,
- аттрактанты – для привлечения насекомых,
- родентициды – для борьбы с грызунами,
- ратициды – для борьбы с крысами,
- нематоциды – для борьбы с нематодами,
- ларвициды – для борьбы с личинками насекомых,
- афициды – для борьбы с тлями и вшами,
- акарициды – для борьбы с клещами,
- овициды – для уничтожения яиц насекомых и клещей,
- моллюскоциды – для борьбы с моллюсками,
- фунгициды и фунгистатики – для борьбы с грибами и их спорами, бактериями и вирусами,
- гербициды – для борьбы с сорняками,
- альгициды – для уничтожения водорослей,
- арбоциды – для борьбы с древесно-кустарниковой растительностью,
- дефолианты – для удаления листьев растений,
- десиканты – для предуборочного подсушивания листьев,
- дефлоранты – для удаления избыточного количества цветков,
- регуляторы роста растений – для стимуляции или задержки фаз развития растений.

Большинство пестицидов помимо высокой токсичности обладают ярко выраженными кумулятивными свойствами. Пестициды по своим химическим свойствам в обычных условиях довольно инертны и практически не разлагаются в воде под действием кислот и щелочей. Наиболее распространенными механизмами трансформации пестицидов в окружающей среде являются фотохимические реакции (фотолиз) и микробиологические процессы. Продуктами фотохимического разложения большинства хлорорганических пестицидов выступают другие токсичные хлорорганические соединения и ПХБ (вторичное загрязнение). Интенсивность фотолиза пестицидов во многом зависит от климатических условий, в частности, от интенсивности солнечной радиации, величина которой

варьируется на разных широтах. Микробиологическое разложение пестицидов основано на использовании бактериями органического углерода. При этом образуются различные вещества, степень токсичности которых может быть более высокой, чем у исходного пестицида.

Полихлорированные диоксины и дибензофураны

Полихлорированные дибензо-*p*-диоксины (ПХДД) представляют собой большую группу гетероциклических полихлорированных соединений, основу которых составляют два ароматических кольца, связанных между собой двумя кислородными мостиками. Полихлорированные дибензофураны (ПХДФ) – это полихлорированные соединения, в которых ароматические кольца связаны одним кислородным мостиком (рис. 4).

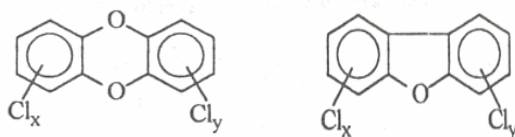


Рис. 4. Строение молекулы полихлорированных дибензо диоксинов и полихлорированных дибензофуранов

У ПХДД насчитывается 75 изомеров и у ПХДФ – 135. Реже встречаются бромированные аналоги указанных соединений.

Большинство ПХДД и ПХДФ являются бесцветными кристаллическими веществами, имеющими низкую гигроскопичность и высокую адсорбционную способность. Температура плавления их зависит от степени хлорирования. Эти соединения хорошо растворяются в органических растворителях и практически не растворимы в воде ($10^{-6} - 10^{-2}$ мг/л). Растворимость диоксинов в воде уменьшается по мере увеличения числа атомов в молекуле и практически не зависит от температуры.

Диоксины адсорбируются на частичках сажи, золы, пыли и донных отложениях, что способствует их накоплению и миграции в окружающей среде. ПХДД и ПХДФ имеют высокую термическую и

химическую устойчивость. Они стабильны в кислых и щелочных средах, устойчивы к действию окислителей. В почве период полураспада диоксинов превышает 10 лет, а в воде и донных отложениях достигает нескольких десятилетий. Термическое разложение диоксинов даже при 1200 °С обратимо.

В водных экосистемах концентрация диоксинов крайне ограничена и близка к пределу обнаружения современными методами. В водоёмах большая часть диоксинов адсорбируется в донных отложениях или на частицах суспензий. Исследования состава донных отложений используются для выявления локальных источников поступления диоксинов в водоемы. Донные отложения играют роль своеобразного «депо» техногенных диоксинов. В настоящее время в донных отложениях захоронены сотни тысяч тонн хлорсодержащих органических загрязнителей.

Содержание диоксинов в почвах фоновых территорий изменяется от 0,15 до 0,77 нг/кг. В зонах крупных промышленных центров их концентрация в почве достигают 150 – 300 нг/кг. Наличие диоксинов в почвах фоновых участков свидетельствует об их переносе с атмосферными осадками, пылью, весенними стоками и применением хлорорганических пестицидов, в частности гексахлорциклогексана (ГХЦГ). При поступлении в почву диоксины связываются с частицами почвы, концентрируясь преимущественно в верхнем слое почвы на глубине 5 – 10 см. Миграция диоксинов в почве протекает медленно (около 1 см в год). Однако при загрязнении почвы нефтепродуктами и другими органическими веществами, играющими роль растворителей, подвижность диоксинов резко возрастает. Такие условия возникают на нефтебазах, АЗС, свалках органических отходов.

Полихлорированные бифенилы (ПХБ)

Полихлорированные бифенилы (ПХБ) – это класс синтетических хлорсодержащих полициклических соединений, которые имеют общую формулу: $C_{12}H_{10-(x+y)}Cl_{(x+y)}$. На рис. 5 представлена структура ПХБ. Хлор может замещать атомы водорода при любом атоме углерода в молекуле ПХБ. Существует 209 изомеров ПХБ, различающихся числом и положением атома хлора в молекуле. Основной областью применения ПХБ являлось производство

диэлектрических жидкостей для трансформаторов и конденсаторов, а также красителей, пестицидов, смазочных материалов для турбин, для производства гидравлических систем, текстиля, бумаги, флуоресцентных ламп, телевизионных приемников. Такое широкое использование ПХБ было обусловлено их высокой термостойкостью, химической стабильностью, диэлектрическими свойствами, позволяющими применять вещества для производства изделий, в котором применение других охлаждающих агентов было сопряжено с высокой опасностью взрыва или воспламенения.

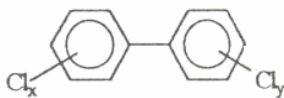


Рис. 5. Строение молекулы полихлорированных бифенилов

Высокая степень токсичности и канцерогенная опасность послужили поводом для отказа от промышленного использования ПХБ. В Японии в 1968 г у 16 тыс. человек были обнаружены симптомы отравления и многие из них умерли. Производство ПХБ было запрещено в 70-х гг. прошлого столетия из-за высокой токсичности большинства соединений этого класса. ПХБ являются постоянными органическими загрязнителями, которые аккумулируются в живых организмах.

По своим физико-химическим свойствам ПХБ характеризуются стабильностью к внешним воздействиям, высокой температурой разложения, фотоустойчивостью. ПХБ чрезвычайно слабо трансформируются в природных средах. Начиная с тетрахлорзамещенных ПХБ практически не поддаются биологической деструкции. ПХБ обладают низкой растворимостью в воде, которая в зависимости от изомера меняется от 0,007 до 0,2 мг/л. ПХБ хорошо растворяются в жирах и органических растворителях. В связи с этим они накапливаются в тканях живых организмов, богатых липидами.

ПХБ аккумулируются в природных средах и передаются через пищевые цепи. Их обнаруживают в продуктах животного и растительного происхождения, иногда их содержание достигает нескольких десятков мг/кг.

Благодаря своей высокой устойчивости и поглотительной способности почвы ПХБ, как и другие хлорорганические соединения, могут представлять опасность в течение длительного времени. При сильном загрязнении почвы выращенная на ней растительная продукция может содержать ПХБ.

Миграция ПХБ в биосфере связана со следующими факторами:

- перенос со сточными и поверхностными водами с загрязненных участков,
- перенос с пылью и автотранспортом,
- испарение с загрязненных поверхностей в теплое время года,
- перенос с воздушными потоками и атмосферными осадками,
- использование осадков городских очистных сооружений и загрязненных грунтов в качестве удобрений и при благоустройстве газонов и других зеленых насаждений,
- орошение водой, загрязненной ПХБ.

Проведенные во многих странах исследования показали, что ограничения и запрет на использование ПХБ пока не способствовали существенному снижению их содержания в природных средах.

Фенолы

Производные фенолов широко применяются во многих отраслях промышленности: в производстве ядохимикатов, лаков, красок, синтетических смол, поверхностно-активных веществ и др. По сравнению с другими органическими загрязнителями фоновое содержание фенолов существенно выше. Низшие представители растворимы в воде, на воздухе они постепенно окисляются с образованием менее токсичных продуктов. Высшие фенолы (октил- и нонилфенолы) проявляют высокую токсичность и включены в список СОЗ. Галогенированные фенолы также характеризуются повышенной токсичностью. Хлорфенолы поступают в окружающую среду в основном при использовании хлорорганических пестицидов или с промышленными выбросами. Под влиянием внешних факторов хлорфенолы превращаются в диоксины.

Особенно сильно страдают от загрязнения фенолами водные животные и растения.

Фталаты

Фталаты являются сложными эфирами фталевой кислоты (рис. 6). Они представляют собой твердые или жидкие вещества, обладают высокой термо-, фото- и химической стабильностью. Фталаты широко применяются в качестве пластификаторов в производстве различных полимерных материалов промышленного, бытового, пищевого и медицинского назначения, при производстве косметических средств. Фталаты выделяются в окружающую среду во время горения отходов на свалках и мусоросжигательных печах.

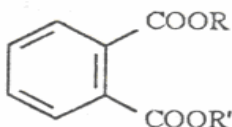


Рис. 6. Строение молекулы фталатов

Ввиду способности фталатов к миграции из полимеров в окружающую среду они включены в список приоритетных органических соединений. Фталаты достаточно устойчивы и способны накапливаться в окружающей среде. Их обнаруживают в воде и донных отложениях водоёмов, расположенных за сотни километров от крупных промышленных предприятий.

Из почвы фталаты поступают в растения. Картофель, ячмень и ряд других культурных растений могут накапливать до 0,5% фталатов от их общего содержания в почве.

Лишь недавно появились данные о влиянии фталатов на человека. Фталаты вызывают мутагенный и эмбриотоксический эффект. С 2002 г. в странах ЕС запрещено использование фталатов при производстве косметики.

Металлорганические соединения

Органические соединения олова представляют собой вещества типа R_4Sn , R_3SnX , R_2SnX_2 и $RSnX_3$, где R – органический радикал, X – галоген, OH^- , $RCOO^-$ и др.

Оловоорганические соединения представляют собой бесцветные жидкости или твердые вещества. В большинстве случаев они плохо растворяются в воде. Растворимость в органических веществах у разных соединений различна.

Органические соединения олова широко применяют в качестве стабилизаторов при производстве полиуретанов, пестицидов, красок. Добавление соединений олова к полимерам предотвращает их деструкцию и химическое разрушений даже при 180 – 200 °С. Как биологически активные вещества они используются для борьбы с болезнями и вредителями. Производство оловоорганических соединений измеряется тысячами тонн в год и постоянно растет. Соединения типа R_4Sn из-за высокой токсичности в промышленности практически не применяются, но служат исходным сырьем для производства других оловоорганических соединений. Высокой токсичностью обладают также тетраэтил- и тетраметил олово.

Положительным свойством металлоорганических соединений олова является их способность разлагаться под действием почвенных микроорганизмов и на свету под действием кислорода. Продукты биологического и химического разложения практически не токсичны, они представляют собой углеводороды и минеральные соединения олова. В водных средах оловоорганические соединения быстро гидролизуются с образованием солей.

Органические соединения свинца применяют в качестве антидетонаторов в двигателях внутреннего сгорания. Их используют также в производстве бактерицидов и фунгицидов в составе красок для обработки подводных сооружений и судов.

Наиболее широко используется тетраэтилсвинец. В бензине содержание этого соединения составляет от 1,5 до 4 мл/кг. Тетраэтилсвинец представляет собой бесцветную маслянистую жидкость с неприятным запахом и температурой кипения 195 °С. В воде он практически не растворим, но хорошо растворяется в жирах и липидах, хорошо адсорбируется пористыми материалами (древесиной, штукатуркой). Соединение обладает способностью к кумуляции в живых организмах.

Тетраэтилсвинец относительно быстро разлагается в окружающей среде до углеводородов и неорганических соединений. В выхлопных газах автомобилей свинец присутствует в основном в виде аэрозолей и мигрирует в составе субмикронных частиц. Среднее

содержание свинца в атмосферном воздухе составляет $0,1 - 250 \text{ нг/м}^3$. На урбанизированных территориях США и Европы концентрация свинца в воздухе находится в диапазоне $120 - 2700 \text{ нг/м}^3$. Предельно допустимая концентрация тетраэтилсвинца в воздухе составляет 100 нг/м^3 .

От добавления тетраэтилсвинца в топливо в основном отказались. В Европейском союзе запрет на использование этилированного бензина вышел в 2000 г. Отдельные страны-участницы ЕС ввели запрет на него еще раньше. Свинец обладает высокой кумулятивной способностью в природных объектах и имеет очень большой период выведения из почвы. Несмотря на использование свободного от свинца топлива и катализаторов, в придорожных экосистемах постоянно обнаруживается содержание свинца, что представляет экологическую проблему (Wegelin, 1997).

В почвах свинец присутствует в основном в малоподвижной форме. Его содержание в водорастворимой форме составляет $1,4\%$, в обменной – 10% от валового. С органическим веществом почвы связано около 8% свинца. На минеральную часть загрязненных почв приходится около 79% общего содержания свинца. Концентрация свинца в почвах колеблется от 1 до 80 мг/кг при среднем содержании 16 мг/кг .

Органические соединения ртути благодаря их высокой фунгицидной и бактерицидной активности широко применяются в сельском хозяйстве для протравливания семян. Ароматические соединения ртути обладают сильными гербицидными свойствами, однако из-за высокой устойчивости в окружающей среде их использование запрещено. Кроме того, ртутьорганические соединения в составе бактерицидных эмалей используются для защиты (импрегнирования) древесины, бумаги и текстиля от плесневых грибов.

По сравнению с другими металлорганическими соединениями ртутьорганические вещества более токсичны для живых организмов. Они являются блокираторами HS-групп биологических молекул. Среди органических соединений ртути, участвующих в глобальном круговороте, особое место в силу своей токсичности занимают метилпроизводные ртути. Они образуются в природных условиях при метилировании неорганической ртути в водной среде. Метилртуть

прочно связывается белками водной биоты и концентрируется в живых организмах на вершине водной пищевой цепи.

Фосфорорганические соединения

Класс фосфорорганических соединений используется главным образом в качестве пестицидов. По сравнению с хлорорганическими пестицидами это менее устойчивые и менее опасные для окружающей среды вещества. Одними из самых распространенных фосфорорганических ксенобиотиков являются метилфосфоновая кислота и ее производные.

Метилфосфоновая кислота (МФК) представляет собой конечный продукт гидролиза фосфорорганических отравляющих веществ. Она может попадать в окружающую среду в качестве продукта разложения сильнодействующих ядовитых веществ: зарина, зомана, V-газов. МФК используется также как пластификатор при производстве пластмасс. МФК – это кристаллическое вещество с температурой плавления 104-106 °С. Она является кислотой средней силы, хорошо растворяется в воде. МФК устойчива в природных условиях и сохраняется в почве десятилетиями (Скугорева и др., 2008).

Таким образом, химическое загрязнение – это самый сложный антропогенный процесс. Он имеет чрезвычайно многообразные источники, а результатом его является многообразие загрязняющих веществ. Прогнозировать поведение загрязняющих веществ в окружающей среде очень трудно. Их миграция в объектах природы осложняется процессами физической, химической и биологической трансформации, которая несёт опасность вторичного загрязнения.

Контрольные вопросы

1. Дайте определение химического загрязнения.
2. Что понимают под устойчивостью растений к химическому загрязнению?
3. Какие физико-химические показатели загрязняющих веществ определяют их поведение в объектах природы?
4. Какие экотоксикологические свойства загрязняющих веществ Вы знаете?
5. Какие нормативы содержания загрязнителей в объектах природы Вам знакомы?
6. Какие нормативы поступления загрязнителей в окружающую среду Вам известны?
7. Назовите источники неорганических и органических загрязняющих веществ.
8. Назовите основные группы загрязняющих веществ.
9. Что такое аэрозольное загрязнение?
10. Охарактеризуйте основные свойства органических загрязняющих веществ.
11. Назовите группы пестицидов по их назначению.
12. Дайте понятие стойких органических загрязнителей и суперэкоотоксикантов.

Глава 2. Механизмы поступления загрязняющих веществ в растения

2.1. Поступление тяжелых металлов в растения

Процессы поступления загрязняющих веществ в растения отличаются достаточной сложностью и зависят от разных факторов:

- характера и концентрации загрязняющего вещества,
- морфологических особенностей растений,
- физиологических особенностей растений,
- возраста растений,
- условий окружающей среды.

Наземные растения способны поглощать тяжелые металлы двумя путями – через корни и через поверхность листовых пластинок.

Поступление тяжелых металлов через корни

Механизм корневого поглощения тяжелых металлов включает пассивное поступление ионов в клетку по градиенту концентрации и активный перенос элементов против градиентов концентрации. Соотношение активного и пассивного механизмов поступления тяжелых металлов во многом зависит от их концентрации в почве, а также от видовых особенностей анатомического строения корня. При низком содержании тяжелые металлы поглощаются растениями активно посредством метаболических механизмов. При больших количествах тяжелых металлов их поступление осуществляется пассивно путем диффузии в свободное пространство корня.

Тяжелые металлы из почвы поглощаются в форме ионов или хелатированных комплексов. Первые этапы поглощения тяжелых металлов корнем носят неселективный характер. Поглощение осуществляется путем физико-химической адсорбции клеточной стенкой и апопластом. С участием обменной адсорбции корнями растений поглощаются кадмий, цинк, медь, ртуть и ряд других металлов. Последующие этапы поглощения характеризуются затратой энергии и избирательным поглощением элементов с участием ионных каналов и переносчиков. Предполагают, что процесс переноса

большинства двухвалентных тяжелых металлов осуществляется одними и теми же ионными переносчиками. Белки ZIP (от англ. *Zinc iron permease*), а также цинкрегулируемые переносчики ZRT (от англ. *Zinc-regulated transporter*) и железорегулируемые переносчики IRT (от англ. *Iron-regulated transporter*) образуют большое семейство переносчиков переходных металлов в растениях. Они выполняют различные функции, связанные с переносом цинка, железа, меди и других металлов.

Поглощение тяжелых металлов является элементспецифичным процессом. Установлено, что кадмий, бром и цезий очень легко поглощаются растениями, в то время как барий, титан, селен и свинец поглощаются чрезвычайно слабо. Существенное влияние на поглощение тяжелых металлов оказывают свойства почвы:

- тип,
- химический состав,
- уровень кислотности,
- содержание органического вещества,
- гранулометрический состав,
- емкость катионного обмена и др.

Большое значение для поступления металлов в растения имеют антагонизм и синергизм между отдельными ионами. В частности, свинец подавляет поглощение и дальнейший транспорт цинка, марганца и железа. Установлен антагонизм между кадмием, цинком, кальцием, железом, марганцем и медью.

Поглощенные корнем ионы транспортируются по апопласту и симпласту до эндодермы и далее в базальные части корня. В центральный цилиндр ионы поступают через молодую эндодерму со слабо развитыми поясками Каспари и частично через избирательно проницаемые мембраны протопласта в эндодерме. Предполагается общий механизм транспорта для многих ионов тяжелых металлов. Из корней ионы металлов транспортируются с транспирационным током по сосудам ксилемы в выше лежащие органы. Считается, что тяжелые металлы перемещаются в растении в ионной форме, а также в комплексе с аминокислотами или органическими кислотами. Ионы металлов могут транспортироваться также по сосудам флоэмы от корня к листьям, между листьями и обратно к корням. Во флоэмном

соке обнаружены различные виды комплексообразователей – металлсвязывающие белки, никотинамины, цитраты, которые, вероятно, участвуют в транспорте тяжелых металлов.

Скорость поглощения и транспорта тяжелых металлов у растений имеет видовую специфику, а также зависит от элемента. Например, цинк и кадмий поглощаются и транспортируются одинаковыми путями, однако подвижность цинка выше, чем у кадмия.

Поступление тяжелых металлов через листья

Часть токсичных элементов проникает в организм растения через листья из атмосферы. На поверхность листа загрязнители поступают в виде твердых или аэрозольных частиц. В зависимости от размеров и состава они могут

- смываться на землю,
- растворяться и поглощаться клетками листа,
- поступать через устьица во внутреннюю среду, иногда закупоривая устьица,
- менять оптические свойства листа за счет покрывания его слоем пыли,
- взаимодействовать между собой, иногда меняя активность.

Процесс поступления загрязнителей через лист можно разделить на следующие стадии:

- 1) сорбция загрязнителей поверхностью листа,
- 2) диффузия через устьица или межклетники,
- 3) растворение,
- 4) транспорт в соединительную ткань и сосуды,
- 5) накопление в тканях.

Накопление тяжелых металлов растениями

Растения, относящиеся к разным семействам, обладают разной способностью накапливать тяжелые металлы. Содержание металлов может различаться при этом в 100 и более раз. Культурные растения, как правило, содержат меньше тяжелых металлов по сравнению с дикорастущими видами даже в пределах одних семейств. Разные виды

и сорта растений различаются способностью накапливать тяжелые металлы при одинаковых концентрациях элементов в среде. Например, в условиях атмосферного загрязнения у лиственных пород деревьев во всех органах содержание цинка, кадмия и свинца существенно выше, чем у хвойных. Овощные культуры при выращивании на почвах, загрязненных кадмием, по-разному накапливают токсичный элемент. Концентрация металла в шпинате, салате, сельдерее и капусте выше, чем в томатах, кукурузе, бобах и горохе.

Накопление металлов зависит от возраста растений. У овса в надземных органах тридцатидневных проростков содержание свинца снижается по сравнению с содержанием в семидневных растениях до 14 раз (в зависимости от содержания в субстрате). У бобовых, напротив, установлено повышение содержания свинца и цинка от фазы 4-го листа к стадии созревания семян. У пшеницы с возрастом содержание цинка в надземной биомассе повышается, а кадмия – уменьшается.

По характеру накопления тяжелых металлов растения делят на три группы:

- исключители (эксклудеры) – содержание тяжелых металлов в тканях ниже, чем в окружающей среде,
- индикаторы – содержание тяжелых металлов в тканях и окружающей среде одинаково,
- аккумуляторы – содержание тяжелых металлов в больших концентрациях, чем в окружающей среде.

Иногда отдельные органы и ткани одного растения могут обладать свойствами исключителя, индикатора и аккумулятора. В условиях загрязнения окружающей среды очень важно учитывать аккумуляционную способность растений при выборе участков для их возделывания.

Растения-гипераккумуляторы тяжелых металлов

К группе гипераккумуляторов (сверхнакопителей) относятся растения, накапливающие в побегах металлы в концентрациях, на 1 – 3 порядка больших, чем другие виды растений. В настоящее время

найденно около 400 видов растений-гипераккумуляторов, которые принадлежат к 45 семействам. Некоторые представители растений гипераккумуляторов некоторых тяжелых металлов приведены в табл. 5.

Подавляющая часть видов гипераккумуляторов относится к сверхнакопителям никеля (около 75% видов). Способностью гипераккумуляции цинка, кобальта и меди обладает ограниченное число видов: около 20 – 30. Гипераккумуляция кадмия и свинца – еще более редкое явление среди растений, к высокому накоплению этих чрезвычайно токсичных металлов способны только единичные виды – главным образом *Arabidopsis halleri* и *Thlaspi caerulescens*.

Таблица 5

Виды растений-гипераккумуляторов (по Прасад, 2003)

Вид растения	Накапливаемый металл
<i>Arabidopsis halleri</i>	Cd, Zn
<i>Armeria maritima</i>	Pb, Zn
<i>Brassica juncea</i>	Cd, Cu, Ni, Pb, Se, Zn
<i>Helianthus annuus</i>	Pb
<i>Thlaspi caerulescens</i>	Cd, Pb, Zn
<i>Thlaspi calaminarie</i>	Zn
<i>Sedum alfredii</i>	Cd, Zn
<i>Viola calaminaria</i>	Zn

Минимальные концентрации разных металлов, позволяющие относить растения к гипераккумуляторам, существенно различаются (табл. 6).

Таблица 6

Минимальные концентрации металлов в надземных органах, позволяющие относить растения к группе гипераккумуляторов (по Brooks, 1998; *Baker, Brooks, 1989; цит. по: Титов и др., 2007)

Металл	Концентрация, мг/кг сухой массы
As, Cd	100
Co, Cr, Cu, Ni, Pb	1000
Mn, Zn*	10000

Механизмы гипераккумуляции

Механизмы сверхнакопления металлов и устойчивости растений по отношению к ним в настоящее время еще сравнительно мало изучены. Предложено несколько гипотез касающихся механизмов гипераккумуляции.

Согласно одной из гипотез гипераккумуляторы обладают эффективной системой поглощения металлов. При этом гипераккумуляторы способны преодолевать физиологические барьеры, препятствующие поступлению и транспорту тяжелых металлов.

Другая гипотеза связана с повышенной способностью некоторых растений транспортировать металлы в компартменты или органы с низкой физиологической активностью, из которых металлы впоследствии удаляются (например, старые листья). При этом опадающие листья гипераккумуляторов обогащают почву тяжелыми металлами и подавляют рост других видов растений, обеспечивая гипераккумуляторам преимущества в конкурентных взаимоотношениях.

Большинство гипераккумуляторов обладают высокой естественной (эволюционно приобретенной) устойчивостью к накапливаемому металлу. Однако, как показывает ряд исследований, у *Arabidopsis halleri* способность к аккумуляции кадмия и механизмы устойчивости находятся под независимым генетическим контролем.

Растения-гипераккумуляторы и их геномы используются для фиторемедиации загрязненных тяжелыми металлами почв. В связи с этим поиск новых видов растений-сверхнакопителей и изучение механизмов гипераккумуляции имеет огромное научное и практическое значение.

Распределение тяжелых металлов по органам растений

Распределение тяжелых металлов по органам растений определяется главным образом свойствами металлов и видовыми особенностями растений и в большинстве случаев не зависит от сезонных и эдафических условий. По мнению некоторых авторов, распределение металлов в растениях обусловлено особенностями генотипа в большей мере, чем процесс накопления элементов. В связи

с этим виды растений и даже их сорта могут существенно различаться по распределению тяжелых металлов между органами.

В целом распределение металлов в растениях происходит следующим образом: корень>стебель>лист>плоды (семена) (Ильин, 1991). В среднем надземные органы содержат в 10 – 15, а по некоторым данным – в 20 раз меньше тяжелых металлов, чем корни растений. Способность корней задерживать тяжелые металлы ограничивает их дальнейший транспорт в надземные органы. В то же время многие исследования показывают, что с повышением содержания тяжелых металлов в среде их аккумуляция увеличивается как в корнях, так и в надземной части – стеблях, листьях и генеративных органах.

Установлено, что содержание цинка, кадмия и свинца в побегах однолетних растений может варьировать от 6 до 46% от общего содержания элементов в растении. Многие исследования говорят о перемещении некоторых тяжелых металлов в генеративные органы и семена. Так, кадмий обнаружен в семенах кукурузы, овса и гречихи. Растения-аккумуляторы накапливают значительное количество металлов в побегах, в то время как для растений-исключителей характерно высокое накопление металлов в корнях.

Следует отметить, что накопление тяжелых металлов в надземных органах до определенного уровня не оказывает токсического действия на растения. При сильном загрязнении содержание тяжелых металлов в надземной части резко повышается, что приводит к угнетению роста, развития и основных физиологических функций растений.

Распределение тяжелых металлов в тканях растений

Из тканей растений ризодерма и кора корня в наибольшей мере накапливают тяжелые металлы. При повышении концентрации металлов в среде усиливается их накопление в других тканях корня: эндодерме – и происходит дальнейший транспорт в стель. Тяжелые металлы могут поступать и в зону роста корня, что подтверждается радиографическими и спектрометрическими исследованиями. В апикальной меристеме главного и боковых корней пшеницы обнаруживаются токсичные элементы – цинк и кадмий.

В надземных органах тяжелые металлы накапливаются в основном в эпидермисе листьев и в меньшей степени – в клетках мезофилла. Однако в зависимости от видовых особенностей растений металлы могут в одинаковых количествах содержаться в мезофилле и эпидермисе листа. На распределение металлов по тканям оказывает влияние их концентрация в среде. При низкой концентрации (0,002 мМ/л) 80% (от общего содержания в листе) цинка накапливается в клетках мезофилла. При повышении концентрации в среде до 0,4 мМ/л многократно возрастает содержание цинка в эпидермисе листа, а в мезофилле – только в 2,5 раза. Такое распределение цинка в тканях листа связано, вероятно, с его физиологической ролью при низкой концентрации и с механизмами защиты хлоропластов и процесса фотосинтеза при высоком содержании.

Распределение тяжелых металлов в клетке

Значительная часть поступивших в растение металлов задерживается в клеточной стенке. Данное явление характерно для клеток как корня, так и листа. Причём доля связывания металлов клеточной стенкой весьма существенна: достигает 64 – 77% от общего содержания в клетке. Фиксация тяжелых металлов в клеточных стенках является, по-видимому, одним из важнейших механизмов устойчивости к их токсическому действию.

При высокой концентрации тяжелых металлов в почвенном растворе их ионы проникают через клеточную стенку и плазмолемму в цитоплазму клетки. Избыток ионов тяжелых металлов удаляется при этом в вакуоли. Содержание металлов в вакуолях клеток может быть внушительным. Так, в опытах Бруне с коллегами (Brune et al., 2005) установлено, что в вакуолях клеток листа ячменя содержится 63% цинка и 73% кадмия (от общего содержания в клетке). Ионы кадмия в очень высоких концентрациях накапливаются в вакуолях трихом (клетках эпидермальных волосков), образуя там аморфные кристаллы размером до 150 мкм.

В хлоропластах, митохондриях и ядре обнаруживается незначительное количество тяжелых металлов. Их содержание в этих физиологически важных органах остается практически неизменным при существенном повышении концентрации металлов в среде. В исследованиях Бруне с коллегами (Brune et al., 2004) выявлено, что

при повышении содержания цинка в среде до 200 раз концентрация металла в хлоропластах листьев ячменя не меняется. Судя по другим исследованиям, свинец практически не поступает в хлоропласты. Таким образом, тяжелые металлы не накапливаются в хлоропластах. Однако в мембранах хлоропластов обнаружены переносчики тяжелых металлов: Cd/Zn-транспортирующая АТФаза, что свидетельствует о возможности транспорта металлов в хлоропласты.

У морских водорослей, лишенных клеточной стенки и вакуоли, в хлоропластах накапливается до 50-60% поглощенного кадмия. Таким образом, при отсутствии в клетке компартментов, резервирующих тяжелые металлы, возможно их накопление в хлоропластах.

Опыты с радиоактивно меченым цинком показывают, что он может накапливаться в рибосомальной, ядерной и митохондриальной фракциях клеток некоторых растений. Свинец обнаружен в ядрах и митохондриях клеток корней проростков редьки.

Таким образом, растения способны накапливать не только элементы, играющие важную физиологическую роль, но и токсичные элементы, функциональное значение которых еще не изучено. На организменном уровне содержание металлов в растении снижается в направлении от корня к генеративным органам. На уровне тканей большая часть тяжелых металлов локализуется в ризодерме, коре и эпидермисе. В клетках токсичные элементы резервируются в физиологически менее значимых органоидах – вакуоли и клеточной стенке. Следовательно, растения обладают системой механизмов снижения токсического действия тяжелых металлов на физиологически важные органы и ткани.

2.2. Поступление газообразных загрязнителей в растения

Токсичные газообразные соединения проникают в растения разными путями:

- при газообмене через устьица,
- с атмосферными осадками,
- с пылью и аэрозольными частицами, осаждающимися на поверхности листа и побегов.

Токсичный газ, попадая в лист, растворяется в воде клеточных стенок, в результате чего образуется кислота или щелочь, которые взаимодействуют с веществами цитоплазмы. Поступление токсических неорганических соединений в листья условно можно разделить на три фазы:

- 1) сорбция кутикулярным слоем и клетками эпидермиса;
- 2) диффузия через устьичные щели внутрь листа и растворение в воде, насыщающей оболочки клеток, выстилающих дыхательные полости;
- 3) передвижение от мест поглощения к соседним тканям и накопление в клетках (Илькун, 1978).

Скорость проникновения токсических газов через покровные ткани зависит от размеров их молекул или ионов. Интенсивность поступления газообразных загрязнителей в листья зависит от климатических условий. Она увеличивается при гидратации – в период осадков, туманов, выпадения росы. Поступление токсических веществ в листья через покровные ткани при неблагоприятных погодных условиях, например, при длительной летней засухе менее интенсивно, хотя полностью не прекращается.

Некоторые газообразные токсиканты (соединения углерода, серы, азота) в низких концентрациях могут служить источником необходимых растению минеральных элементов. В этом случае клетка использует механизмы активного транспорта ионов через плазмалемму. В общих чертах этот механизм действует согласованно с клеточным метаболизмом до тех пор, пока ионы или другие вещества не нарушают внутриклеточных реакций.

Поступающие в лист фитотоксиканты неравномерно распределяются в пределах листовой пластинки и всего растения. Большинство их транспортируется по ксилеме в верхнюю часть или на края листовой пластинки. Проникшие в цитоплазму токсические соединения сосредотачиваются в основном в вакуолях.

Транспорт газообразных соединений по растению можно представить следующим образом. Через кутикулу газы диффундируют в клеточные стенки эпидермиса. Затем поглощенные и растворенные газы частично проникают в клетки эпидермиса. Однако большая часть газов распространяется по межклетникам, достигает

проводящих сосудов и вовлекается в транспорт к другим органам и тканям.

В случае поступления через устьица токсические газы насыщают оболочки клеток, выстилающих дыхательные полости и каналы, растворяются в воде. Одна часть газов проникает в клетку, другая - вместе с током воды транспортируется по жилкам до мест потребления.

Однако не все элементы распределяются в растении по указанному пути. Распределение токсических веществ разной химической природы в пределах листовой пластинки и всего растения контролируется не структурой проводящих тканей, а избирательным поглощением каждого из них и зависит от концентрации токсического вещества, скорости его поступления в лист и передвижения по сосудам. При медленном поступлении, но быстром оттоке по ксилемным сосудам токсические соединения сосредотачиваются на верхушке и периферии листа, в результате чего происходят глубокие и необратимые нарушения. В условиях постоянного загрязнения воздуха по краям листа обнаруживается иногда в 50 раз больше фтора, окислов серы, азота, чем в срединной его части (Илькун, 1978). Кроме того, вместе с транспортными метаболитами из сформированных листьев экспортируется часть накопленных токсических веществ. Значительное накопление в молодых листьях токсических веществ, поступающих из средневозрастных листьев, может вызвать их гибель и опадение. Аккумулирующиеся в побегах путем оттока из листьев и притока из корней токсические соединения передвигаются к меристематическим тканям в период их активного состояния и отрицательно влияют на рост побегов, листьев и формирование генеративных органов.

Накапливаясь в тканях листа сверх допустимого уровня, токсикант вызывает у растений различные нарушения в структурной организации и функциональной деятельности.

2.3. Поступление органических загрязнителей в растения

Для охраны растений от болезней и вредителей используются инсектициды, фунгициды и другие хлорорганические соединения. В случае обработки этими пестицидами растений листья, стебель, корни непосредственно контактируют с химическим веществом, которое

влияет на метаболизм растительных систем. Гербициды, дефолианты и другие химические вещества, используемые в сельском хозяйстве, оказывают прямое воздействие на растительность. Благодаря избирательному действию они повреждают большую часть дикой флоры полей, за исключением культивируемых растений.

Растения способны поглощать пестициды и сохранять их сравнительно долгое время в тканях. Пестициды могут легко проникать в растения через корни, особенно в случае предварительной обработки семян или внесения препаратов в почву. Пестициды проникают в корни через мембраны клеток благодаря своей высокой растворимости в липидах.

Поглощение пестицидов корнями происходит, вероятно, аналогично поглощению питательных веществ, в результате диффузии, обменной адсорбции и активного переноса молекул и ионов. Поступление пестицидов в растения может носить пассивный характер. Одновременно пестициды могут поступать и метаболическим путем, когда, адсорбированные на внешней поверхности цитоплазмы клеток корней, они сразу включаются в биохимические процессы. Интенсивность поступления пестицидов через корни повышается с увеличением их дозы.

Пестициды могут поступать в растения через листья и транспортироваться в другие органы.

На поступление пестицидов в организм растений оказывают влияние внешние факторы и особенности морфо-биологические особенности растений. Скорость поступления пестицидов зависит от температуры, влажности атмосферы, интенсивности освещения, реакции почвенного раствора.

Толщина кутикулы, доля в ней воска, наличие волосков на листьях существенно влияют на поступление пестицидов. Возраст растений и фаза развития также играют большую роль в поглощении и распределении пестицидов.

По механизмам действия пестициды делят на контактные и системные.

Контактные пестициды действуют в местах соприкосновения тканей растений с препаратом.

Системные пестициды – вещества, способные передвигаться по сосудистой системе растения. К настоящему времени системные

препараты известны во всех группах пестицидов. Особенно эффективны системные гербициды.

Наличие остатков пестицидов в растительной сельскохозяйственной продукции связано главным образом с нарушением правил и превышением норм их использования.

Низшие растения, например, одноклеточные водоросли, имеют способность накапливать пестициды, поступающие из воды, что приводит к торможению процессов фотосинтеза и уменьшению продуктивности водных биологических систем.

Регламенты содержания пестицидов в природных средах не предусматривают учета их возможного поступления в организм человека в комбинации с другими токсичными соединениями или друг с другом. Известно, что пестициды усиливают неблагоприятные эффекты, вызываемые нитратами и нитритами, увеличивая экзогенный синтез нитрозаминов, обладающих сильным канцерогенным действием. В связи с этим остаточное количество пестицидов в продуктах питания, даже не превышая допустимых уровней, может оказывать неблагоприятное хроническое действие на организм человека, поступать в цепи питания сельскохозяйственных животных и с их продукцией попадать в организм человека.

Контрольные вопросы

1. Назовите основные механизмы поступления загрязняющих веществ в растения.
2. От чего зависит интенсивность поступления загрязнителей в растения?
3. Назовите стадии поступления неорганических загрязнителей через листья.
4. Дайте определение гипераккумуляции тяжелых металлов.
5. На чём основано явление гипераккумуляции?
6. Назовите основные закономерности дифференциации тяжелых металлов в клетке, тканях и органах растений.
7. Назовите механизмы поглощения газообразных загрязнителей растениями.
8. Как происходит поглощение органических загрязнителей растениями?

Глава 3. Влияние загрязняющих веществ на растения

3.1. Реакция растений разных систематических групп на химическое загрязнение

Воздействие тяжелых металлов на водоросли

Морфобиологическая характеристика водорослей

Водоросли – группа низших растений, включающая одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы. Размеры слоевища (таллома) составляют от нескольких долей микрометра до десятков метров. У водорослей нет дифференциации на специализированные ткани: фотосинтезирующие, поглощающие и проводящие. Питательные вещества поглощаются всей поверхностью организма.

Водоросли – это преимущественно водные споровые растения. Однако значительная часть водорослей обитает и на суше: в почве, на коре деревьев, на поверхности камней. Жизнь этих водорослей также тесным образом связана с водой, которая поступает из атмосферы, грунтовых вод, туманов, рос и др.

В почвах обитает около 2 тыс. видов водорослей. На 1 г почвы приходится 30 – 85 тыс. клеток водорослей, а на 1 га площади – от нескольких десятков килограммов до нескольких тонн биомассы. Почвенные водоросли оказывают влияние на средообразующие параметры: pH, содержание кислорода, содержание органического вещества. Многие сине-зеленые водоросли обладают способностью азотфиксации, участвуя в круговороте азотистых веществ в почве и биосфере в целом. Водоросли, являясь автотрофными организмами, вносят существенный вклад в первичную продукцию биосферы. Годовая продукция водорослей составляет около 550 млрд. т, или около 25% общей продукции органического вещества (Жизнь растений, 1977).

Аккумуляция тяжелых металлов водорослями

Неразвитость барьерных механизмов, большая площадь соприкосновения со средой, активность жизненных процессов в клетках обуславливают высокую способность водорослей к аккумуляции загрязняющих веществ.

В модельных опытах с сине-зеленой водорослью *Chlorococcus parisi* было показано, что при наличии в среде 2 мг/кг кадмия, меди и цинка около 90% их количества связывались клетками в течение 1 мин. Через 10 мин связывание металлов было практически полным. Исследования накопления никеля, меди и кадмия в лабораторных условиях позволили установить преимущественное накопление металлов внутри клеток, а не на клеточных оболочках. Клетки обладают способностью выводить часть токсичного элемента кадмия, накапливая при этом физиологически необходимые ионы никеля.

Поглощение металлов клетками водорослей в значительной мере зависит от уровня кислотности среды. Адсорбция клеточными стенками металлов становится интенсивней с повышением значения pH. Снижение уровня pH приводит к десорбции металлов. Существенное влияние на поглощение металлов оказывают и антагонистические отношения между ними.

Реакция водорослей на действие тяжелых металлов

Водоросли проявляют высокую чувствительность к действию тяжелых металлов. Основные изменения в клетках водорослей под влиянием тяжелых металлов состоят в изменении пигментного комплекса, соотношения хлорофиллов и каротиноидов, снижении фотосинтетической активности и уменьшении прироста биомассы, а также в изменении проницаемости клеточных мембран, нарушении ионного обмена клеток и снижении нитрогеназной активности.

Токсическое воздействие разных тяжелых металлов на водоросли существенно различается. В лабораторном эксперименте с *Chlorella saccharophila* установлено снижение интенсивности роста на 50% при воздействии в течение 96 ч металлов в следующих концентрациях: Cd – 0,11; Cu – 0,55; Zn – 7; Pb – 63,8 мг/л (Rachlin et al., 1982). У водоросли *Nostoc incerta* наблюдалось уменьшение

темпов роста на 50% при культивировании ее в течение 96 ч при концентрации Cd – 26,8; Pb – 52,9; Zn – 154,5; Cu – 164 мкМ.

Для вида *Cladophora fracta* установлен ряд убывания токсичности металлов: Sn>Cu>Co>Mn>Fe>Zn. При этом пороговыми концентрациями являлись следующие: Cu – 0,05 Fe, Mn, Co – 0,5; Zn – 5 мг/л (Величко, 1985).

Тяжелые металлы влияют на функционирование генетического аппарата водорослей. Медь в концентрации 1 мг/л вызывала к угнетению синтеза белка у водорослей рода *Dunaliella* (Лященко и др., 1991).

Воздействие тяжелых металлов на водоросли проявляется и на популяционном уровне. В сообществах почвенных водорослей под влиянием выбросов тяжелых металлов наблюдается изменение видового состава. Наибольшую чувствительность проявляют желто-зеленые и сине-зеленые водоросли, более высокой устойчивостью обладают одноклеточные зеленые водоросли, особенно виды рода *Chlamidomonas*.

Воздействие тяжелых металлов на лишайники

Морфобиологические особенности лишайников

Лишайники представляют собой живые организмы, состоящие одновременно из гриба и водоросли. Согласно современной классификации лишайники относятся к царству грибов. Грибная часть (микобионт) формирует вегетативное тело лишайников (таллом или слоевище), которое представлено обычно сумчатыми грибами. Клетки водоросли располагаются внутри таллома. Альгокомпонент (фикобионт) представлен зелеными или сине-зелеными водорослями, отдельные виды которых могут существовать в природе самостоятельно. Однако есть виды водорослей, которые встречаются только в составе лишайников. Микобионт находится в зависимости от водорослей, выполняющих функцию поставщиков органических веществ. Водоросли в свою очередь получают от гриба минеральные вещества, поглощенные из субстрата или атмосферы. Гифы грибов защищают клетки водорослей от избыточной солнечной радиации.

Лишайники хорошо приспособлены к экстремальным внешним условиям. Температура субстрата может достигать порой 70-80 °С.

При этом физиологическая активность лишайников сохраняется при температуре до -25°C . Кроме того, лишайники могут противостоять длительной засухе. В условиях сильной засухи лишайники снижают физиологическую активность, возобновляя ее в увлажненных условиях. При избытке влаги в среде лишайники могут увеличивать свою биомассу на 200-500% по сравнению с сухим состоянием. Питательные вещества лишайники получают главным образом из атмосферы с дождем и ветром.

Аккумуляция тяжелых металлов лишайниками

Лишайники обладают очень высокой способностью к аккумуляции металлов. Так, один из видов лишайников, произрастающих на территории Бельгии, аккумуляировал цинк весом, составляющим 10% от сухого веса таллома.

Отсутствие кутикулы и высокая активность катионного обмена таллома у лишайников обеспечивают свободное проникновение загрязняющих веществ внутрь таллома и их депонирование. В условиях постоянного антропогенного загрязнения лишайники, характеризующиеся большой продолжительностью жизни (от нескольких сотен до нескольких тысяч лет), становятся очень уязвимыми.

Лишайники проявляют видовую специфику в накоплении тяжелых металлов. В пределах рода лишайников *Parmelia* накопление Fe, Mn, Ni было примерно одинаковым, в то время как Cd накапливался преимущественно видом *Parmelia caperata*, Zn и Pb – видом *P. saxatilis*.

У лишайников установлено различное накопление тяжелых металлов в отдельных частях таллома. Основным местом накопления металлов являются участки между гифами гриба в сердцевинной части лишайников. Распределение металлов между микобионтом и альгокомпонентом зависит от концентрации и характера металла. В модельных опытах с лишайником *Peltigera canina* Fe и Pb при низких концентрациях в растворе накапливались преимущественно в ризоидах гриба, в меньшей степени – в водорослях и еще меньше – в сердцевине гриба. При высоких концентрациях этих металлов минимальное содержание было отмечено в водорослях и максимальное – во фракции гриба. Другие металлы: Cu, Ni, Zn –

независимо от концентрации в растворе аккумулировались максимально в альгокомпоненте и минимально в микобионте.

В ряде исследований установлена избирательная способность отдельных частей лишайников (апотеции, аскоспоры, шейки и талломы) к аккумуляции тяжелых металлов.

Поглощение тяжелых металлов зависит также от характера субстрата, на котором обитает лишайник. Ряд данных свидетельствует о влиянии возраста моренных отложений на содержание металлов у лишайников. Порода деревьев, на стволах которых обитают лишайники, играет роль в накоплении металлов. Лишайники на стволах хвойных деревьев (сосен), аккумулируют вдвое больше меди и цинка по сравнению с лишайниками на стволах лиственных пород (берез и осин).

Исследования, проведенные в Канаде и Скандинавии, демонстрируют зависимость накопления тяжелых металлов лишайниками от повышения уровня загрязнения атмосферы. Были получены данные об увеличении накопления металлов на региональных градиентах увеличения (трансектах) антропогенного загрязнения.

Реакция лишайников на действие тяжелых металлов

Многочисленные исследования свидетельствуют о высокой чувствительности лишайников к качеству окружающей среды. Однако восприимчивость разных видов лишайников к загрязнению существенно различается. Наиболее чувствительными являются кустистые лишайники, затем листоватые, наиболее устойчивыми – накипные формы. Выделяются относительно толерантные виды.

Одним из самых чувствительных физиологических процессов у лишайников при воздействии токсичных соединений и элементов является фотосинтез. Нарушения проявляются в вытеснении ионов магния из молекулы хлорофилла. При экстремально высоком загрязнении зеленый пигмент превращается в темно-коричневый, и процесс фотосинтеза полностью прекращается, наступает гибель как альгобионта, так и гриба. Негативные изменения процесса фотосинтеза зависят как от удаленности источника загрязнения, так и от видовых особенностей лишайников. Исследования французских ученых показали, что у вида *Hypogymnia physodes* в 15 м от

автострады содержание свинца в талломе составляло 488 мг/кг, скорость фотосинтеза уменьшалась при этом на 74% по сравнению с контролем. В 600 м от дороги снижение скорости фотосинтеза у этого вида составляло 15%. У других видов – *Evernia prunastri* и *Parmelia caperata* – в 15 м от дороги при содержании свинца 283 и 570 мг/кг соответственно скорость фотосинтеза снижалась на 40%. Различную степень подавления фотосинтеза под влиянием тяжелых металлов ряд ученых объясняют разной систематической принадлежностью фикобионта.

У лишайников под влиянием тяжелых металлов нарушаются проницаемость мембран, процессы спороношения, формирования генеративных и вегетативных репродуктивных органов.

На внешнем уровне воздействие загрязнителей проявляется в изменении ростовых процессов. Может наблюдаться либо неравномерное увеличение сердцевинного слоя таллома, либо общее снижение массы и длины талломов, уменьшение их количества.

Воздействие тяжелых металлов на мхи

Морфобиологические особенности мхов

Мхи, или мохообразные, представляют собой отдел высших растений, включающий три класса – моховидные или настоящие мхи, печёночные и антоцеротовые.

Тело мхов представлено слоевищем, прижатым к субстрату (антоцеротовые и некоторые печёночные мхи), либо восходящим кверху стеблем с листьями (листочестебельные). Корни у мхов отсутствуют, имеются ризоиды. Многие виды мхов лишены ризоидов. Большинство мхов не имеют развитых покровных тканей. Основным источником влаги и элементов минерального питания являются атмосферные осадки. Минеральные элементы поступают непосредственно через клеточные стенки.

В экосистемах мхи выступают важным звеном в круговороте веществ. Особенно велика их роль в первичной продукции вещества в северных широтах.

Аккумуляция тяжелых металлов мхами

Мхи обладают высокой способностью к аккумуляции загрязняющих веществ из воздуха. Накопление тяжелых металлов мхами зависит от степени и состава загрязнения, продолжительности воздействия загрязнителя, сорбционной емкости мхов, особенностей клеточной мембраны.

Установлены межвидовые различия мхов по содержанию тяжелых металлов. Различия эти связаны с морфологическими особенностями. Виды, обладающие сильно развитой листовой поверхностью (*Atrichum undulatum*), аккумулируют из воздуха более высокие концентрации загрязняющих веществ, чем виды со слабо развитой листовой поверхностью (*Ceratodon purpureus*).

Выявлены существенные различия мхов в накоплении тяжелых металлов, обусловленные удаленностью от источников загрязнения.

Реакция мхов на действие тяжелых металлов

Разные виды мхов обладают неодинаковой чувствительностью к загрязняющим веществам. Мхи с гидрофитной структурой и высокой способностью к влагонасыщению аккумулируют значительно больше металлов по сравнению с мхами ксерофитной структуры. Однако высокая влагообеспеченность гидрофитных мхов обуславливает меньшую степень повреждаемости. При иссушении у ксерофитных мхов происходит отделение клеточной мембраны от клеточной стенки и появляющиеся воздушные пространства образуют барьер на пути поступления загрязнителей. Недостаток воды приводит к большей повреждаемости при иссушении мхов.

Различие в чувствительности мхов к загрязняющим веществам проявляется на разных стадиях развития. Так, молодые мхи выдерживают большую концентрацию токсичных веществ, чем старые.

Воздействие тяжелых металлов на сосудистые растения

Морфобиологическая характеристика

Сосудистые растения представляют собой надотдел высших растений. К сосудистым растениям относятся все отделы высших растений, за исключением мхов:

- плауновидные;
- псиловидные;
- хвощевидные;
- папоротниковидные;
- голосеменные;
- покрытосеменные.

Так называемые несеменные растения, в число которых входят папоротники, хвощи, плауны и псиловы, имеют довольно развитую проводящую систему, у них всегда выражены стебель, лист и корень. Однако они все еще тесно связаны с водной средой, так как имеют свободноживущий гаметофит и половое размножение у них происходит с участием жгутиконосных сперматозоидов, которые не могут существовать вне водной среды.

Важным эволюционным достижением растений на пути завоевания суши стало появление семени и оболочки пыльцевого зерна. Благодаря тому, что отныне гаметофит (теперь состоящий всего из нескольких клеток) стал полностью помещаться внутри влагоудерживающей оболочки, растения смогли освоить пустынные и холодные области.

Для сосудистых растений характерно наличие поверхностной защитной ткани – кутикулы. У растений кутикула предотвращает потерю воды и препятствует проникновению веществ из атмосферы. Средняя толщина кутикулы составляет от 2 до 10 мкм. Органом, осуществляющим газообмен между атмосферой и клеточным пространством листа, являются устьица. Площадь устьиц составляет 0,3 – 2% поверхности листа.

3.2. Влияние загрязняющих веществ на физиологические процессы высших растений

Тяжелые металлы

По концентрации в растениях тяжелые металлы являются микро- и ультрамикроэлементами. Их содержание в золе растений измеряется в тысячных и миллионных долях процента. Для нормального роста и развития растениям необходимы Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, Co, W. Эти элементы участвуют в важнейших физиологических процессах: минеральном питании, дыхании, фотосинтезе и др. Многие из этих элементов входят в состав металлоэнзимов, участвующих в системах транспорта электронов и ферментативных реакциях метаболизма. В табл. 7 приводятся сведения о физиологической роли некоторых микроэлементов.

Избыточное количество даже необходимых металлов в окружающей среде оказывает негативное действие на растения. Среди тяжелых металлов есть элементы, которые всегда именуются «токсичными»: Hg, Cd, Pb. Эти металлы отличаются высоким сродством к физиологически важным соединениям и способны подавлять процессы метаболизма растений.

Некоторые авторы предлагают говорить не о токсичных металлах, а об их токсичных концентрациях, поскольку металлы проявляют фитотоксическое действие только в определенных концентрациях. Токсичным содержанием тяжелых металлов считается такой уровень в субстрате, который вызывает снижение роста, изменение морфологии растений или уменьшение их урожайности на 10% и более (Химия тяжелых..., 1985).

Тяжелые металлы классифицируются по степени фитотоксичности следующим образом (Алексеев, 1987):

- очень фитотоксичные – элементы, оказывающие вредное действие на тест-организмы при концентрации в растворе 1 мг/л: Ag, Hg, Co, Ni, Pb, Cr (IV);
- умеренно токсичные – элементы, оказывающие негативное действие при концентрациях от 1 до 100 мг/л: Cd, Cr (III), Fe, Mn, Zn, Mo (VI);
- слаботоксичные – редко дающие токсичный эффект при концентрации более 1800 мг/л: Rb, Sr.

Степень токсичности разных концентраций тяжелых металлов зависит от множества факторов, таких как свойства среды, форма металлов, особенности растений и многие другие. В связи с этим оценка токсичности тяжелых металлов очень сложна. Однако установлена четкая корреляция токсичности металлов со следующими факторами:

- электроотрицательностью ионов;
- растворимостью сульфидов;
- устойчивостью хелатов;
- биологической доступностью.

Таблица 7

Формы нахождения и главные функции необходимых элементов в растениях (по Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989)

Элемент	Форма нахождения	Функции
Co	Кофермент кобамид	Симбиотическая фиксация азота, стимулирование окислительно-восстановительных реакций при биосинтезе хлорофилла и протеинов
Zn	Ангидразы, дегидрогеназы, протеиназы и пептидазы	Кофактор в синтезе ауксина, метаболизм белков и углеводов
Fe	Гемопротеины, железопротеины, дегидрогеназы, ферредоксины	Окислительно-восстановительные процессы, фотосинтез, азотфиксация
Cu	Оксидазы, пластоцианины	Фотосинтез, метаболизм белков и углеводов,
Mo	Нитратредуктаза, нитрогеназа, оксидазы, молибдоферредоксин	Азотфиксация, редукция нитратов, нуклеиновый обмен
Mn	Ферменты цикла Кребса, нитратредуктазная система, кофактор ауксинокиназы	Фотосинтез, ростовые процессы, азотфиксация, азотный обмен

Отдельные группы растений и другие компоненты биоценозов имеют анатомо-морфологические особенности, в связи с чем характер накопления тяжелых металлов и чувствительность к их воздействию существенно варьируется.

Рост

Рост растений является интегральным процессом и одним из основных потребителей вещества и энергии. Рост служит хорошим индикатором состояния растений, так как отражает воздействие стрессовых факторов на все функции и процессы растительного организма. Под влиянием химического загрязнения у большинства растений снижается скорость роста и накопления биомассы по сравнению с показателями, характерными для данного вида растений.

Во многих работах, посвященных влиянию тяжелых металлов на ростовые процессы растений, показано, что общим механизмом фитотоксичности является воздействие на деление и растяжение клеток.

Влияние тяжелых металлов на рост делением

Тяжелые металлы оказывают негативное влияние на клеточное деление у растений. Наиболее активно деление клеток протекает в апикальных меристемах корня и побегов. С функционированием клеток меристем связаны процессы формирования всех органов растений. Высокие концентрации металлов приводят к замедлению клеточного деления в меристемах корня, уменьшению количества клеток на разных стадиях митоза, увеличению продолжительности отдельных фаз и всего митотического цикла.

Повышенные концентрации тяжелых металлов могут вызывать в клетках меристем корня цитогенетические изменения. При повышении в субстрате концентрации кадмия, цинка, никеля и свинца у растений наблюдается сильная спирализация хромосом во всех фазах клеточного деления, неравномерное расхождение хромосом к полюсам клетки, отсутствие процесса расхождения хромосом, появление тетраплоидных клеток. Некоторые металлы (кадмий, никель) вызывают повреждение ядра, нарушение синтеза РНК и ингибирование синтеза фермента рибонуклеазы.

В основе нарушения клеточного деления и генетического аппарата клеток лежит способность связывания ионов металлов с сульфгидрильными группами белков, ферментов и нуклеиновых кислот. Тяжелые металлы обладают также мутагенным действием и способностью вызывать хромосомные aberrации. Причиной явления служит взаимодействие металлов и молекул ДНК, в результате чего нарушается стабильность их структуры.

Данных о влиянии тяжелых металлов на апикальные меристемы стеблей относительно немного. В исследованиях Н.М. Казниной (2003) показано, что при воздействии свинца и кадмия на однолетние злаки наблюдается уменьшение размеров апекса, снижение темпов закладки вегетативных и генеративных органов в апексе даже в случае небольших концентраций металлов. Высокая концентрация кадмия (более 800 мг/кг субстрата) приводила к прекращению роста и развития конуса нарастания и нарушению органогенеза растений. Вероятно, причиной нарушений функции апикальных меристем служат явления, действующие на меристемы корня.

Влияние тяжелых металлов на рост растяжением

Тяжелые металлы оказывают негативное влияние на растяжение клеток растений. Так, кадмий в концентрации 50 мкМ ингибировал растяжение клеток корня у растений кукурузы, риса и пшеница, а в концентрации 25 мкМ – клеток листа у растений *Brassica juncea*, при содержании цинка в среде на уровне 32 мкМ наблюдалось замедление роста клеток корня овсяницы красной.

Механизм действия тяжелых металлов на растяжение клеток связан главным образом со снижением эластичности клеточных стенок. Ионы тяжелых металлов образуют прочные связи с SH-группами белков клеточных стенок, препятствуя тем самым растяжению клеток. Причиной уменьшения эластичности клеточных стенок может служить нарушение структуры микротрубочек и водного режима клеток. Кроме того, тяжелые металлы способствуют образованию активных форм кислорода и свободных радикалов в клетках растений, которые вызывают окисление компонентов клеточных стенок.

Под действием тяжелых металлов нарушаются другие жизненно важные физиологические процессы растений: минеральное питание,

гормональная регуляция, фотосинтез, дыхание, что также негативно сказывается на делении и росте клеток.

Влияние тяжелых металлов на прорастание семян

Прорастание семян является процессом относительно устойчивым к действию тяжелых металлов. Прорастание семян происходит в широком диапазоне концентраций ($10^{-6} - 10^{-3} \text{М}$) цинка, свинца и кадмия. Замедление или полное прекращение прорастания семян наблюдается при концентрации указанных металлов 10^{-2}М .

Тяжелые металлы проникают через семенную оболочку на поздних этапах набухания семян и вызывают задержку прорастания в результате нарушения процессов деления и растяжения клеток проростков. Тяжелые металлы могут при этом частично связываться с аминокислотами и другими веществами, находящимися в запасующих тканях семян, что приводит к детоксикации ионов металлов и дает возможность развитию корней и побегов.

Влияние тяжелых металлов на рост корня

Корни растений являются первым барьером на пути поглощения и транспорта тяжелых металлов из почвы. Корень выполняет при этом функцию аккумуляции и детоксикации тяжелых металлов у многих растений. В связи с этим высокие дозы тяжелых металлов оказывают негативное влияние на корневую систему растений. Под влиянием тяжелых металлов уменьшаются длина главного корня, число боковых корней, биомасса корня, происходит отмирание корневых волосков. Эти нарушения приводят к снижению поглощения питательных элементов и воды, что негативно отражается на росте и развитии растения, вплоть до его гибели.

Влияние тяжелых металлов на рост побега

Угнетение роста надземной части растений под влиянием тяжелых металлов проявляется в меньшей степени, чем у корней. Высокие концентрации тяжелых металлов вызывают уменьшение размеров соцветий, биомассы плодов и количества образовавшихся

семян. В некоторых случаях растение может полностью терять способность к формированию генеративных органов.

Фитотоксичность тяжелых металлов проявляется в основном в снижении высоты и биомассы надземных органов растений. Повышение концентрации тяжелых металлов в окружающей среде приводит к значительному сокращению площади листовой пластинки, что является основной причиной снижения интенсивности фотосинтеза. Под влиянием тяжелых металлов наблюдается также изменение анатомического строения листа. Наличие никеля, кадмия, цинка и свинца приводит к уменьшению размеров мезофилла, числа и размеров устьиц, размеров хлоропластов и толщины клеточной стенки мезофилла. При действии кадмия в мезофилле появляются клетки неправильной формы. Вместе с тем низкие концентрации кадмия (от 10 до 40 мг/кг субстрата) приводят к увеличению числа хлоропластов на единицу площади листа. Повышение концентрации кадмия до 80 – 160 мг/кг обуславливает снижение количество хлоропластов.

Стимулирующее действие тяжелых металлов на ростовые процессы

Стимулирующее действие низких концентраций тяжелых металлов на ростовые процессы растений подтверждается многими авторами. Позитивный эффект низких концентраций тяжелых металлов может быть вызван активацией деления клеток и увеличением их размеров. Что касается кадмия, то предполагается его влияние на гормональную систему растений, в частности, на содержание гиббереллинов.

Таким образом, влияние тяжелых металлов на рост растений определяется в первую очередь их содержанием в среде. Относительно низкие концентрации тяжелых металлов могут стимулировать ростовые процессы растений. Негативное воздействие тяжелых металлов на отдельные ростовые процессы связано с их воздействием на деление и растяжение клеток в силу высокого сродства ионов металлов с SH-группировками белков, а также с опосредованным влиянием на ряд физиологических процессов. Степень подавления ростовых процессов существенным образом зависит от уровня токсичности металла и чувствительности растения (видовые особенности).

Развитие

Влияние тяжелых металлов на развитие растений проявляется в задержке или ускорении отдельных фенологических фаз. Установлена задержка развития у растений ячменя под воздействием кадмия. Отставание в развитии проявлялось на ранних этапах: стадии проростков и стадии 3-го листа. Более поздние этапы развития, например цветение, соответствовали этапам развития контрольных растений. Наблюдается увеличение продолжительности вегетационного периода, генеративная фаза при этом в некоторых случаях вообще отсутствует.

Фенологические наблюдения свидетельствуют о задержке процессов развития у растений в случае содержания тяжелых металлов в среде в очень высоких концентрациях. Показано отставание в сроках наступления фенофаз у растений при содержании в субстрате 1000 мг свинца/ кг и 600 мг/кг.

Более точные данные о влиянии тяжелых металлов кадмия на развитие растений позволяет получить морфофизиологический метод. Исследования процессов органогенеза растений показывают, что тяжелые металлы уже в относительно низких концентрациях вызывают замедление процессов развития. Снижение темпов органогенеза у растений под влиянием тяжелых металлов может быть связано с замедлением деления клеток в апикальных меристемах. В результате объем клеток, необходимый для перехода конуса нарастания к следующему этапу развития, достигается позднее, чем в нормальных условиях. Вероятно, нарушение процессов развития растений может быть обусловлено негативным влиянием тяжелых металлов на метаболизм растений в целом и на его важнейшие процессы – минеральное питание и фотосинтез.

При низких концентрациях тяжелых металлов в среде, напротив, может наблюдаться ускорение развития растений за счёт активизации клеточного деления и изменений гормональной регуляции.

Фотосинтез

Одним из важнейших физиологических процессов, определяющих рост и продуктивность растений, является фотосинтез. Фотосинтетический аппарат растений очень чувствителен к

повышению содержания тяжелых металлов в окружающей среде. Нарушение фотосинтеза под влиянием тяжелых металлов затрагивает разные стороны процесса: содержание пигментов, структуру пластид, транспорт электронов и др.

Влияние тяжелых металлов на содержание фотосинтетических пигментов

При воздействии тяжелых металлов наблюдается снижение содержания хлорофиллов в листьях растений. Степень влияния тяжелых металлов на хлорофилл зависит от токсичности и концентрации металла, продолжительности его воздействия, а также от яруса листьев. Так, у ячменя в присутствии свинца и кадмия снижение концентрации хлорофилла более выражено в 3-м листе, чем в 1-м и 2-м.

Интересным является тот факт, что на фоне общего снижения концентрации хлорофилла в листьях соотношение хлорофиллов «а» и «b» остается практически неизменным даже на фоне присутствия высоких доз тяжелых металлов. Постоянство соотношения хлорофиллов свидетельствует о неизменности стехиометрического состояния реакционных центров фотосистем I и II.

Основной причиной снижения содержания хлорофилла в растениях является подавление его биосинтеза. Тяжелые металлы оказывают непосредственное действие на активность ферментов биосинтеза хлорофиллов. При воздействии тяжелых металлов подавляется образование активного хлорофиллидредуктазного комплекса и синтез аминолевулиновой кислоты. Тяжелые металлы взаимодействуют с сульфгидрильными группами белков, снижая активность протохлорофиллидов и протохлорофиллидоксидредуктазы. Кроме того, нарушение биосинтеза хлорофилла в присутствии ряда металлов – кадмия, меди, никеля, свинца и цинка – может быть вызвано вытеснением ионов магния из молекулы хлорофилла. Медь в высоких концентрациях препятствует связыванию хлорофилла с белками светособирающих комплексов фотосистем. Опосредованное действие тяжелых металлов на синтез хлорофилла может быть связано с дефицитом железа при избытке тяжелых металлов в среде.

Отмечено, что каратиноиды менее чувствительны к негативному действию тяжелых металлов, чем хлорофиллы.

Влияние тяжелых металлов на ультраструктуру хлоропластов

Одной из важных причин снижения содержания хлоропластов и активности фотосинтеза является нарушение ультраструктуры хлоропластов. В мембране хлоропластов обнаружены белки-переносчики цинка и свинца, что свидетельствует о возможности проникновения тяжелых металлов внутрь хлоропластов и о непосредственном участии тяжелых металлов в нарушении структуры хлоропластов. В случае высоких концентраций кадмия нарушается структура внешней мембраны хлоропластов и мембраны тилакоидов. Причиной этих изменений может являться гидролиз липидов мембран. При высоких концентрациях кадмия, никеля и меди наблюдается увеличение количества пластоглобул, что свидетельствует об усилении деградации органелл. Под влиянием тяжелых металлов происходит уменьшение количества гран и нарушение их структуры.

Изменение ультраструктуры хлоропластов приводит к снижению содержания хлорофилла, а также вызывают инактивацию кислородовыделяющего центра фотосистемы II и замедление переноса электронов.

Влияние тяжелых металлов на световую фазу фотосинтеза

Тяжелые металлы оказывают сильное негативное действие на световые реакции фотосинтеза и структуру фотосистем. Наиболее чувствительной к тяжелым металлам является фотосистема II. Активность фотосистемы II выражается в кинетике замедленной флуоресценции хлорофилла. Для замедленной флуоресценции необходим целостный ненарушенный фотосинтетический аппарат. В этом случае происходит эффективный перенос энергии с антенных комплексов на реакционные центры фотосистем. Для быстрой флуоресценции достаточно присутствия отдельных молекул хлорофилла, при этом эффективность переноса энергии значительно снижается.

Нарушения фотосинтетического аппарата растений под действием тяжелых металлов проявляются в изменении максимального и минимального выхода флуоресценции, переменной флуоресценции и квантовой эффективности фотосистемы II. При

высоком содержании кадмия у растений наблюдается снижение фотохимического тушения (менее эффективное использование энергии в фотохимических процессах) и одновременное повышение нефотохимического тушения (рассеивание энергии в виде тепла, фосфоресценции и другие нефотохимические процессы). Причиной этого служат нарушения в цепи транспорта электронов и угнетение активности цикла Кальвина.

Наиболее важными причинами нарушения активности фотосистемы II являются изменение структуры белков реакционного центра, а также взаимодействие ионов тяжелых металлов (Cd, Zn) и ионов кислородовывделяющего центра (Mn^{2+} , Ca^{2+} , Cl^-).

Тяжелые металлы, в частности кадмий, оказывают негативное воздействие на первичного донора электронов фотосистемы II – P-680. Избыток меди вызывает дестабилизацию вторичного акцептора электронов реакционного центра фотосистемы II – пластохинона (PQ). Имеются сведения о повреждении тяжелыми металлами светособирающих антенных центров фотосистемы I и фотосистемы II.

Фотосистема I, являясь более устойчивой к тяжелым металлам по сравнению с фотосистемой II, все же испытывает их негативное влияние. Подавление работы фотосистемы I связано с взаимодействием тяжелых металлов и ферредоксина, а также с изменением содержания пластоцианина. Имеются данные о том, что тяжелые металлы нарушают транспорт электронов между фотосистемами II и I.

Одной из причин нарушения активности фотосинтетического транспорта электронов может служить нарушение в ультраструктуре хлоропластов, в частности повреждение тилакоидов. Кроме того, подавление переноса электронов может быть обусловлено дефицитом железа, вызываемым тяжелыми металлами.

Тяжелые металлы оказывают также негативное действие на реакции фотофосфорилирования, подавляя тем самым выход АТФ, одного из важнейших продуктов световой реакции фотосинтеза.

Влияние тяжелых металлов на темновую стадию фотосинтеза

Ионы тяжелых металлов вызывают серьезные нарушения в темновых реакциях фотосинтеза. Главным образом тяжелые металлы подавляют активность ферментов цикла Кальвина. Так, установлена

инактивация кадмием основного фермента темновой фазы – рибулозобифосфаткарбоксилазы. Снижение активности фермента связано с нарушением его четвертичной структуры из-за взаимодействия тяжелых металлов с SH-группами. Кроме того, ряд тяжелых металлов может вытеснять ионы магния из молекулы фермента. Тяжелые металлы подавляют также синтез другого фермента цикла Кальвина – глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназы.

Следует отметить, что имеются косвенные причины нарушения темновых процессов фотосинтеза. Под влиянием тяжелых металлов наблюдается уменьшение числа устьиц и их закрытие. В результате уменьшается объем поступления CO_2 в клетки и замедление темновых реакций. Свинец, вызывая быстрое закрытие устьиц, способствует снижению транспирации, поступления CO_2 в листья и уменьшению скорости фотосинтеза.

Тяжелые металлы оказывают опосредованное негативное действие на процессы фотосинтеза, связанное с нарушениями водного и минерального обмена растений. Так, при дефиците железа наблюдается значительное снижение активности фотосистем, а при недостатке магния – снижение количества хлорофилла в клетках.

Нельзя не отметить также стимулирующее действие низких концентраций тяжелых металлов на отдельные стороны процесса фотосинтеза. Обнаружено повышение ферментативной активности и интенсивности фотосинтеза у разных растений в присутствии цинка и свинца в малых концентрациях (0,01 – 20 мМ). Вероятно, положительный эффект воздействия низких доз тяжелых металлов на фотосинтез связан с повышением активности фотосистемы II, а также с общей активизацией метаболизма растений под действием слабого по величине стресса, вызванного тяжелыми металлами.

Дыхание

Дыхание является центральным звеном метаболизма растений. Дыхание – основной поставщик энергии, необходимой для всех физиологических процессов растений, включая механизмы адаптации к неблагоприятным факторам.

Дыхание является относительно устойчивым к действию тяжелых металлов процессом. Тяжелые металлы в довольно широком

диапазоне концентраций не оказывают влияния на интенсивность этого процесса. При низких концентрациях тяжелых металлов проявляется их стимулирующее действие на интенсивность дыхания. Так, при концентрации свинца 5 мМ у растений гороха, ячменя и кукурузы наблюдалось повышение интенсивности дыхания на 20 – 50% по отношению к контролю. Подобный эффект установлен для кадмия и даже ртути в низких концентрациях. Активизация дыхания у растений установлена также при увеличении продолжительности воздействия тяжелых металлов. Например, при экспозиции листьев клена в растворе, содержащем кадмий, через 16 часов не наблюдалось никаких изменений в интенсивности дыхания, однако через 64 часа отмечалась активизация этого процесса. Основными причинами повышения интенсивности дыхания могут выступать

- активация некоторых ферментов;
- увеличение энергетических затрат организма на процессы поддержания и репарации повреждений в клетках под действием стресса;
- более интенсивное протекание синтеза органических кислот (малат, цитрат, сукцинат), выступающих хелаторами тяжелых металлов.

Тяжелые металлы в высоких концентрациях, близких к пороговым, оказывают негативное влияние на процесс дыхания.

Одним из механизмов негативного действия тяжелых металлов на процесс дыхания выступает ингибирование активности ферментов гликолиза (например гексокиназы) и пентозофосфатного пути (в частности глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы и 6-фосфоглюконатдегидрогеназы). Установлена инактивация тяжелыми металлами ферментов цикла Кребса – малатдегидрогеназы и изоцитратдегидрогеназы, которая является одной из основных причин снижения интенсивности дыхания. Ингибирование ферментов цикла Кребса связано с взаимодействием тяжелых металлов и SH-групп белков.

Тяжелые металлы вызывают повреждение мембран митохондрий, нарушая их проницаемость, что приводит к снижению интенсивности дыхания. Электрон-транспортная цепь митохондрий и окислительное фосфорилирование также являются «мишенями»

тяжелых металлов. Разобщение транспорта электронов и протонов в митохондриях и, следовательно, снижение интенсивности дыхания может быть связано с нарушением проницаемости внутренней мембраны митохондрий для протонов.

Водный обмен

Одной из причин токсичности тяжелых металлов является их негативное действие на водный режим растений. Нарушение водного режима неблагоприятно сказывается на физиологических процессах растений – прорастании семян, росте, развитии, минеральном питании, фотосинтезе, дыхании, активности ферментов.

Влияние тяжелых металлов на содержание воды в растениях

Поступление воды в растениях зависит от множества условий: температуры почвы, содержания в ней воды, видовых особенностей растений, их возраста и др.

С повышением содержания тяжелых металлов в субстрате относительное содержание воды в клетках растений существенно снижается. В первую очередь это связано с уменьшением числа и диаметра проводящих сосудов ксилемы и ситовидных трубок флоэмы. При чрезвычайно высоких концентрациях тяжелых металлов возникает значительный дефицит воды у растений, вызывающий серьезные нарушения метаболизма вплоть до гибели растения.

Тяжелые металлы негативно влияют на тургор растений по причине нарушения эластичности клеточных стенок сосудов.

Нельзя не отметить, что нарушение ростовых процессов и анатомических свойств корневой системы растений под воздействием тяжелых металлов также негативно сказывается на поглощении и содержании воды в клетках. Однако ряд исследований показывает, что при низком содержании в среде тяжелых металлов, в частности свинца и кадмия, оводненность тканей растений практически не изменяется по сравнению с контрольными растениями.

Под влиянием тяжелых металлов нарушается фракционное соотношение воды в клетках. При этом увеличивается содержание связанной воды. Это приводит к повышению водоудерживающей способности клетки и снижению интенсивности транспирации, что

может расцениваться как действие адаптационного механизма, обеспечивающего снижение потери воды растением.

Влияние тяжелых металлов на водный потенциал растений

Высокие концентрации тяжелых металлов в растениях вызывают снижение их водного потенциала, т.е. способности воды к диффузии. Степень влияния металлов на водный потенциал зависит от их концентрации в субстрате и продолжительности воздействия. Причиной снижения водного потенциала у растений может являться уменьшение эластичности клеточных стенок.

Влияние тяжелых металлов на транспирацию

Водный режим растений определяется соотношением показателей интенсивности поглощения воды и транспирации. Многими авторами отмечается снижение активности транспирации под влиянием тяжелых металлов. Причинами снижения интенсивности транспирации могут быть следующие факторы:

- закрытие устьиц вследствие уменьшения содержания ионов калия и повышения содержания абсцизовой кислоты в замыкающих клетках;
- сокращение числа устьиц;
- снижение испаряющей поверхности листьев;
- уменьшение размеров корней.

Интенсивность процессов жизнедеятельности растений зависит от общего содержания воды и отношения связанной воды к свободной. Соотношение разных форм воды оказывает влияние на устойчивость растений к неблагоприятным факторам (засуха, низкие температуры, загрязнение). Ухудшение водного баланса может привести к необратимому уменьшению способности тканей удерживать воду и вызвать её перераспределение между отдельными формами.

Минеральный обмен

Одним из главных условий нормального развития живых организмов является сбалансированность их химического состава. При повышении содержания тяжелых металлов в среде процесс накопление многих минеральных элементов растениями меняется. Тяжелые металлы могут ингибировать поступление одних элементов, усиливая поглощение растениями других элементов, что негативно сказывается на метаболизме растений. Взаимодействие тяжелых металлов и элементов минерального питания растений отражается на фотосинтезе, дыхании, росте и развитии. Существует даже мнение о том, что нарушение физиологических процессов, снижение темпов роста растений являются вторичными явлениями, вызванными нарушением минерального питания растений.

Между тяжелыми металлами и элементами минерального питания в среде складываются антагонистические и синергетические взаимоотношения. Причем химические элементы взаимодействуют как при поглощении металлов из почвенного раствора корнями, так и при их поступлении через поверхность листовой пластинки.

Влияние тяжелых металлов на содержание макроэлементов в растениях

Азот. В присутствии тяжелых металлов наблюдается снижение содержания азота в корнях и надземных органах растений. Негативное влияние тяжелых металлов на азотный обмен растений вызвано конкуренцией ионов металлов с ионами аммония за мембранные переносчики, а также снижением активности ряда ферментов, отвечающих за метаболизм азота: нитритредуктазы, глутаматсинтазы и аминотрансферазы в листьях и нитратредуктазы в корнях.

При низком содержании тяжелых металлов в растениях может наблюдаться увеличение содержания в них азота, что обусловлено активацией ферментов, например, глутаминсинтетазы, одного из ферментов, участвующих в ассимиляции ионов аммония.

Фосфор. В зависимости от металла и его концентрации содержание фосфора в растениях может либо повышаться, либо понижаться. Например, при низких концентрациях кадмия в среде повышалось содержание фосфора в корнях и листьях растений *Sedum*

alfredii. Присутствие цинка в низких дозах способствовало накоплению фосфора в овсе и ячмене.

Повышенные концентрации металлов вызывают снижение содержания фосфора в растениях, что может быть связано с нарушением поглощения и транспорта элемента в растениях. В литературе имеются данные об антагонизме многих металлов и фосфора. При высоком содержании фосфора в почве ограничивается поступление железа, цинка и меди в растения.

Кальций и калий. У разных видов растений, а также в разных органах одного растения существует концентрационная зависимость между тяжелыми металлами и макроэлементами. При повышении содержания кадмия в субстрате до 1 мМ в листьях *Sedum alfredii* концентрация калия увеличивалась, а в листьях пшеницы уменьшалась. Под влиянием кадмия в хвое и корнях *Pinus sylvestris* содержание калия существенно снижалось, а в стебле – повышалось.

Хорошо известны антагонистические отношения между свинцом и кальцием. Антагонизм этих элементов связан с их конкуренцией за участки поглощения. При высоких концентрациях свинца наблюдается ограничение количества кальция, поступающего в корни. Недостаток кальция вызывает замедление деления клеток корня и стебля и уменьшение размеров корней и растения в целом.

Снижение содержания калия и кальция может быть связано с нарушением структуры клеточных мембран, вызывающим утечку ионов из клетки.

Магний. Уменьшение содержания кадмия и свинца вызывает снижение содержания магния в растениях. Причиной ограничения накопления магния в растениях может выступать замедление его поглощения из почвы. Однако при определенных концентрациях некоторых тяжелых металлов, в частности цинка и меди, концентрация магния в растениях повышается. Повышение содержания магния может быть связано с перераспределением элемента между органами растений.

Влияние тяжелых металлов на содержание микроэлементов в растениях

Железо. Под действием цинка, кадмия, свинца и меди происходит уменьшение содержания железа в клетках растений. Антагонизм ионов тяжелых металлов и железа приводит к замедлению адсорбции элемента и снижению его содержания в растениях. Тяжелые металлы могут вызывать повреждение клеточных мембран корня, что также ограничивает поглощение железа растениями. Дефицит железа негативно сказывается на многих физиологических процессах растений и может проявляться в виде хлорозов листьев.

Марганец, медь, цинк, бор. Наличие тяжелых металлов нарушает поступление в растения таких микроэлементов, как марганец, медь, цинк и бор.

Продуктивность

Продуктивность растений определяется темпами накопления биомассы. Этот показатель отражает все функциональные и метаболические изменения растений под влиянием неблагоприятных условий и является универсальным индикатором при оценке состояния растений.

Токсическое действие тяжелых металлов на растения проявляется в снижении накопления биомассы надземных органов и корней. Уменьшение продуктивности растений служит показателем уровня металлоустойчивости растений.

Под влиянием тяжелых металлов нарушается соотношение биомассы надземной части и корней растений. В зависимости от фазы онтогенеза это соотношение под действием тяжелых металлов существенно меняется. На ранних стадиях развития рост корневой системы ингибируется в большей степени и у растений преобладает надземная биомасса. К стадии 3-го листа надземная биомасса преобладает в меньшей степени, что связано с развитием механизмов устойчивости в корнях.

Продуктивность растений зависит главным образом от интенсивности процесса фотосинтеза. Функциональная активность фотосинтеза определяется величиной чистой продукции фотосинтеза, этот показатель отражает баланс фотосинтеза и дыхания и определяет

прирост биомассы на единицу площади листа за единицу времени. В присутствии свинца и кадмия величина чистой продукции фотосинтеза снижается.

Тяжелые металлы оказывают негативное влияние на продуктивность семян и плодов растений. В присутствии свинца, кадмия и цинка снижается урожай семян у пшеницы и конских бобов. Под влиянием свинца уменьшается количество семян у ячменя. С повышением концентрации кадмия в субстрате уменьшается длина и биомасса колосьев, что отрицательно сказывается на продуктивности растений.

Что касается сельскохозяйственных растений, то высокое содержание тяжелых металлов в почве приводит не только к снижению их продуктивности, но и к ухудшению качества урожая. При этом в растительной продукции снижается содержание питательных элементов и повышается содержание токсичных элементов, что ставит под угрозу здоровье человека (Титов и др., 2007).

Влияние газообразных загрязнителей на растения

В результате антропогенной деятельности в атмосферу выделяются свыше 200 различных компонентов. Загрязняющие воздух компоненты по величине частиц, скорости оседания и электромагнитному спектру подразделяют на газ, пар, дым, туман и пыль. Наиболее распространенными газообразными загрязняющими соединениями выступают сернистый газ, оксиды азота, угарный газ, соединения фтора, аммиак, оксиды тяжелых металлов (цинка, свинца, селена).

По убыванию токсического действия на растения газы можно расположить в следующий ряд: $F_2 > Cl_2 > SO_2 > NO > CO > CO_2$.

Газы и пары легко проникают в ткани растений через устьица и оказывают прямое воздействие на метаболизм клетки. Пыль оседает на поверхности листьев, ухудшая газообмен, поглощение световой энергии и водный режим.

Диоксид серы

Среди серосодержащих техногенных эмиссий одним из наиболее фитотоксичных газов является двуокись серы. Установлено, что SO_2 – сильнодействующий ассимиляционный яд. В то же время SO_2 оказывает местное воздействие, т.е. поражает только те участки мезофилла листа, в которые он проник, не затрагивая существенно жизнедеятельности соседних участков мезофилла. Растения обнаруживают разный уровень устойчивости к сернистому газу. Растения, у которых участки повреждений составляют до 20 % площади листьев, относят к слабоповреждаемым. У среднеповреждаемых видов участки повреждений достигают 50 %, у сильноповреждаемых – свыше 50 %. Более восприимчивыми к сернистому ангидриду являются липа сердцелистная (*Tilia cordata* L.), клен остролистный (*Acer platanoides* L.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), черемуха обыкновенная (*Padus racemosa* (Lam.) Gilib.), смородина черная (*Ribes nigrum* L.).

Поступление. Диоксид серы воздействует на замыкающие клетки устьичного аппарата листа. Степень их открытия в начальный период воздействия газа является основным параметром интенсивности воздействия загрязнителя и уровня устойчивости растений. Даже при очень малых концентрациях диоксид серы способен оказывать стимулирующее действие, в результате которого устьица остаются постоянно открытыми. При высоких концентрациях диоксида серы устьица закрываются (Илькун, 1978).

Различают две группы повреждений, связанных с действием SO_2 :

1) внешние, выражающиеся в деформации, пятнистости и некрозах ассимиляционных органов и

2) внутренние, проявляющиеся в снижении продуктивности в результате ингибирования фотосинтеза, изменении метаболизма, увеличении восприимчивости к болезням и вредителям, ускорении старения растений (Алексеев, 1990).

Морфологические повреждения. Двуокись серы адсорбируется на поверхности растения, в основном на листьях. Обычно поражаются края листовой пластинки. Центральные зоны листа, примыкающие к

осевым и боковым жилкам, остаются здоровыми. На участках между жилками и на краях листа появляются пятна желтого и красно-оранжевого цвета. Пораженные участки листа могут полностью отмирать. При длительном воздействии сернистого газа подавляется рост растений, в некоторых случаях отмирают верхушки побегов.

Механизм повреждающего действия двуокиси серы связан с окислением сернистого ангидрида в воздухе до серного ангидрида. Последний растворяется в воде, образуя мельчайшие капельки серной кислоты, повреждающей листья (Илькун, 1979). Листовые пластинки растений, произрастающих на расстоянии менее 11 км от предприятий, выбрасывающих в атмосферу диоксид серы, покрываются мелкими некротическими пятнами в местах оседания капель серной кислоты.

Анатомические повреждения. При частом или постоянном воздействии низких концентраций газов в тканях растений постепенно накапливаются токсичные соединения серы. Под влиянием SO_2 происходит уменьшение объема межклетников в губчатой ткани, усиленное развитие кутикулы, удлинение клеток палисадной ткани. Уменьшается объем клеток ассимиляционной паренхимы наряду с толщиной столбчатой, губчатой ткани и всего листа.

Биохимические изменения. Сернистый газ вызывает снижение содержания в растениях дисахаридов и способствует увеличению количества крахмала. Причиной этого является активизация и дезактивация различных ферментов, стимуляция и подавление синтеза специфических ДНК и РНК. Диоксид серы ингибирует различные биохимические реакции. Сульфиты, обладающие слабокислотными свойствами, дезактивируют некоторые ферменты, блокируя активные центры, препятствуя протеканию основной химической реакции; это явление известно как конкурентное ингибирование (Илькун, 1978). Диоксид серы является конкурентным ингибитором дифосфаткарбоксилазы, препятствующим фиксации CO_2 в процессе фотосинтеза. Обладая свойствами свободных радикалов, SO_2 нарушает протонный градиент, с которым связано образование АТФ (Алексеев, 1990).

Физиологические нарушения. Попадая в межклеточное пространство листа, загрязняющее вещество вступает в контакт с плазмалеммой. При нарушении целостности этой полупроницаемой мембраны нарушается баланс питательных веществ и процесс поступления ионов. Попадая в клетку, диоксид серы взаимодействует с

мембранами митохондрий и хлоропластов, что может привести к серьезным нарушениям биоэнергетических процессов клетки (Павлов, 2003).

Механизм фитотоксического действия заключается в неспецифическом нарушении деятельности многих ферментов вследствие подкисления цитоплазмы и нарушения ионного режима. Наблюдаются нарушения метаболизма органических соединений, фотосинтетических структур, происходит накопление балластных токсических продуктов, транспортных путей миграции энергии от хлоропластов к центрам их использования, появляются автокаталитические цепные реакции свободнорадикального и фотодинамического окисления. Токсичность сернистого газа значительно увеличивается в присутствии других загрязнителей – окислов азота и озона.

Сернистый ангидрид и другие кислые газы, проникая внутрь листа, нарушают процесс фотосинтеза. Фотосинтетический аппарат клетки проявляет высокую чувствительность к SO_2 , который может нарушать световую и темновую стадии фотосинтеза, воздействуя на состояние хлорофилла, активность ферментов, электрон-транспортную цепь или ламеллярную структуру гран.

С участием свободных радикалов, образованных из двуокиси серы в результате химических реакций, протекают окислительные процессы (Алексеев, 1990). Окисляются ненасыщенные жирные кислоты мембран, приводя к изменению их проницаемости, что в дальнейшем отрицательно влияет на процессы дыхания, фотосинтеза. SO_2 вызывает уменьшение скорости выделения кислорода, но не влияет на скорость поглощения кислорода в процессе дыхания. Сернистый газ инактивирует первичный донор электронов или сам реакционный центр цепи переноса электронов. Обработка листьев SO_2 существенно снижает ациклическое фосфорилирование. Аккумуляция в тканях избыточного количества серы приводит к нарушению работы регуляторных механизмов и патологическим явлениям, вследствие чего наблюдается депрессия роста клеток, тканей и органов, нарушение синтетических и обменных процессов. Причиной этого является подавление синтеза АТФ и изменение активности ферментных систем (Илькун, 1978).

С повышением степени освещения листа токсичность сернистого ангидрида усиливается. В условиях прекращения

фотосинтеза при продолжении поступления солнечной энергии хлорофилл, как флуоресцирующее вещество начинает проявлять фототодинамическое действие, которое сводится к фотоокислению. Фотоокислению подвергаются разнообразные вещества – белки, фосфатиды, аминокислоты и др. Поэтому под влиянием сернистого ангидрида происходит их разрушение, ведущее к отмиранию клеток.

Загрязнение воздуха SO_2 вызывает нарушение азотного обмена древесных растений, глубина и направленность которого зависят от возраста и биологических особенностей вида. Появление видимых симптомов повреждения коррелирует с накоплением в листьях значительного количества путресцина, глутамина, аммиака. Малые дозы SO_2 приводят к увеличению, а большие – к уменьшению содержания общего и белкового азота. У устойчивых видов отмечается рост содержания водорастворимых белков альбуминов, у неустойчивых (например рябина) превращения белков направлены в сторону уменьшения содержания альбуминов, глобулинов и увеличения содержания высокомолекулярных белков. Повышение концентрации SO_2 сопровождается снижением общего количества фосфатов, которые необходимы для роста и развития растений. Одновременно с увеличением или уменьшением содержания общего фосфора в том же направлении происходит изменение содержания неорганического фосфора. При скрытых поражениях листьев количество кислотонерастворимых фосфорных соединений уменьшается. При наличии видимых повреждений их количество вначале быстро возрастает, а с повышением степени повреждения листьев – превышает контрольные величины незначительно (Илькун, 1979). Загрязнение воздуха SO_2 также нарушает углеводный обмен. При скрытых начальных повреждениях листьев уменьшается содержание дисахаров, но значительно увеличивается содержание крахмала. Более сильные повреждения ослабляют гидролиз и синтез крахмала и одновременно уменьшают содержание моно- и дисахаров (Алексеев, 1990). В этом случае не только изменяется скорость углеводного обмена, но и происходит подавление фотосинтетической деятельности листьев (Илькун, 1982).

Предположительно механизм действия SO_2 на молекулярном уровне связан с повышением количества окисленных форм серы, нарушением баланса с восстановленными формами и воздействием на жизненно важные ферменты.

Следует отметить, что сера необходима для нормального роста растений, и присутствие SO_2 может приводить к усвоению серы. Растения поглощают серу из почвы в окисленной форме (SO_4^{2-}) и восстанавливают ее до уровня органических веществ (SH-группы). В присутствии SO_2 в атмосфере в концентрации $0,1 - 0,2 \text{ мг/м}^3$ этот газ может поглощаться растениями в качестве источника серы, компенсируя порой недостаток SO_4^{2-} в почве.

При содержании в атмосфере свыше $0,5 - 0,7 \text{ мг/м}^3$ SO_2 становится токсичным газом, вызывая некрозы листьев. В тканях накапливаются анионы HSO_3^- и SO_3^{2-} , которые разрушают мембраны хлоропластов и нарушают процесс фотофосфорилирования.

Оксиды азота

Среди них наиболее распространенными загрязнителями воздуха являются оксид азота NO (II) и диоксид азота NO_2 (IV).

Оксид азота NO – бесцветный тяжелый газ, кислородом воздуха окисляется до диоксида азота. Диоксид азота NO_2 – газ коричнево-бурого цвета (плотностью $1,49 \text{ кг/м}^3$), реагируя с влагой воздуха, он превращается в азотную и азотистую кислоты. Диоксид азота в пять раз токсичнее оксида азота. В атмосфере оксид и диоксид азота находятся в динамическом равновесии, превращаясь друг в друга в результате фотохимических реакций, в которых участвуют в качестве катализатора. Их соотношение в воздухе зависит от интенсивности солнечного излучения, концентрации окислителей и других факторов.

Оксиды азота вызывают сходные с диоксидом серы физико-биохимические повреждения у древесных пород.

Морфологические нарушения. В городском воздухе, в зонах с повышенным содержанием окислов азота, наблюдается «позеленение» стволов и нижних ветвей деревьев, что способствует интенсивному разрастанию на коре деревьев мелких водорослей зеленого цвета. Они получают необходимое им обильное азотное питание непосредственно из воздуха. На листьях появляются темно-коричневые или темные почки, расположенные между жилками и по краю листа. В концентрации более 2 мг/м^3 оксиды азота вызывают глубокие повреждения листьев. Отличительной чертой их являются буровато-черные участки, чаще всего у вершины и у периферии листовой пластинки.

Физиологические изменения. Двоокись азота ингибирует транспирацию в освещенных листьях, вызывая частичное закрывание устьиц (Илькун, 1978). Действие газообразных NO и NO₂ в концентрациях, не приводящих к появлению видимых повреждений, вызывает понижение интенсивности фотосинтеза. Комбинированное действие этих газов аддитивно, однако эффект воздействия NO проявляется быстрее, чем эффект действия NO₂. Ингибирование фотосинтеза под действием NO_x может быть вызвано конкуренцией за НАДФН, происходящих в хлоропластах процессов восстановления нитрита, и ассимиляцией CO₂. Закисление, обусловленное воздействием NO₂, влияет на транспорт электронов и фотофосфорилирование (Трахтенберг, 1994). Под действием NO₂ происходит разбухание мембран хлоропластов (Загрязнение воздуха., 1988).

NO₂ в 1,5 – 5 раз менее токсичен для растений по сравнению с SO₂. Нормальными концентрациями NO₂ являются при длительном воздействии на растения 0,35 мг/м³ и при газации 30 мин 0,8 мг/м³. Фитотоксичность окислов азота повышается при одновременном проникновении их в листья вместе с сернистым газом и озоном (Илькун, 1978).

Аммиак

Аммиак для растений менее токсичен, чем сернистый газ, однако при длительном воздействии даже низких его концентраций обнаруживаются заметные признаки повреждения растений.

Морфологические нарушения. Повышенные концентрации аммиака вызывают появление темных, почти черных, пятен некрозов на обеих поверхностях листа, опадание листьев (Павлов, 2003).

Физиологические изменения. Биохимические и структурные изменения мембран могут происходить под действием образующегося из диоксида азота NH₃, не включенного в аминокислоты. NH₃ ингибирует фотосинтез путем разобщения электронного транспорта и вызывает структурные нарушения. В условиях углеродного голодания растения не могут использовать аммиак для биосинтеза аминокислот и белков, избыток аммиака при этом отравляет их (Авдонин, 1982).

Пыль

Пыль представляет собой взвешенные в воздухе или осевшие на поверхности тех или иных объектов твердые частицы наземного (в том числе промышленного), вулканического, органического или космического происхождения. Наибольшей фитотоксичностью обладают пылевые выбросы алюминиевых заводов, электростанций, металлургических предприятий, асбестовых, цементных заводов, предприятий бытовой химии и ряда других. В общем объеме антропогенных выбросов промышленная пыль разнообразных производств составляет всего 10% и более, но последствия ее фитотоксического действия подчас бывает трудно оценить.

Степень отрицательного воздействия промышленной пыли на растения зависит от ряда факторов, среди которых основными являются ее химический состав и растворимость в воде, скорость оседания пылевых частиц и продолжительность удерживания их на поверхности, возможность образования воздухонепроницаемых корок.

Токсическое действие промышленной пыли на растения имеет прямой и косвенный эффект. Прямой эффект обычно связан с наличием острых повреждений, вызванных тремя типами фитотоксических воздействий: механическим, физическим, химическим.

Механическое воздействие пыли оценивается, исходя не только из количества пыли, осевшей на надземных органах растений, но и из характера распределения пылевых частиц на листовых пластинках. При этом важно учитывать связь осевшей пыли со структурными элементами листа – устьицами, через которые осуществляется газообмен растений (Тищенко, 1993). Твердые частицы обычно распределяются по поверхности очагами, скапливаясь на кончике листа и по периферии. Механическая закупорка твердыми частицами устьичной щели может нарушить устьичную регуляцию и, соответственно, процессы газообмена и транспирации.

Физическое действие пыли может проявиться в изменении оптических свойств света, проходящего через слой пыли. Это приводит к резкому усилению поглощения длинноволнового излучения. В результате запыленные листья суммарно поглощают больше лучистой энергии за счет инфракрасного излучения, что

приводит к повышению температуры запыленных листьев. Чем плотнее слой пыли, тем выше температурный градиент листа и больше расход воды на транспирацию. Повышение интенсивности транспирации приводит к усиленному расходованию запаса влаги из корнеобитаемого слоя почвы и при ограниченном запасае влаги в засушливые периоды способствует установлению глубокого водного дефицита. Повышение температуры запыленных листьев в сочетании с водным дефицитом является причиной подавления фотосинтетической активности и других физиологических функций растений.

Химическое действие пыли обусловлено фитотоксичностью составляющих её частиц и их растворимостью в воде, гидратированной из воздуха или транспирационной, присутствующей на поверхности листа. Проникая через устьица или кутикулярные покровы во внутренние ткани листа, растворы солей, обычно в виде ионов, вызывают разнообразные структурные повреждения тканей и зеленых пигментов.

Косвенный эффект воздействия промышленной пыли всегда бывает трудно оценить, так как повреждения проявляются обычно по прошествии длительного времени, носят хронический характер и часто скрыты от глаз наблюдателя (Илькун, 1978). Негативное влияние пыли может сказываться на разнообразных компонентах растительных ценозов, приводя к угнетению их роста, возникновению морфологических аномалий, исчезновению неустойчивых видов, изменению химического состава почв, гибели микрофлоры и пр.

Даже слабое, но постоянное воздействие пылевых выбросов на определенные структурные и функциональные звенья экосистемы вызывает нарушение естественных биологических сообществ и снижение общей устойчивости к другим внешним повреждающим воздействиям. Ослабленные деревья в меньшей степени устойчивы к бактериальным и грибным инфекциям, приводящим к быстрому отмиранию древостоев.

Физиологические изменения. Пыль сильно ослабляет газообмен, процессы дыхания и фотосинтеза, вызывает угнетение растений и затрудняет их рост, снижает продуктивность, упрощает породный состав в результате исчезновения неустойчивых видов сообщества.

Газообразные атмосферные загрязнители могут косвенным путем оказывать негативное влияние на растения. Поступая в почву,

газообразные соединения могут вызывать повышение почвенной кислотности, увеличивая тем самым подвижность и поглощение токсичных металлов, нарушая микробиологические процессы почвы.

Влияние органических загрязнителей на растения

В связи с прикрепленным образом жизни высшие растения в большой степени подвержены влиянию пестицидов и других органических соединений, а также продуктов их деструкции. Многие ксенобиотики, попав в организм растений, подвергаются биотрансформации, в основе которой лежат ферментативные преобразования молекул. Роль биотрансформации заключается в превращении токсичных веществ в формы, удобные для выведения из организма.

Чаще всего продукты биотрансформации загрязнителей оказываются более токсичными, чем поступившие вещества. Например, относительно малоустойчивые хлорорганические пестициды могут трансформироваться в стойкие и чрезвычайно опасные ПХДД. Иногда сам процесс метаболизма ксенобиотика является причиной интоксикации организмов. Например, в ходе биологического окисления ароматических углеводов образуются свободные радикалы, активирующие перекисное окисление липидов биологических мембран. Кроме того, образуются ареноксиды, формирующие ковалентные связи с нуклеофильными структурами клеток, например, с сульфгидрильными группами белков и нуклеиновых кислот. В итоге проявляется мутагенное, канцерогенное и цитотоксическое действие ксенобиотиков.

Существуют ксенобиотики, которые вообще не подвергаются биотрансформации или очень медленно разлагаются в природе. Такие соединения практически не поддаются разложению живыми организмами, нарушают их метаболизм и приводят к гибели растений.

Многие производимые в настоящее время синтетические вещества по своей структуре близки к природным соединениям, они могут усваиваться живыми организмами. Однако такие соединения не могут включаться в метаболизм растений, и, происходит нарушение нормального функционирования организма.

Одними из самых распространенных гербицидов являются препарат глифосат и его производные. Препарат выпускается в

различных формах: глифосол, глисол, глюккор, глифоган, форзат и др (Справочник пестицидов..., 2002). Действующим веществом во всех указанных препаратах служит N-фосфометилглицин.

Механизмами токсического действия глифосата являются

- ингибирование биосинтеза белка,
- ингибирование синтеза ароматических аминокислот (фенилаланин, тирозин, триптофан),
- подавление синтеза индолилуксусной кислоты,
- подавление синтеза пигментов хлорофилла и антоцианов,
- образование токсичного аммиака,
- нарушение поглощения ионов и их транспорта,
- снижение степени оводненности тканей и тургора,
- подавление роста корней и корневидиц,
- подавление синтеза РНК,
- нарушение фотосинтеза и дыхания,
- подавление роста и накопления биомассы,
- морфологические изменения (некрозы листьев, обесцвечивание листовой пластинки, высыхание листьев).

В целом механизм токсического действия гербицидов связан с интенсивным гидролизом высокоэнергетических соединений, нарушением клеточных структур органогеииза. Существенно нарушаются процессы фотосинтеза: формирование ультраструктуры хлоропластов, транспорт электронов в хлоропластах, реакции Хилла, темновые процессы, ассимиляция CO_2 , фоторедукция нитратов и нитритов.

Пестициды негативно влияют на ферментативную активность терминальных оксидаз, нитрит- и нитратредуктаз, и др. (Пронина, 2000).

Контрольные вопросы

1. Назовите особенности влияния загрязняющих веществ на низшие растения.
2. Как проявляется воздействие тяжелых металлов на рост и развитие высших растений?
3. Как влияют тяжелые металлы на фотосинтез высших растений?
4. Назовите наиболее опасные для растений загрязняющие вещества атмосферы.
5. Укажите механизмы токсического действия газообразных загрязнителей.
6. В чём заключается негативное влияние атмосферной пыли на растения?
7. Каково воздействие органических загрязнителей на растения?

Глава 4. Механизмы устойчивости растений к химическому загрязнению

4.1. Общие принципы устойчивости растений к химическому загрязнению

Под биологической устойчивостью понимается способность организмов сохранять свою структуру и функциональные особенности и давать потомство при воздействии внешних факторов.

Растения обладают широким спектром защитно-приспособительных реакций, позволяющих противостоять действию разнообразных неблагоприятных, стрессовых факторов. В основе устойчивости растений лежит совокупность клеточно-молекулярных механизмов, поддерживающих гомеостаз и целостность клетки, организма, популяции в условиях токсического действия загрязнителей (Чудинова и др., 2006).

Механизмы устойчивости растений к химическому загрязнению могут формироваться двумя путями:

- 1) предотвращением поступления загрязнителей в организм;
- 2) включением внутриклеточных механизмов обезвреживания, инактивации, иммобилизации поглощенных загрязнителей, а также репарации повреждений.

Неспецифические и специфические механизмы устойчивости растений к химическому загрязнению

Механизмы устойчивости растений к химическому загрязнению окружающей среды могут носить специфический и неспецифический характер.

Неспецифические механизмы устойчивости носят универсальный характер и не зависят от природы действующего фактора. Примером неспецифических процессов устойчивости растений при действии любых неблагоприятных факторов могут служить следующие:

- усиление поглощения O_2 , ускоренная трата АТФ;
- увеличение синтеза этилена и абсцизовой кислоты;
- торможение деления, роста и других физиологических процессов, которые осуществляются в обычных условиях.

Механизмы ответных реакций растений на внешние воздействия в процессе эволюции подвергались естественному отбору. Биохимические пути адаптации растений должны иметь однотипный характер, в связи с чем, большинство наблюдаемых при стрессе процессов носят именно неспецифический характер.

Специфические приспособительные реакции характерны для конкретного повреждающего фактора. Например, синтез белков теплового шока при перегревании растений или синтез металлотионеинов или фитохелатинов при действии тяжелых металлов.

При разном характере воздействия неблагоприятного фактора ответные реакции растений могут различаться. При слабом длительном воздействии стрессора проявляются специфические реакции, в то время как при сильном кратковременном – неспецифические реакции.

Окислительно-восстановительный стресс растений при химическом загрязнении

Под влиянием химического загрязнения в клетках растений развивается окислительный стресс, связанный с образованием активных форм кислорода. К активным формам кислорода, возникающим при воздействии химических загрязнителей, относятся

- супероксид анион радикал ($O_2^{\cdot-}$),
- гидропероксидный радикал ($HO_2^{\cdot}$),
- пероксид водорода (H_2O_2),
- гидроксид радикал ($HO^{\cdot}$).

Активные формы кислорода (АФК) постоянно образуются в растительных клетках в результате реакций и процессов, в которых участвует молекулярный кислород. В нормальном состоянии в клетках содержание АФК поддерживается на низком уровне, так как специальные ферментные системы постоянно устраняют их. В норме концентрации активных форм кислорода в клетках невысоки: концентрация $O_2^{\cdot-}$ составляет порядка 10^{-11} М, H_2O_2 – 10^{-8} М, $HO^{\cdot}$ – меньше 10^{-11} М. Однако в стрессовых условиях содержание АФК в клетках начинает быстро повышаться и развивается *окислительный*

стресс. Окислительный стресс в растениях возникает в результате действия практически всех неблагоприятных факторов внешней среды, включая засуху, почвенное засоление, низкие и высокие температуры, ультрафиолетовое излучение, недостаток элементов минерального питания, загрязнение различными ксенобиотиками и т.д.

Свободные радикалы, образующиеся при окислительном стрессе, представляют собой частицы, имеющие неспаренный электрон на внешней электронной орбитали. Такую частицу обозначают специальным символом – •. Важными свойствами свободного радикала являются его высокая химическая активность и то, что он обязательно прореагирует с другим свободным радикалом в реакции, которые называют реакциями *дисмутации*.

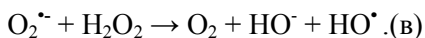
Такие металлы, как Cu, Fe, Mn, Co, обладающие переменной валентностью, могут непосредственно участвовать в создании высокотоксичных гидроксильных радикалов в реакциях Фентона (а) и Хабера-Вейса (а, б, в):



Супероксид анион радикал обеспечивает восстановление металла:



Суммарная реакция (цикл Хабера-Вейса) – это катализируемое металлом восстановление пероксидов посредством супероксид анион радикала:



Тяжелые металлы с постоянной валентностью напрямую не могут вызывать образование активных форм кислорода, но могут способствовать возникновению окислительного стресса из-за нарушений путей метаболизма и/или повреждения ферментов-антиоксидантов, истощения пула антиокислительных соединений, например, восстановленного глутатиона.

Активные радикалы, главным образом $\text{HO}^\bullet$, взаимодействуя с органическими веществами, образуют гидропероксиды ДНК, белков, липидов (ROOH). Изменения макромолекул под действием АФК называются *окислительными модификациями* макромолекул. Окислительные модификации аминокислот, индуцированные АФК, приводят к нарушению структуры биомолекул с сопутствующей потерей функциональной активности.

Антиоксидантная система растений

Повреждающему эффекту свободных радикалов и активных форм кислорода противодействует *окислительно-восстановительная, или антиоксидантная, система* клеток. Антиоксиданты, составляющие основу этой системы, представляют собой соединения, которые способны тормозить, уменьшать интенсивность свободнорадикального окисления, нейтрализовать свободные радикалы путем обмена своего атома водорода (в большинстве случаев) на кислород свободных радикалов. В выведении свободных радикалов и радикальных форм антиоксидантов главную роль играют системы естественной детоксикации. Защита от повреждающего действия АФК, свободных радикалов осуществляется на всех уровнях организации: от клеточных мембран до организма в целом.

Антиоксидантная система тканей представлена

- 1) ферментными антиоксидантами: каталазой, пероксидазами, супероксиддисмутазой, глутатионредуктазой;
- 2) низкомолекулярными компонентами: аскорбиновой кислотой, низкомолекулярными S-H соединениями, флавоноидами, витаминами A, E, K, убихиноном;
- 3) макромолекулярными неферментативными компонентами: белком-переносчиком железа – трансферрином и др.

По механизму действия антиоксиданты можно разделить на три группы:

- 1) «мусорщики», которые очищают организм от всех свободных радикалов, чаще всего восстанавливая их до стабильных неактивных продуктов;

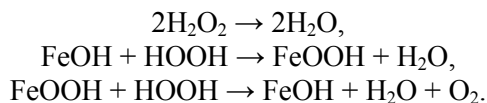
2) «ловушки» – антиоксиданты, которые имеют сродство к какому-то определенному свободнорадикальному продукту (ловушки синглетного кислорода, гидроксил-радикала и т.д.);

3) антиоксиданты, обрывающие цепи, – вещества, молекулы которых более реакционноспособны, чем их радикалы. Чаще всего это фенолы, которые легко отдают свои электроны, превращая радикал в устойчивый молекулярный продукт, а сами при этом превращаются в слабый феноксил-радикал, который не способен участвовать в цепной реакции.

Ферменты антиоксидантной системы

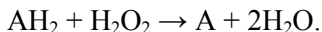
Каталаза является двухкомпонентным Fe-порфириновым ферментом, состоящим из белка и соединенной с ним активной группы, которая содержит гематин, представляющий собой окисленную простетическую группу гемоглобина крови. Активная группа каталазы соединяется с белком своими карбоксилатами. Различие каталаз обусловлено различием в составе или структуре белка. Обнаружено до 5 изоферментов каталазы.

Сущность каталитического действия каталазы состоит в разложении перекиси водорода с выделением молекулярного кислорода. Реакция с участием каталазы требует двух молекул перекиси, из которых одна действует как донор, а другая – как акцептор электронов.



Пероксидазы включают группу ферментов, использующих в качестве окислителя пероксид водорода. К ним относятся НАДН-пероксидаза, НАДФН-пероксидаза, глутатион-пероксидаза, гваякол-пероксидаза, аскорбат-пероксидаза и др.

Пероксидазы способны восстанавливать перекись водорода до воды, окисляя при этом различные соединения. Они катализируют следующую реакцию:



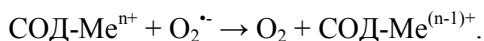
Пероксидаза является двухкомпонентным ферментом – гемпротеином, содержащим в простетической группе железопорфирин.

На активность пероксидаз оказывают влияние органические загрязнители, в частности пестициды. Обработка карбофосом вызывает ярко выраженное повышение активности пероксидаз, в то время как суми-альфа и циперметрин негативно сказываются на активности этого протекторного фермента (Асроров и др., 2009).

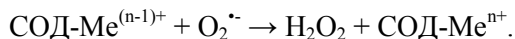
Супероксиддисмутаза – широко распространенный в природе фермент, он обязательно присутствует во всех аэробных организмах, а также найден у некоторых анаэробных бактерий. Супероксиддисмутаза катализирует реакцию восстановления супероксид радикала до пероксида водорода:



Механизм взаимодействия супероксиддисмутазы (СОД) и супероксидного радикала до конца не выяснен. Предполагается, что сначала одна молекула супероксида взаимодействует с активным центром фермента, при этом металл, входящий в активный центр, восстанавливается, а радикал окисляется до молекулярного кислорода:



Затем с участием второй молекулы $\text{O}_2^{\cdot-}$ происходит обратное окисление металла, при этом образуется пероксид водорода:



Дальнейшее превращение пероксида до образования воды и молекулярного кислорода происходит с участием глутатион-аскорбатного цикла, который осуществляется в результате сопряженного действия ряда ферментов, включая глутатионредуктазу.

Фермент состоит из двух одинаковых субъединиц, между которыми существуют дисульфидные связи. В своем составе он может иметь различные металлы переходной валентности: Cu, Zn, Mn, Fe, в то время как аминокислотный состав мало изменяется.

В растениях присутствуют несколько СОД, содержащих в активных центрах ионы Cu-Zn, Fe или Mn. Mn-СОД локализована в основном в митохондриях, Cu-Zn-СОД – в цитоплазме, хлоропластах и пероксисомах, Fe-СОД – в хлоропластах. Таким образом, наиболее повышена концентрация супероксиддисмутазы в хлоропластах. СОД является центральным соединением антиоксидантной системы и выполняет защитную роль клетки от активных форм кислорода.

Глутатионредуктаза представляет собой важный фермент системы антиоксидантной защиты растений. Он катализирует восстановление окисленного глутатиона при участии НАДФН⁺ в глутатион-аскорбатном цикле. Глутатионредуктаза у растений имеет 4 изоформы, которые ассоциированы с разными клеточными компартментами. Наибольшее количество этого фермента ассоциировано с хлоропластами, но также выявлены изозимы в цитозоле и митохондриях.

Пероксид водорода, образующийся при восстановлении супероксид радикала, разрушается в цитоплазме, хлоропластах и мембранах глиоксисом с участием аскорбатпероксидазы. При этом происходит окисление аскорбата:



Дегидроаскорбат восстанавливается аскорбатредуктазой с участием восстановленного глутатиона (GSH):



В свою очередь, окисленный глутатион (GSSG) регенерируется глутатионредуктазой путем НАДФН (Н⁺)-зависимого восстановления:



В условиях загрязнения окружающей среды активность ферментов антиоксидантной системы растений сильно меняется. В модельных опытах на горохе при действии одного из самых токсичных металлов – кадмия, у растений активность СОД повышалась на 44%, активность пероксидаз на 24%. При обработке растений *Brassica juncea* раствором меди установлено перикисное

окисление липидов и активизация ферментов: пероксидаз на 95 – 110%, каталазы на 30 – 106%, СОД на 9 – 16%.

Никель имеет ряд особенностей, связанных с влиянием на активность ферментов у растений. Низкая концентрация никеля повышает активность ферментов, не входящих в антиоксидантную систему, например уреазы. Воздействие никеля на ферменты антиоксидантной системы у растений-гипераккумуляторов и неаккумуляторов существенно различается. При добавлении никеля в среду активность ферментов гипераккумуляторов остается ниже, чем у негипераккумуляторов. Вероятно, у гипераккумуляторов существуют другие механизмы, обеспечивающие эффективную детоксикацию никеля, благодаря чему необходимость в активации антиоксидантных ферментов отпадает.

Свинец оказывает различное действие на ферменты антиоксидантной системы. При повышении содержания свинца активность СОД и каталазы падает, активность пероксидазы возрастает. Ингибирование СОД и каталазы может быть вызвано взаимодействием свинца и специфических групп белковых компонентов этих ферментов. Увеличение активности пероксидазы, по-видимому, представляет собой естественный ответ растения на избыток свободных радикалов при подавлении функций СОД и каталазы.

Низкомолекулярные антиоксиданты

Немаловажную роль в обеспечении устойчивости растений к окислительному стрессу, вызванному химическим загрязнением, играют низкомолекулярные соединения, обладающие окислительно-восстановительными свойствами. К низкомолекулярным компонентам системы антиоксидантной защиты растений относятся аскорбиновая кислота, токоферол, глутатион, убихинон, фенольные соединения и стресс-индуцированные аминокислоты.

Аскорбиновая кислота (аскорбат) оказывает существенное влияние на некоторые физиологические процессы растений, включая рост, дифференциацию тканей и органов и метаболизм. Функция аскорбата – восстановление многих свободных радикалов и минимизация разрушений, вызванных окислительным стрессом.

Как антиоксидант, аскорбат реагирует с супероксидом кислорода, перекисью водорода и радикалом токоферола, при этом окисляясь до монодегидроаскорбиновой (МДГА) или дегидроаскорбиновой (ДГА) кислоты. Окисленные формы превращаются в аскорбат с помощью ферментов редуктаз МДГА и ДГ. В первом случае используется восстановительный эквивалент НАДФН+Н⁺, а во втором – глутатион.

На клеточном уровне аскорбиновая кислота обнаружена в хлоропластах, цитозоле, вакуолях и внеклеточных компартментах (клеточная стенка). В хлоропластах мезофилла листа находится около 20–40% аскорбата. Там же содержатся все ферменты регенерации восстановленной аскорбиновой кислоты из окисленных форм.

Глутатион представляет собой короткий пептид, состоящий из трех аминокислотных остатков (γ-Глу, Цис, Гли) – γ-глутамилцистеинилглицин. Необычный структурный элемент молекулы – амидная связь, возникающая в результате взаимодействия амидной группы цистеина и γ-карбоксильной группы глутаминовой кислоты (рис. 7).

Глутатион защищает тиольные группы белков, инактивирует радикальные частицы, разрушает перекисные соединения, реагирует с активными формами кислорода. Он может стабилизировать мембранные структуры, удаляя ацильные перекиси, образующиеся в ходе ПОЛ. При этом восстановленная форма глутатиона G-SH превращается в окисленную GS-SG.

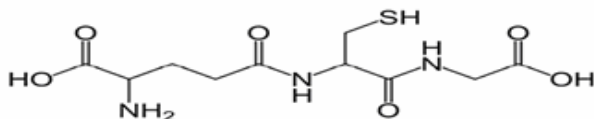


Рис. 7. Строение молекулы глутатиона

Восстановление окисленного глутатиона происходит под действием фермента глутатионредуктаза.

Токоферол (витамин E) играет важную роль в защите основных структурных компонентов биомембран, таких как фосфолипиды и погруженные в липидный слой белки. Он обезвреживает свободные

радикалы в жировом слое клеточных мембран. Из токоферолов наиболее биологически активным является α -токоферол. Он, как и витамин С (аскорбат), выступает донором водородных ионов и ингибитором свободнорадикальных реакций.

Токоферол (α -токоферол) превращается в радикал, который может дальше реагировать с другим перекисным радикалом, образуя нерадикальное соединение. Он стабилизирует мембранные структуры, в которых совершаются процессы свободнорадикального окисления путем нейтрализации свободных радикалов в момент их образования. Молекулы витамина Е локализуются во внутренних мембранах митохондрий. Они защищают их, а также лизосомы от повреждающего действия перекисей. Альфа-токоферол, располагающийся в липопротеиновом слое клеточных мембран и защищающий клеточные мембраны от перекисного окисления, является главным жирорастворимым антиоксидантом в организме. Он эффективно прерывает цепные свободнорадикальные реакции в процессе перекисления ненасыщенных жирных кислот в мембранах, предупреждает атерогенные изменения липопротеинов. Являясь донатором водородных атомов, витамин Е может инициировать цепную реакцию пероксидации липидов. Его радикал незначительно активен в отношении свободных жирных кислот. Альфа-токоферол играет важную роль в обмене селена – составной части глутатионпероксидазы, которая защищает мембраны от пероксидных радикалов.

Убихинон (коэнзим Q) участвует в процессах окисления и локализован преимущественно в мембранах митохондрий, принимает участие в транспорте электронов по дыхательной цепи на участке между флавиновыми ферментами и цитохромами. Как и витамин Е, он является ингибитором радикалов фенольного типа, непосредственно реагирует с перекисными радикалами, уменьшает их концентрацию, стабилизирует мембрану. Коэнзим Q функционирует сопряженно с витамином Е и присоединяется к процессу после значительного использования витамина.

Фенольные соединения представляют собой метаболиты специализированного обмена растений, или вторичные метаболиты. Фенольные соединения благодаря их полифункциональным биологическим свойствам участвуют в защите растений от патогенов, радиации и других неблагоприятных факторов (Никитина, Федоров,

2009). Повышенное содержание фенольных соединений служит неспецифическим ответным механизмом на внешние неблагоприятные условия. Особенностью фенольных соединений является легкая окисляемость с образованием высоко-реакционных промежуточных продуктов (семихинонных радикалов, ортохинонов). Фенольные соединения растений способны также к взаимодействию с белками за счет образования водородных связей и склонны к комплексообразованию с ионами металлов. Некоторые исследования показывают, что в условиях химического загрязнения содержание фенольных соединений существенно повышается, особенно в фазах активного роста, закладки генеративных органов и цветения. Этот факт связан с тем, что в условиях загрязнения в фазах активного развития растения испытывают серьезную нагрузку, поэтому у них активизируются защитные механизмы, в частности, усиливается синтез вторичных метаболитов, играющих защитную роль (Никитина, Абдуллин, 2009; Храмова, 2009).

В условиях комплексного промышленного загрязнения крупных индустриальных городов накопление фенольных соединений в древесных растениях происходит по-разному. Техногенное воздействие приводило к увеличению количества фенольных соединений в листьях клена и липы мелколистной на 12 – 53%. У тополя и березы содержание фенольных соединений снижалось на 30 – 65% по сравнению с контролем.

Таким образом, повышение содержания фенольных соединений является механизмом, обеспечивающим устойчивость растений к промышленному загрязнению. Фенольные соединения выполняют функцию эндогенных антиоксидантов, ограничивающих повреждающее действие активных форм кислорода и свободных радикалов, которые образуются при стрессе. Уменьшение содержания фенольных соединений может являться результатом угнетения физиологических процессов, препятствующих токсическому действию компонентов химических выбросов предприятий (Гарифзянов и др., 2009).

Флавоноиды – это группа природных биологически активных соединений – производных бензо-γ-пирона, в основе которых лежит фенилпропановый скелет, состоящий из $C_6-C_3-C_6$ – углеродных единиц. Это гетероциклические соединения с атомом кислорода в кольце.

В группу флавоноидов входят различные соединения, генетически связанные друг с другом и обладающие сходными свойствами. К настоящему моменту известно более 6 тыс. флавоноидных структур. Будучи постоянными и универсальными компонентами растительных тканей, флавоноиды несут значительную функциональную нагрузку:

- участвуют в процессах дыхания и онтогенеза;
- играют важную роль в окислительно-восстановительных и защитных реакциях;
- защищают растительные ткани от избыточной солнечной радиации;
- влияют на проницаемость мембран;
- являются субстратами ряда ферментов.

Защитная роль флавоноидов, как правило, проявляется в большей интенсивности их биосинтеза в растительных тканях в ответ на воздействие на растение неблагоприятных факторов. Значительное повышение концентрации флавоноидов может свидетельствовать о наличии негативного воздействия на организм растения.

В лабораторных опытах установлено изменение содержания флавоноидов при обработке растений сернокислым цинком. Наибольшее увеличение их содержания в листьях вызывают низкие концентрации сернокислого цинка (0,01%). В цветках содержание флавоноидов повышается быстрее при воздействии 1%-го раствора соли цинка (Джибите и др., 2009).

В условиях промышленного загрязнения в городах ответные реакции индивидуальных флавоноидов различны: понижение концентрации, возрастание содержания или индифферентность. Из флавоноидов наиболее отзывчивыми на действие химического загрязнения являются кверцитин, кемпферол, гиперозид, кверцитрин, астрагалин. Установлена связь между отдельными компонентами химического загрязнения, что позволяет использовать флавоноиды в качестве индикаторов загрязнения окружающей среды. Изменение содержания флавоноидов дает возможность идентифицировать загрязнение тяжелыми металлами, взвешенными веществами (пылью), аммиаком, формальдегидом и оксидами азота (Храмова, 2009).

Пигменты растений также могут участвовать в защитных механизмах при воздействии промышленных выбросов и других неблагоприятных факторов. Так, каротиноиды в условиях стресса удаляют избытки свободных радикалов и активных форм кислорода, защищая липидный бислой мембран и хлорофиллы от разрушения.

Антоцианы являются классом фенольных соединений, часть которых обладает антиоксидантными свойствами. Установлено, что в местах техногенной нагрузки содержание антоцианов в некоторых растениях на 40% выше, чем на контрольных участках. Выделенные из экстрактов растений антоцианы проявляют разную антиоксидантную активность. Например, антиоксидантные свойства антоцианов герани луговой более выражены, чем у медуницы лекарственной (Оразов и др., 2009).

Высокомолекулярные полимерные полифенолы, особенно лигнин, важны в качестве антиоксидантов. Некоторые лигнины в отличие от низкомолекулярных фенольных соединений способны полностью ингибировать активные формы кислорода. Установлено изменение содержания полифенолов в ответ на воздействие органических загрязнителей, в частности инсектицидов. Большинство фосфорорганических инсектицидов и пиретроиды вызывают снижение содержания полифенолов у растений. Циперметрин и карбофос, используемые в качестве пестицидов, вызывают существенное повышение содержания полифенольных соединений растений (Асроров и др., 2009).

Терпены и эфирные масла. В растениях в качестве вторичных метаболитов, обладающих защитными свойствами, могут служить терпены и эфирные масла.

Эфирные масла представляют собой смесь разнообразных веществ. Наиболее важными и распространенными являются терпены. Это углеводороды алифатического и циклического ряда, молекула которых состоит из 10 атомов углерода и имеет общую формулу $C_{10}H_{16}$. Компонентный состав эфирных масел весьма чувствителен к повышению уровня загрязнения окружающей среды. Содержание алифатических и циклических терпенов в древесных растениях изменяется в ответ на техногенное загрязнение окружающей среды. При увеличении техногенной нагрузки в хвойных деревьях возрастает содержание циклических терпенов – пинена, камфена и лимонена и снижается количество 3-карена. Эта тенденция выявлена как на

территориях, загрязненных радионуклидами, так и на городских участках, характеризующихся комплексным загрязнением. Изменение содержания терпенов может служить индикатором химического загрязнения и выполнять при этом защитную функцию. Например, уменьшение количества 3-карена связывают с его участием в окислительно-восстановительных процессах, интенсивность которых, как отмечалось, увеличивается с возрастанием техногенной нагрузки (Ламоткин и др., 2009).

Таким образом, ингибирование свободных радикалов осуществляется системой антиоксидантов. Начальную стадию свободнорадикального окисления биомолекул в мембранах угнетают токоферол, полифенолы, супероксиддисмутаза. Радикалы токоферола, полифенолов регенерируются под влиянием аскорбиновой кислоты, находящейся в гидрофильном слое мембран. Окисленные формы аскорбиновой кислоты восстанавливаются глутатионом, который в свою очередь получает атомы водорода от НАДФН+Н⁺. В ингибировании участвуют ферменты, катализирующие окислительно-восстановительные превращения глутатиона и аскорбиновой кислоты, глутатионзависимая редуктаза и дегидрогеназа, а также каталаза и пероксидаза. Представленная система поддерживает свободнорадикальное окисление на чрезвычайно низком уровне.

Так как свободнорадикальные процессы совершаются не только в клеточных мембранах, но и в цитозоле, внеклеточном окружении, эффективная антиоксидантная защита возможна при одновременном действии жирорастворимых и водорастворимых антиоксидантов. Система антиоксидантов обеспечивает устойчивость растений к разнообразным воздействиям окружающей среды. Более устойчивые формы растений обладают более высоким содержанием аскорбата, α-токоферола, повышенной активностью СОД, каталазы, глутатионредуктазы и других ферментов, участвующих в элиминировании кислородных радикалов. Важным свойством растений является их способность к индукции активности своих антиоксидантных систем в неблагоприятных условиях. Обычно это происходит за счет увеличения активности отдельных компонентов этой системы (чаще всего СОД), но иногда индуцируются сразу несколько компонентов.

Таким образом, к настоящему времени достаточно хорошо известно защитное действие низкомолекулярных компонентов

антиоксидантной системы растений. Однако механизмы их защитного действия изучены недостаточно. Данные о том, какие факторы в природных местообитаниях вызывают повышение содержания антиоксидантов в растениях и каким образом эти ответные реакции проявляются у разных видов, весьма немногочисленны. Растения проявляют видоспецифичную реакцию в процессах синтеза и накопления фенольных соединений, что свидетельствует о разнообразии адаптационных стратегий устойчивости к химическому загрязнению.

Стресс-индуцированные аминокислоты. Существенная роль в повышении устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды отводится ряду аминокислот. Содержание так называемых стресс-индуцированных аминокислот растет или снижается при воздействии неблагоприятных факторов – водного и температурного стресса, недостатка кислорода, избытка солей и тяжелых металлов. Стресс-индуцированными аминокислотами растений выступают аланин, γ -аминомасляная кислота, пролин, цистеин (Никитина, Абдуллин, 2009).

Пролин представляет собой гетероциклическую аминокислоту. У многих растений она накапливается в условиях биотического и абиотического стрессового воздействия. В большинстве случаев при действии на растение стрессоров, таких как Cu, Cr, Cd, Co, Zn, Ni, Al, содержание пролина повышается. Аккумуляция пролина индуцируется в условиях стресса, как благодаря более активному синтезу, так и в результате восстановления окисленной аминокислоты. Синтез пролина может проходить в цитозоле, митохондриях и хлоропластах. Наблюдаются случаи, когда при воздействии неблагоприятных условий (например, тяжелых металлов – Cd) уровень содержания пролина уменьшается с увеличением нагрузки. Это связывают с недостатком потенциала его синтеза. Именно поэтому нельзя, исходя из уровня концентрации свободного пролина в клетке, определить уровень загрязненности среды обитания.

Увеличение содержания пролина в ответ на воздействие тяжелых металлов было описано многими авторами, однако физиологическое значение накопления этой аминокислоты в условиях стресса недостаточно хорошо объяснено.

Роль фитогормонов в устойчивости растений к химическому загрязнению

Важную роль в неспецифических механизмах устойчивости растений к загрязнению играет гормональная регуляция. Фитогормоны контролируют физиологические процессы растений на всех этапах его развития не только в нормальных условиях существования, но и при стрессе. Обычно под влиянием стрессоров тормозится рост растений, снижается содержание индолилуксусной кислоты, гиббереллинов и цитокининов, но возрастает количество ингибиторов – абсцизовой кислоты (АБК), этилена, жасмоновой кислоты. АБК и этилен даже называют стрессовыми гормонами.

Накопление ингибиторов роста при стрессе имеет большое адаптивное значение, поскольку приводит к снижению интенсивности обменных процессов, остановке деления и роста клеток, переходу организма в состояние покоя. В результате экономнее расходуются энергетические запасы, и растение получает больше возможностей направить их на поддержание структур клетки.

Этилен активно синтезируется в ответ на различные неблагоприятные факторы, в том числе на действия тяжелых металлов. Этилен влияет на содержание, транспорт, образование и распад других фитогормонов: ауксина, цитокинина, абсцизовой кислоты.

Согласованная работа всех механизмов устойчивости растений способствует обеспечению длительного существования организма в неблагоприятных экологических условиях.

4.2. Устойчивость растений к тяжелым металлам

Выделяют внешние и внутренние факторы защиты растений от действия тяжелых металлов. К внешним факторам относятся низкая растворимость и малая подвижность катионов в окружающей среде, антагонистическое действие металлов, к внутренним – комплекс механизмов защиты метаболического порядка.

Механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам схематично представлены на рис. 8. Согласно схеме устойчивость растений к тяжелым металлам достигается двумя основными путями. Один из путей, обеспечивающих такую устойчивость, состоит в

предотвращении поступления металла в клетку. При неэффективной работе указанных механизмов невозможно избежать попадания в клетку тяжелых металлов, тогда включаются внутриклеточные способы формирования металлоторантности.

Предотвращение поступления тяжелых металлов в клетку

Ограничение или предотвращение поступления тяжелых металлов в клетку достигается с помощью нескольких механизмов.

Выделение металлхелатирующих лигандов

Часть избыточных ионов тяжелых металлов растение способно перевести в менее активное состояние до проникновения их в корни, т.е. ещё во внешней среде. Растения выделяют различные хелатирующие вещества: органические кислоты, сахара, аминокислоты, пептиды, фенолы. С помощью корневых выделений происходит связывание тяжелых металлов, уменьшение их концентрации на поверхности корня и ограничение их поглощения. Осаждение тяжелых металлов установлено, например, у растений, устойчивых к свинцу и меди (Битюцкий, 1999). В составе корневых выделений растений обнаружены гистидин и цитрат, которые являются хелаторами никеля. Выделяемая корнями растений слизь, представляющая собой гидратированный полисахарид пектиновой природы, также может ограничивать поступление тяжелых металлов в клетки корня.



Рис. 8. Механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам (по Т.В. Чирковой, 2002)

С другой стороны, при недостатке микроэлементов (железа, цинка, меди и марганца) растения могут увеличивать их подвижность во внешней среде. Корни растений выделяют вещества фитосидерофоры, которые повышают растворимость и доступность элементов в почве. Изучены фитосидерофоры у ячменя, кукурузы и овса: эти соединения представляют собой мугеиновую, дезоксимугеиновую и авениковую кислоты.

Связывание тяжелых металлов микоризой

Механизмы предотвращения поступления токсичных элементов в растения включают также задерживание металлов грибами микоризы. Эктомикоризы деревьев способны уменьшать токсическое действие тяжелых металлов на растение-хозяина. Устойчивость микоризных грибов к металлам видоспецифична. Установлено, что

эктомикоризный гриб свинушка тонкая (*Paxillus involutus* Fr.) аккумулирует цинк, уменьшая его концентрацию в тканях сосны обыкновенной. Механизмы толерантности грибов к тяжелым металлам аналогичны стратегиям высших растений и заключаются в связывании слизи и изолировании в вакуолях (Hall, 2002).

Функцию, подобную роли микоризы, могут выполнять трихомы эпидермы корня растений, где происходит отложение тяжелых металлов и предотвращение их дальнейшего поступления.

Иммобилизация тяжелых металлов в клеточной стенке

Фиксация тяжелых металлов клеточной стенкой является одним из важнейших процессов, обеспечивающих устойчивость растений к избытку токсичных металлов в окружающей среде. Клеточная стенка выступает первым барьером растений на пути поступления тяжелых металлов в клетку. Связывание ионов металлов клеточными стенками корня позволяет растениям ограничить их проникновение в цитоплазму клеток и транспорт в надземные вегетативные и генеративные органы. Данные многих авторов свидетельствуют о значительном накоплении тяжелых металлов в клеточных стенках. Выделяют два типа иммобилизации тяжелых металлов в клеточных стенках:

- накопление ионов металлов в свободном пространстве клеточной стенки;
- связывание металлов специфическими участками клеточной стенки.

Фиксация тяжелых металлов в свободном пространстве клеточной стенки определяется величиной ее ионообменной емкости, которая зависит от количества гидроксильных групп пектиновых веществ. Связывание ионов в клеточной стенке не всегда обеспечивает необходимый уровень устойчивости растений. Под воздействием высоких концентраций тяжелых металлов емкость клеточной стенки исчерпывается и её барьерные функции теряются.

Торможение транспорта тяжелых металлов через плазмалемму

Плазмалемма является первым живым барьером клетки на пути тяжелых металлов, который одновременно служит «мишенью» для токсичных ионов.

Плазмалемма способна полностью блокировать поступление тяжелых металлов в протопласт клетки или ограничивать их пассивный транспорт. Возможным механизмом снижения поступления металлов внутрь клетки может являться уменьшение количества доступных для реагирования с ионами SH-группировок на наружной поверхности мембраны. Предполагается участие транспортных белков в механизмах защиты на уровне плазмалеммы. В транспорте ионов через мембрану могут участвовать специализированные белки-транспортеры. В частности, переносчиками цинка и кадмия могут служить ZIP-белки (от англ. *Zinc iron permease*). Транспорт железа, марганца, цинка и предположительно кадмия может осуществляться IRT-белками. Nramps-белки (от англ. *Natural resistance associated macrophage proteins*) способны переносить железо и кадмий. У некоторых растений выделены переносчики никеля - NtCBP4 (от англ. *Nicotiana tabacum calmodium-binding protein*). Трансгенные растения, способные к экспрессии гена, кодирующего NtCBP4, обладают повышенной устойчивостью к никелю, что свидетельствует об участии переносчика в механизмах устойчивости растений.

Активное выведение тяжелых металлов из клеток

Альтернативным механизмом снижения концентрации тяжелых металлов в клетке с участием плазмалеммы является активный выброс ионов во внешнюю среду. Данных, подтверждающих наличие этого защитного механизма, в научной литературе крайне мало. Например, имеются сведения о возможности выведения кадмия из клеток (Bennetzen, Adams, 1984). В клетках бактерий функцию выведения ионов тяжелых металлов выполняют АТФазы и катион/H⁺-антипорты, которые являются основными механизмами устойчивости к тяжелым металлам (Silver, 1996).

При эффективной работе рассмотренных механизмов устойчивости растения могут нормально расти и развиваться на почвах, загрязненных тяжелыми металлами. Однако в случае

высокого уровня загрязнения механизмы, предотвращающие поступление металлов в растения, становятся неэффективными, и токсичные элементы попадают во внутренние ткани и клетки, и тогда включаются внутренние механизмы устойчивости.

Внутренние механизмы устойчивости к тяжелым металлам

Внутриклеточные механизмы устойчивости можно условно разделить на следующие группы:

- детоксикация тяжелых металлов,
- репарация повреждений клеточных структур,
- обеспечение нормального функционирования метаболизма.

Детоксикация ионов тяжелых металлов в клетках достигается двумя путями. Во-первых, посредством образования физиологически неактивных комплексов или нерастворимых соединений. Во-вторых, путём активного транспорта тяжелых металлов в вакуоли.

Образование комплексов тяжелых металлов протекает при их взаимодействии с различными лигандами. В роли последних могут выступать органические кислоты, аминокислоты, сахара, фенолы, металлотионеины и фитохелатины. Тяжелые металлы образуют устойчивые комплексы с некоторыми органическими кислотами. Наиболее распространенными лигандами являются малат, оксалат и цитрат. Установлено, что при воздействии тяжелых металлов у растений активируется процесс образования цитрата и малата в корнях и побегах. Перевод тяжелых металлов в форму хелатированных соединений снижает степень их токсического действия на физиологические процессы. Однако четкой зависимости между содержанием органических кислот и уровнем устойчивости растений не установлено.

Детоксикация тяжелых металлов достигается также посредством *образования комплексов с аминокислотами*. Имеются данные об участии аминокислоты гистидина в детоксикации никеля в некоторых растений. Вместе с тем у гипераккумуляторов, произрастающих на почвах с повышенным содержанием никеля, не установлено корреляции между концентрацией металла и количеством гистидина. В некоторых случаях наблюдается даже

снижение содержания этой аминокислоты у растений в ответ на повышение концентрации никеля. Другой аминокислотой, способной к образованию комплексов с никелем и железом, является никотинамин. Органические кислоты и аминокислоты относятся к конститутивным веществам растительной клетки и образуются постоянно. В связи с этим они обеспечивают работу неспецифических механизмов устойчивости растений к тяжелым металлам.

Под влиянием тяжелых металлов в клетках растений образуются индуцированные металлсвязывающие соединения – *металлотионеины* и *фитохелатины*. Они считаются специфическими факторами устойчивости растений к тяжелым металлам.

Металлотионеины растений являются низкомолекулярными пептидами с молекулярной массой около 10 кД, обогащенными SH-группами. В состав металлотионеинов входит около 30% серосодержащей аминокислоты – цистеина.

В нормальных условиях металлотионеины в незначительном количестве содержатся в клетках растений. Их образование становится очень интенсивным при действии металлов и менее интенсивным в случае уменьшения их концентрации в питательном субстрате. Синтез металлотионеинов преимущественно индуцируют Cd, Zn, Cu, Hg, Au, Ag, Co, Ni, Pb. Синтез большого количества металлотионеинов позволяет фиксировать 60 – 100% металлов, поступающих в клетку. Тяжелые металлы инициируют экспрессию генов, ответственных за синтез металлсвязывающих белков. У растений выделены гены, кодирующие образование металлотионеинов, установлена корреляция между синтезом этих белков и устойчивостью растений к меди. Механизм действия металлотионеинов основан на фиксации ионов тяжелых металлов тиоловыми группами цистеина.

Одним из важнейших путей детоксикации тяжелых металлов является их фиксация с помощью фитохелатинов. Эти соединения представляют собой низкомолекулярные пептиды, состоящие из линейных цепей остатков глутаминовой кислоты, цистеина и глицина $[(\gamma\text{-Глу-Цис})_n\text{-Гли}]$, где $n = 2 - 11$.

В отличие от металлотионеинов фитохелатины не являются продуктами экспрессии генов. Фитохелатины образуются в цитоплазме из глутатиона при участии фермента фитохелатинсинтазы.

Известно пять семейств фитохелатинов, различающихся по аминокислотному остатку на С-конце полипептида. Некоторые из них, вероятно, свойственны отдельным семействам покрытосеменных растений. Так, гомотитохелатины (с С-терминальным аланином) обнаружены главным образом у бобовых, а оксиметилфитохелатины (с С-терминальным серином) – у злаков.

Многие тяжелые металлы и токсичные элементы инициируют синтез фитохелатинов. Образование фитохелатинов наблюдается при воздействии на растения Zn^{2+} , Pb^{2+} , Cd^{2+} , Ni^{2+} , Sn^{2+} , SeO_3^{2-} , Bi^{3+} , Ag^+ , Cu^{2+} , Au^+ , AsO_4^{3-} ; Sb^{3+} , Te^{4+} . Другие металлы: Al^{3+} , Ca^{2+} , Co^{2+} , Cr^{2+} , Cs^+ , K^+ , Mg^{2+} , Na^+ и V^{2+} – не вызывают синтез фитохелатинов. Фитохелатины обладают наибольшим сродством к кадмию, что определяет их важную роль в его детоксикации. Установлено, что комплексы кадмия с фитохелатинами на несколько порядков менее токсичны, чем свободный тяжелый металл.

Важную роль в механизмах детоксикации тяжелых металлов играет глутатион. Наряду с участием в антиоксидантных процессах и синтезе фитохелатинов, глутатион может непосредственно связывать ионы тяжелых металлов в форме стабильных комплексов. Это свойство основано на высоком содержании серы в составе глутатиона. Установлено участие глутатиона в детоксикации чрезвычайно токсичных металлов – ртути и серебра.

Способностью связывания тяжелых металлов обладают также железосодержащие белки ферритины. Они связывают цинк, медь, кадмий, свинец и бериллий.

Активный транспорт тяжелых металлов в вакуоли

Другим направлением процесса детоксикации тяжелых металлов является их удаление в вакуоли.

Тяжелые металлы могут транспортироваться в вакуоль в виде свободных ионов или в форме комплексов с фитохелатинами. Перенос металлов через тонопласт вакуоли осуществляется с помощью металл/ H^+ -антипортов или других транспортеров. Так, у гипераккумуляторов тяжелых металлов выделены переносчики никеля, цинка и кадмия, которые участвуют в обеспечении устойчивости растений к тяжелым металлам.

В вакуолях металлы находятся в форме солей органических кислот или нерастворимых минеральных соединений. Аккумуляция тяжелых металлов в вакуолях приводит к снижению их содержания в цитоплазме и ограничению токсического действия на структуры и процессы клетки.

Репарация повреждений клеток

В результате токсического действия загрязнения образуются активные формы кислорода и свободные радикалы, которые, как уже указывалось, вызывают серьезные повреждения биомолекул, клеточных структур и нарушения физиологических процессов.

В ответ на воздействие тяжелых металлов в растениях наблюдается синтез так называемых белков теплового шока (БТШ). Предполагается, что БТШ защищают белки плазмалеммы и способствуют восстановлению повреждений, вызванных действием тяжелых металлов. Считается, что некоторые БТШ связываются с денатурированными белками, которые образуются во время стресса, обусловленного влиянием токсичных элементов. БТШ облегчают образование складчатых слоев различных белков или сборку этих слоев во время стресса. БТШ обнаруживаются во всех компартментах клетки — в цитоплазме, клеточной мембране, митохондриях, хлоропластах и эндоплазматической сети.

Способы поддержания метаболизма растений

Нормальное течение физиологических процессов у растений в условиях загрязнения тяжелыми металлами может поддерживаться за счёт образования нечувствительных ферментов либо благодаря альтернативным путям метаболизма.

Сведений о синтезе устойчивых к действию тяжелых металлов ферментов в литературе относительно немного. Предполагается, что изменения затрагивают последовательность аминокислот в белковой молекуле. В результате образуются ферменты, у которых активный центр не испытывает воздействия тяжелых металлов. Ионы присоединяются к удаленным от реакционного центра участкам ферментов, что может приводить даже к его активации.

Роль альтернативных путей метаболизма растений в обеспечении устойчивости к тяжелым металлам довольно мало изучена. Установлено, что при повышенном содержании цинка происходит переключение потока электронов с цитохромного (основного) пути на альтернативный – цианидрезистентный.

4.3. Устойчивость растений к газообразным загрязнителям

Способность растений противостоять действию токсичных газов, сохраняя нормальный рост и развитие, называется газоустойчивостью. Механизмы газоустойчивости растений можно разделить на три группы:

- биологические,
- анатомо-морфологические,
- физиолого-биохимические.

Биологические механизмы устойчивости определяются видовыми особенностями растений и зависят от

- интенсивности обмена веществ,
- продолжительности фаз развития,
- эколого-географического происхождения,
- экологической принадлежности,
- экологической пластичности.

Как правило, культурные растения менее устойчивы к загрязнению атмосферы, чем естественные виды. Растения из группы эфемеров, обладая высокой интенсивностью обмена веществ и коротким вегетативным периодом, являются неустойчивыми к газообразным загрязнителям. Древесные и травянистые формы растений также различаются степенью устойчивости к атмосферным загрязнителям. Деревья менее устойчивы к действию фтора, хлора, закиси азота, чем травы.

На *анатомо-морфологическом уровне* устойчивость растений к газам зависит от мощности кутикулы, наличия дополнительных восковых покровов и опушения, величины и размеров устьиц. Мощные восковые покровы на поверхности листьев создают

водоотталкивающий слой, препятствующий поступлению загрязнителей во внутренние ткани.

Под влиянием SO_2 у растений усиливаются признаки ксероморфности: уменьшается площадь листовых пластинок, увеличивается степень жилкования и количество устьиц, уменьшаются размеры клеток устьичного аппарата. Установлено, что в процессе приспособления к условиям загрязнения у растений наблюдается мелкоклетность, утолщение клеточных оболочек.

Уменьшение степени вентилируемости губчатой паренхимы также снижает чувствительность растений к действию газов. Растения с меньшим количеством и размерами листьев, например, ксерофиты, более устойчивы к газам, чем другие экологические группы растений. Анатомо-морфологические особенности относятся к пассивным механизмам устойчивости растений к газам.

Благодаря *физиолого-биохимическим процессам* растения способны активно противостоять действию газообразных загрязнителей. Физиолого-биохимические механизмы устойчивости обеспечиваются несколькими путями:

- регуляцией поступления газов в растения;
- поддержанием буферности цитоплазмы;
- детоксикацией газов.

Поступление газов в ткани растений регулируется в основном работой устьичного аппарата. Под влиянием токсичных газов у устойчивых растений происходит закрывание устьиц.

Буферные свойства цитоплазмы обеспечиваются наличием катионов, особенно кальция, способных нейтрализовать действие кислот, образующихся при растворении большинства газов. Высокой способностью к регуляции ионного состава характеризуются солеустойчивые и засухоустойчивые растения, которые проявляют также высокий уровень газоустойчивости.

Детоксикация газов обеспечивается выделением различных соединений, например эфирных масел. Детоксикация газов может происходить и за счет химического преобразования. Сернистый газ при растворении образует бисульфит или сульфит. В случае низкой концентрации эти соединения трансформируются до нетоксичного

сульфата. Однако при высоких концентрациях газообразных загрязнителей растения не способны к их детоксикации.

Устойчивость растений к газам зависит также от внешних условий среды обитания. При повышенной влажности растения более чувствительны к газам, чем при засухе. Во влажных условиях наблюдаются повышение тургорного давления, более полное открывание устьиц и активная ассимиляция токсичных газов. При снижении влажности воздуха до 29% повреждающее действие газов на растения резко ограничивается.

Ассимиляция атмосферных газов растениями играла огромную роль в эволюции биосферы. Растения протерозойской и палеозойской эр должны были располагать механизмами устойчивости к токсичным для современной флоры газам: метану, аммиаку, сероводороду и др. Древние растения освободили первичную атмосферу планеты от токсичных газов, и современная флора утратила специфические механизмы газоустойчивости, которая обеспечивается общими механизмами устойчивости растений к неблагоприятным факторам (Полевой, 1989).

4.4. Устойчивость растений к органическим загрязнителям

Данных о механизмах устойчивости растений к органическим ксенобиотикам в научной литературе относительно мало.

Поступив в организм растения, органические загрязнители подвергаются ферментативным превращениям. В зависимости от типа загрязнителя продукты трансформации оказываются совершенно разными. Разложение может протекать полностью, до простых соединений – CO_2 , H_2O , NH_3 , катионов, анионов и др. В этом случае продукты биотрансформации включаются в нормальный метаболизм растений. Часть пестицидов подвергается полимеризации, вступает в реакцию с углеводами, аминокислотами. Другая часть соединений вообще не поддается биологической трансформации и накапливается в организме растений.

Устойчивость растений к пестицидам основана на способности растений поддерживать синтез белка, равновесие адениловой системы (АМФ, АДФ, АТФ), синтез аминокислот (аспарагиновой, глутаминовой, триптофана). Нормальное содержание моносахаров (глюкозы) в растениях способствует иммобилизации пестицидов.

Важную роль в механизмах устойчивости к токсическому действию пестицидов играет антиоксидантная система, устраняющая свободные радикалы и активные формы кислорода (Пронина, 2000).

Контрольные вопросы

1. Какова роль неспецифических и специфических механизмов устойчивости растений?
2. Сформулируйте понятие об окислительно-восстановительном стрессе.
3. Как образуются свободные радикалы при химическом загрязнении?
4. Назовите компоненты антиоксидантной системы растений и их функции.
5. Какую роль выполняют фенольные соединения в устойчивости к химическому загрязнению?
6. Назовите стресс-индуцированные аминокислоты и определите их участие в устойчивости растений.
7. Какова роль фитогормонов в устойчивости растений?
8. Перечислите механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам.
9. Как предотвращается поступление тяжелых металлов в растения?
10. В чём заключается детоксикация тяжелых металлов в клетках и тканях растений?
11. Какую роль играют металлотионеины и фитохелатоны?
12. Дайте понятие газоустойчивости растений.
13. Назовите принципы устойчивости растений к пестицидам.
14. Каким превращениям подвергаются пестициды в клетках растений?

Глава 5. Фитоиндикация химического загрязнения

Общее представление о фитоиндикации

В арсенале средств экологической оценки и прогноза условий среды важное место занимает биоиндикация. Под биоиндикацией понимают анализ качества среды обитания и её отдельных характеристик по состоянию биоты в природных условиях. В случае использования растений в качестве организмов биоиндикаторов употребляется термин *фитоиндикация*.

Преимущество биоиндикации перед дорогостоящими инструментальными методами состоит в дешевом и быстром получении информации о среде по признакам живых организмов. Они чутко реагируют на комплексное воздействие неблагоприятных антропогенных факторов и позволяют характеризовать большие территории (Трасс, 1983).

Некоторые виды растений отличаются специфическими требованиями к условиям окружающей среды. Такие виды называют растениями-индикаторами. Использование видов-индикаторов, которое лежит в основе фитоиндикации, позволяет выявлять особенности окружающей среды, в том числе присутствие токсичных соединений. В качестве фитоиндикаторов могут выступать не только отдельные виды, но и сообщества растений (фитоценозов). Растения чутко реагируют на изменения в окружающей среде. Реакции, выявляемые в процессе биомониторинга, представляют собой отклик живых организмов на комплексное воздействие физических, химических и биологических факторов экосистемы и дают возможность составить целостное представление о её состоянии. В табл. 8 приводятся некоторые примеры растений-индикаторов.

Не умаляя роли химических методов исследований, следует отметить, что они не позволяют оценить комбинированное влияние внешних факторов на живые организмы и экосистемы. В предыдущих главах уже обсуждались сложность и комплексность химического загрязнения, присутствие загрязнителей в крайне низких концентрациях (суперэкоотоксиканты), трансформация исходных загрязнителей в новые соединения, которые трудно предсказать. Поэтому аппаратура, хотя и стремительно совершенствующаяся, не предоставляет таких возможностей, как биологические методы

диагностики. Биодиагностика позволяет давать интегральную оценку химического загрязнения, обеспечивая при этом относительную простоту, быстроту и надежность результатов.

Таблица 8

Некоторые растения-индикаторы
(по: Экологический мониторинг..., 2003)

Загрязнитель	Вид-индикатор
Общее загрязнение	Лишайники и мхи
Диоксид серы	Ель, люцерна
Фтористый водород	Гладиолус, косточковые плоды
Хлористый водород	Береза бородавчатая, земляника лесная
Аммиак	Подсолнечник, каштан конский
Сероводород	Шпинат, горох
Хлор	Шпинат, фасоль, салат, петуния, томат
Оксид азота (NO ₂)	Шпинат, махорка, сельдерей
Фотосмог	Крапива, табак
Тяжелые металлы	Слива, фасоль обыкновенная
ПАУ	Соя, недотрога обыкновенная

Таким образом, фитоиндикация самостоятельно и в сочетании с химико-аналитическими методами даёт возможность наиболее эффективного изучения и мониторинга химического загрязнения окружающей среды и реакции на него растительности.

Поиск видов-индикаторов

Выбор видов-индикаторов является весьма сложной задачей биомониторинга. Характер антропогенной нагрузки, уровень и качество химического загрязнения, климатические особенности существенно различаются на разных территориях. Это значительно усложняет поиск видов, чувствительных к местным условиям.

Рядом авторов (Исидоров, 1999; Trass, 1988) сформулированы требования, предъявляемые к биоиндикаторам:

- доминирующее положение в сообществе,
- широкий ареал распространения,
- высокая чувствительность к фактору воздействия,

- легкость и быстрота определения,
- изученность внутривидовых таксонов,
- простота учёта,
- достаточная биомасса.

При выборе видов-индикаторов учитывают следующие условия: аккумуляция загрязнителей не должна вызывать гибель организма, индикаторы должны быть одновозрастными.

Одним из важнейших свойств биоиндикаторов является характер ответных реакций на воздействие загрязняющих веществ. Различают несколько типов ответных реакций организмов-индикаторов (Агроэкология. Методология..., 2004):

- 1) внезапная и сильная реакция, которая прекращается через некоторое время при продолжающемся воздействии загрязнителя;
- 2) длительная линейная реакция на повышение концентрации загрязнителя;
- 3) внезапная сильная реакция с затуханием сначала резким, затем постепенным;
- 4) постепенно усиливающаяся реакция с постепенным затуханием после максимума;
- 5) многократно повторяющиеся реакции, возникновение осцилляций индикаторных параметров.

Другие исследователи (Черненко, 2002) считают, что биоиндикаторами могут выступать любые виды или сообщества (экосистемы) в зависимости от целей исследования. Для комплексной характеристики экосистемы недостаточно использования одного вида-индикатора. Необходим определенный набор биоиндикаторов для разных систематических и экологических групп. Однако число видов-индикаторов должно быть по возможности минимальным и остаточным для оценки состояния территории.

Индикаторные признаки растений

Растения обладают многообразием свойств на разных уровнях организации, от молекулярного до фитоценотического. Поэтому кроме выбора подходящего вида-индикатора важным условием

мониторинга является выделение индикаторных признаков, которые отражают реакцию на состояние окружающей среды с помощью тестируемого показателя. Индикаторные признаки растений были предложены ботаником Б.В. Виноградовым. К признакам, обладающим биоиндикаторной ценностью относятся флористические, морфологические, физиологические и фитоценотические.

Флористические признаки проявляются в изменении видового состава территории. Индикация состояния проводится как по наличию, так и по отсутствию характерных видов растений. В основе флористической изменчивости лежит чувствительность и потребность видов в определенных условиях окружающей среды. Видовой состав флоры является удобным признаком индикации кислотности, уровня засоления, обеспеченности питательными элементами, влажности, гранулометрического и химического состава почв, состояния атмосферного воздуха и водоемов.

Анатомо-морфологические признаки проявляются в изменении внешних показателей, характерных для вида в оптимальных условиях. Морфологические изменения затрагивают количество, форму, размеры и окраску листовых пластинок, строение корневой системы, длину междоузлий, размеры и количество соцветий, формы проростков. Анатомические изменения выражаются в особенностях строения тканей и клеток. Традиционно морфологические изменения используются при диагностике недостатка питательных элементов у сельскохозяйственных культур или комнатных растений. Например, сильное фосфорное голодание растений выражается в появлении сине-зеленой окраске листьев с пурпурным или бронзовым отеком (вследствие задержки синтеза белка и накопления сахаров) и уменьшении их размеров. В условиях загрязнения морфологические изменения подорожника большого и среднего проявляются главным образом в уменьшении размеров и количества листьев.

Физиологические признаки играют значительную роль в диагностике состояния окружающей среды. Важнейшей физиологической реакцией организма на внешние условия выступает изменение активности транспирации, дыхания и фотосинтеза. Интегральным показателем состояния организма и его реакции на стрессовые факторы является рост. Характер ростовых процессов в разные фазы развития прекрасно демонстрируют ответные реакции растений на антропогенное воздействие.

Фитоценоотические признаки отражают специфику структуры растительного покрова. Количественными параметрами в данном случае выступают обилие, плотность растительного покрова, биомасса, продуктивность.

Количественные параметры в фитоиндикации

В фитоиндикации используются количественные показатели (Черненкова, 2002):

- число видов,
- частота встречаемости,
- величина проективного покрытия,
- показатель обилия-плотности,
- интегральный индекс сохранности,
- индекс чистоты атмосферы,
- химические показатели,
- ростовые показатели.

На основе фитоиндикационных исследований составляются карты, отображающие зональность качества и уровень загрязнения атмосферы. Картирование параметров загрязнения играет важную роль в организации хозяйственной деятельности, в том числе мероприятий по восстановлению территорий.

Использование растений разных систематических групп в фитоиндикации

Водоросли в фитоиндикации

Водоросли обладают рядом свойств, которые позволяют успешно использовать их в качестве прекрасных тест-объектов. Водоросли имеют широкую экологическую амплитуду.

Характер их физиологических процессов близок к характеру этих процессов у высших растений, что позволяет прогнозировать воздействие неблагоприятных факторов на растительный покров в целом.

Водоросли отличаются быстрой ответной реакцией на изменение условий окружающей среды. Систематика и классификация водорослей хорошо отработана. Водоросли могут прекрасно использоваться как в полевых, так и в лабораторных исследованиях для получения полноценных экологических данных.

Использование лишайников в фитоиндикации

Разные виды лишайников проявляют разную чувствительность к загрязнению атмосферы. Многие из них погибают при малейшем ухудшении качества воздуха. Некоторые виды хорошо приспособились к антропогенной нагрузке и обитают только в населенных пунктах. Лишайники успешно используются в *лихеноиндикации* окружающей среды.

При изучении лишайников в различных населенных пунктах были установлены некоторые закономерности. По мере роста индустриальной нагрузки снижается видовое разнообразие лишайников, уменьшается площадь слоевищ на субстратах и понижается их жизнеспособность. Разные формы лишайников по-разному реагируют на промышленное загрязнение. Наиболее чувствительными являются кустистые формы, менее чувствительными – листоватые, относительно устойчивыми – накипные.

Видовой состав лишайников урбанизированных территорий настолько чутко реагирует на загрязнение, что проявляет определенную зональность. Впервые «зоны лишайников» были выделены в Стокгольме. Центр города и промышленные районы с сильным уровнем загрязнения были названы «лишайниковой пустыней». Здесь лишайники практически отсутствовали. Зону «соревнования» образуют участки города со средней степенью загрязнения, где разнообразие лишайников очень скудное. Окраина города была названа «нормальной зоной», поскольку отличалась большим разнообразием лишайников.

Позднее подобные зоны были выделены и в других крупных городах, более того, была выявлена тенденция к росту зоны «пустыни». Так, в Мюнхене в 1901 г. она составляла 8 км², а к 1957 г. – уже 58 км².

В дальнейшем было установлено, что из всех атмосферных загрязнителей самое негативное влияние на лишайники оказывает диоксид серы. Пороговой концентрацией для лишайников является $0,08 \text{ мг/м}^3$. Сначала у лишайников появляются бурые пятна, начинает разрушаться хлорофилл. Концентрация SO_2 $0,5 \text{ мг/м}^3$ вызывает гибель большинства видов лишайников. Кроме двуокиси серы на лишайник оказывают вредное воздействие и другие газообразные загрязнители: оксиды азота, окись углерода, фтор и др. Однако следует отметить, что некоторые виды лишайников приспосабливаются к загрязненной среде. Относительно выносливыми видами оказались ксантория, фисция, анаптихия. Эти виды выдерживают концентрацию диоксида серы от $0,05$ до $0,2 \text{ мг/м}^3$. В сравнительно чистых условиях (содержание SO_2 ниже $0,05 \text{ мг/м}^3$) произрастают виды естественной флоры – пармелия, алектория и др (Жизнь растений, 1977).

В настоящее время лишайники используются не только для индикации загрязненности городов, но и для диагностики загрязнения вблизи промышленных объектов. В лишеноиндикации эффективно применяется метод пересадки (трансплантации) некоторых видов лишайников с естественных территорий в зоны с разным уровнем антропогенного загрязнения.

Мхи в фитоиндикации

Мхи наряду с лишайниками широко используются в биоиндикации загрязнения окружающей среды. Мхи проявляют сходные с лишайниками экологические и физиологические свойства. Как и лишайники, мхи отличаются высокой активностью катионного обмена в талломах, что приводит к повышенной аккумуляции и депонированию загрязнителей в теле мхов. Мхи чутко реагируют на изменение экологических условий, содержания токсичных веществ и элементов в окружающей среде. Для оценки степени загрязнения воздуха широко применяется метод химического анализа мхов. Сопоставление химического состава мхов на загрязненных территориях и естественных участках позволяет установить уровни загрязнения и выявить зональность загрязнения.

Мхи обладают уникальным свойством накапливать загрязнители не только в живом, но и в высушенном состоянии. Эта способность положена в основу метода «моховых мешочков» (Swieboda,

Kalemba, 1981). На исследуемых участках размещают сухие мхи, находящиеся в мешочках и затем регистрируют уровень накопления загрязнителей в них. Особенно эффективен этот метод в местах с чрезвычайно высоким уровнем загрязнения, где живые мхи отсутствуют.

Прекрасным индикационным показателем является проективное покрытие мхов, которое чётко отражает уровень токсического воздействия.

Успешно применяется метод трансплантации мхов из естественных условий в антропогенные экосистемы.

Сосудистые растения в фитоиндикации

Использование сосудистых растений в фитоиндикации осложняется из-за ряда экологических и физиологических особенностей этой группы растений. Процессы поглощения и дифференциации загрязняющих веществ у рассматриваемой группы растений в отличие от водорослей, мхов и лишайников очень сложны и обусловлены множеством внешних и внутренних факторов. Загрязнители поступают в организм сосудистых растений посредством разных механизмов: корневого питания, воздушного (газообмен), внекорневого (через листовую пластинку). Наличие кутикулы в листьях, коры и эндодермы в корнях затрудняет поступление и аккумуляцию токсичных веществ в органах и тканях растений. Химический состав сосудистых растений очень опосредованно отражает особенности загрязнения окружающей среды (Черненко, 2002).

Сложность механизмов реакций сосудистых растений на химическое загрязнение не означает невозможности их использования в фитоиндикации. Многочисленные исследования в лабораторных условиях и естественных местах обитания обнаруживают изменчивость растений при антропогенном воздействии. Изменения чётко прослеживаются на разных уровнях организации, от молекулярного до фитоценотического.

Использование сосудистых растений в биоиндикации позволяет выделить множество направлений исследований. Важнейшими из них являются

- морфо-биологическое,
- физиолого-биохимическое,
- микроскопное,
- ботаническое,
- лесоводческое,
- геоботаническое.

Многие сосудистые растения вполне определенно и очень чутко реагируют на различные виды загрязняющих веществ. Поиск новых видов-индикаторов, индикационных признаков, методов фитоиндикации является важнейшей задачей современной науки.

Контрольные вопросы

1. Сформулируйте понятие биоиндикации.
2. На чём основаны методы фитоиндикации химического загрязнения?
3. Назовите основные преимущества биоиндикации перед химико-аналитическими способами биомониторинга?
4. Каким требованиям должны соответствовать виды-индикаторы?
5. Какие признаки и свойства растений позволяют использовать их в качестве биоиндикаторов?
6. Какие количественные показатели применяют при фитоиндикации?
7. Какие представители растительного мира являются наиболее эффективными индикаторами химического загрязнения и почему?
8. В чём заключается особенность использования сосудистых растений в биоиндикации?

Глава 6. Фиторемедиация загрязненных территорий

Важнейшей задачей, связанной с решением проблем химического загрязнения, является очистка или восстановление загрязненных объектов природы. «Традиционными» способами очистки загрязненных природных сред считаются:

- промывка почвы,
- пневматическое дробление,
- отверждение/стабилизацию,
- стеклование,
- электрокинетические методы,
- химическое восстановление или окисление,
- удаление загрязненной почвы и сбор ее на специальных площадях.

Для ограничения подвижности и токсичности загрязнителей в почвах применяют известкование и внесение больших доз органических удобрений.

В последнее время большое внимание уделяется технологии фиторемедиации окружающей среды. По сравнению с физическими, химическими и техническими методами восстановления экосистем использование растений является более экономичным и наносит меньший ущерб окружающей среде (Прасад, 2003). *Фиторемедиация* – использование растений для удаления тяжелых металлов из окружающей среды или превращения их в безвредные соединения (Буравцев, Крылова, 2005). Согласно другим представлениям в фиторемедиации загрязненных территорий активное участие принимают не только растения, но и ассоциированные с ними микроорганизмы ризосферы.

Термин «фиторемедиация» был введен в научный обиход американским ученым Раскином в 1994 г. По его мнению, истоки фиторемедиации уходят во времена зарождения земледелия и освоения человеком новых территорий под пахотные земли.

Важнейшее преимущество фиторемедиации определяется тем, что в процессе очистки территорий практически используется только энергия солнца, поглощаемая зелеными растениями. В связи с этим стоимость технологии существенно ниже стоимости технических и

химических способов рекультивации деградированных территорий. В ходе фиторемедиации растительный покров уменьшает испарение влаги и эрозию почвы, активизирует почвенные процессы, не оказывает негативного механического и химического воздействия на почвенный покров, сохраняет структурное состояние почвы, поддерживает её агрофизические показатели.

Требования к растениям-фиторемедиантам

По мнению некоторых исследователей, растения, используемые в фиторемедиации, должны отвечать следующим требованиям:

- обладать способностью аккумулировать загрязнители преимущественно в надземных органах,
- проявлять устойчивость к накапливаемому загрязнителю,
- отличаться быстрыми темпами роста и большой биомассой,
- обладать высокой способностью к наращиванию биомассы после скашивания.

Наиболее успешно в процессе фитомелиорации загрязненных территорий используются растения-гипераккумуляторы тяжелых металлов. Эта группа растений способна к высокой степени аккумуляции токсичных элементов при сохранении нормальных темпов роста и развития.

Технологии фиторемедиации

Фиторемедиация позволяет очищать разные природные объекты: почву открытого и закрытого грунта, поверхностные и грунтовые воды. Очистке поддаются разные типы загрязнений: тяжелыми металлами, радионуклидами, нефтепродуктами, пестицидами и другими органическими загрязнителями. Для эффективной очистки конкретной территории необходимы тщательное изучение характера загрязнения, особенностей территории и выбор способа фитоэкстракции. В фиторемедиации загрязненных природных сред используются разнообразные технологии:

- фитоэкстракция,
- фитодегградация,
- фитоволотализация,
- фитогидравлика,
- фитостабилизация,
- ризофльтрация,
- ризодеградация.

Подробно методы фитоэкстракции описаны в работах В.М. Душенкова и др. (1999), М.Н. Прасада (2003), А.Ф. Титова и др. (2007), D.E. Salt и др. (1998). Остановимся о на общей характеристике технологий фиторемедиации.

Фитоэкстракция используется для очистки почв и водоёмов от тяжелых металлов и радионуклидов, частично от органических загрязнителей. Технология основана на поглощении токсичных элементов корнями и их транспорте в надземные части растений. В конце периода развития растений их надземные части с аккумулированными загрязнителями скашиваются. Удалённую биомассу перерабатывают путем сжигания, компостирования или экстракции растворителями. Это необходимо для снижения степени загрязнения фитомассы и извлечения из нее металлов.

Фитодегградация (или фитотрансформация) основана на ферментативном разложении загрязняющих веществ в организме растений. Технология используется для очистки почв на больших площадях от органических загрязнителей (алифатические, ароматические и полициклические углеводороды, фенолы, гербициды и др.) в высоких концентрациях. Одновременно из почвы могут удаляться и неорганические загрязнители, но этот процесс не является основным в данной технологии.

Фитоволотализация заключается в поглощении загрязняющих веществ корнями растений, транспорте и разложении в надземной части и последующем выделении в воздух менее токсичных продуктов разложения. Фитоволотализация позволяет очищать почву от чрезвычайно токсичных соединений: хлорорганических пестицидов, соединений селена и ртути. Токсичные соединения удаляются из почвы, переводятся в менее опасные формы и

подвергаются в атмосфере дальнейшему фотохимическому разложению или окислению.

Фитогидравлика направлена на очистку грунтовых вод от загрязнения. Зачастую грунтовые воды являются основным путём миграции загрязняющих веществ из загрязненных экосистем в сопредельные территории. Посредством биогенной аккумуляции загрязнители из грунтовых вод могут накапливаться в верхних горизонтах почв, представляя угрозу вторичного загрязнения.

В фитогидравлике используют деревья с глубокой корневой системой. Корни деревьев поглощают органические и неорганические загрязнители из грунтовых вод.

Фитостабилизация построена на иных механизмах, чем предыдущие технологии. В её основе лежит способность растений снижать подвижность загрязнителей в почве благодаря корневым выделениям. В растениях токсичные элементы переходят в менее подвижное состояние, что препятствует их вымыванию в грунтовые воды, поглощению живыми организмами, т.е. снижая степень их опасности для здоровья человека.

Ризофильтрация заключается в поглощении и иммобилизации загрязняющих веществ в корневой системе растений. При этом корневые выделения (экссудаты) регулируют условия среды, способствуя адсорбции и поглощению загрязнителей корнями.

Ризодеградация – разрушение токсичных соединений в почве ещё до их поступления в организм растений. Экссудаты корней содержат целый комплекс соединений: аминокислоты, сахара, ферменты, органические кислоты и др. В ризосфере создаются специфические микробные сообщества. Микроорганизмы ризосферы осуществляют весьма эффективное ферментативное разложение токсичных соединений до менее опасных или простых соединений (аммиак, метан, сероводород и др.). Свободные ферменты корневых выделений резко повышают скорость трансформации загрязняющих веществ. Ризодеградацию используют для детоксикации опасных загрязнителей – углеводов, нефтепродуктов, толуола, бензола, ксилола, полиароматических соединений, гербицидов и др.

Наряду с биотехнологией, широко используемой в сельском хозяйстве и других сферах, методы фиторемедиации лежат в основе регуляции человеком свойств окружающей среды биологическими средствами.

Контрольные вопросы

1. Сформулируйте понятие фиторемедиации.
2. Какие технические и химические способы восстановления загрязненных территорий Вам известны?
3. Назовите преимущества фиторемедиации перед «традиционными» способами восстановления загрязненных территорий.
4. Каким требованиям должны соответствовать растения фиторемедианты?
5. Какие приёмы фиторемедиации Вы знаете?

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растения обладают целым комплексом механизмов устойчивости к воздействию загрязняющих веществ. В силу чрезвычайно большого разнообразия загрязняющих веществ реакции растений на загрязнения весьма разнообразны. Многие растения имеют уникальную возможность снижать степень подвижности и токсичности загрязнителей еще во внешней среде за счёт корневых выделений. При повышенном содержании токсичных веществ в растениях внутренние механизмы устойчивости позволяют поддерживать определенный уровень их физиологической активности.

Растения-гипераккумуляторы способны накапливать очень большие количества тяжелых металлов, которые для большинства видов губительны. Это уникальное свойство дает возможность использовать ряд растений для очистки загрязненных природных средств биологическими способами. Другие растения – водоросли, мхи, лишайники – ввиду отсутствия покровных тканей и физиологических особенностей очень чувствительны даже к минимальному изменению химического состава окружающей среды. В любом случае толерантность растений к негативному воздействию загрязнителей неограничена. Даже высокоустойчивые виды растений имеют предел выживаемости. На территориях крупных промышленных объектов возникают безжизненные пустыни, где практически полностью отсутствует какая-либо растительность.

Растительный мир является важнейшим компонентом биосферы, дающим энергию и питание другим организмам и биосферным процессам. Состояние растительности оказывает влияние на функционирование и устойчивость природных систем. Сохранение богатства флоры необходимо для поддержания разнообразия других видов и мест их обитания.

Растения обладают уникальными свойствами, позволяющими использовать их в индикации, восстановлении загрязненных участков.

Химическое загрязнение является серьезным фактором деградации растительности и экосистем в целом. Особую опасность представляет загрязнение сельскохозяйственных экосистем, являющихся источниками продуктов питания и их сырья. От

состояния агроэкосистем зависят безопасность продуктов питания и здоровье населения.

В урбанизированных экосистемах растительность выполняет санитарно-гигиенические функции, очищая воздух, воду и почву от вредных соединений. В то же время городская флора испытывает колоссальное негативное воздействие многообразных экологических стрессоров. Для озеленения селитебных участков нужно выбирать виды, устойчивые к химическому загрязнению и специфическим условиям города. Следовательно, необходима разработка критериев чувствительности и устойчивости растений к условиям городских экосистем.

Естественные экосистемы являются ценными источниками уникальных веществ, имеющих огромное значение для получения биологических пестицидов (пиретрум, ротенон), лекарств, биологически активных соединений. С исчезнувшими видами растений человечество может навсегда потерять эффективные способы борьбы с вредителями культурных растений, лекарственные препараты, природные консерванты и красители, даже не узнав о их существовании.

Изучение механизмов устойчивости, прогнозирование состояния растительных ресурсов представляет собой насущную задачу современной науки и требует профессиональной подготовки физиологов растений, экологов и других групп исследователей.

ЛИТЕРАТУРА

Основная

Агроэкология: учеб. для вузов / под. ред. В.А. Черникова., А.И. Чекереса. М.: КолосС, 2000. 536 с.

Агроэкология: методология, технология, экономика / В.А. Черников, И.Г. Грингоф, В.Т. Емцев и др.; под ред. В.А. Черникова, А.И. Чекереса. М.: КолосС, 2004. 400 с.

Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 440 с.

Квеситадзе Г.И., Хатисашвили Г.А., Садунишвили Т.А и др. Метаболизм антропогенных токсикантов в высших растениях / под ред. В.О. Попова. М.: Наука, 2005. 199 с.

Козюкина Ж.Т. Устойчивость растений к отрицательным факторам среды: учеб. пособие по спецкурсу «Устойчивость растений». Днепропетровск, 1980. 104 с.

Майстренко В.Н., Ключев Н.А. Эколого-аналитический мониторинг стойких органических загрязнителей. М.: БИНОМ; «Лаборатория знаний», 2004. 323 с.

Николаевский В.С. Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск: Наука, 1979. 280 с.

Полевой В.В. Физиология растений: учеб. для биол. спец. вузов. М.: Высшая школа, 1989. 464 с.

Прасад М.Н. Практическое использование растений для восстановления экосистем, загрязненных металлами // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 5. С. 764 – 780.

Степановских А.С. Экология: учеб. для вузов. М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2001. 703 с.

Титов А.Ф., Таланова В.В., Казина Н.М. и др. Устойчивость растений к тяжелым металлам / отв. ред. Н.Н. Немова; Ин-т биологии КарНЦ. Петрозаводск, 2007. 172 с.

Черненко Т.В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М.: Наука, 2002. 199 с.

Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб.: Изд-во СПбУ, 2002. 244 с.

Чудинова Л.А., Н.В. Орлова Физиология устойчивости растений: учеб. пособие к спецкурсу / Перм. гос. ун-т. Пермь, 2006. 124 с.,

Дополнительная

Алексеев В.А. Атмосферное загрязнение и оценка состояния деревьев и древостоев // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Пушино, 1984. С. 7 – 8.

Алексеев В. А. Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990. 198 с.

Алексеев Ю.В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. Л.: Агропромиздат, 1987. 142 с.

4. Арустамов Э.А., Волощенко А. Природопользование: учеб. для вузов. 6-е изд., перераб, доп. М.: Дашков и К, 2004. 312 с.

5. Барахтенова Л.А., Николаевский В.С. Влияние сернистого газа на фотосинтез растений. Новосибирск: Наука, 1988. 86 с.

6. Биоиндикация загрязнений наземных экосистем / пер. с нем. под ред. Р. Шуберта. М.: Мир, 1988. 350 с.

7. Биологический энциклопедический словарь / гл. ред. М.С. Гиляров. М.: Сов. энциклопедия, 1989. 864 с.

8. Битюцкий Н.П. Микроэлементы и растения. СПб., Изд-во СПбГУ, 1999. 232 с.

9. Величко И.М. Влияние тяжелых металлов на физиологические показатели зеленых нитчатых водорослей // Гидробиологический журн. 1985. Т. 21, №2. С. 11.

10. Ворончихина Е.А., Ларионова Е.А. Основы ландшафтной хемозкологии: учеб. пособие по спецкурсу / Перм. гос. ун-т. Пермь, 2002. 148 с.

11. Гарифзянов А.Р., Горелова С.В., Загоскина Н.В. Фенольные соединения и устойчивость древесных растений к промышленному загрязнению // VII Междунар. симпозиум по фенольным соединениям: фонд. и прикл. аспекты: матер докл. 19 – 23 октября 2009 г. М., 2009. С. 67 – 68.

12. Гигиенические нормативы содержания пестицидов в объектах окружающей среды (перечень). М.: Изд-во Федерал. центра гигиены и эпидемиологии Минздрава России, 2003. 79 с.

13. Гигиенические нормативы содержания пестицидов в объектах окружающей среды (перечень). М.: Изд-во Федерал. центра гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора, 2008. 7 с.

14. Голдовская Л.Ф. Химия окружающей среды. М.: Мир, 2005. 296 с.

15. Джибите Т., Пономаренко Е., Биковенс О. и др. Характеристика антиоксидантных свойств лигнинов и родственных полифенолов // VII Междунар. симпозиум по фенольным соединениям: фонд. и прикл. аспекты: матер докл. 19 – 23 октября 2009 г. М., 2009. С. 80 – 81.

Добровольский В.В. Основы биогеохимии: учеб. пособие. М.: Высшая школа, 1998. 413 с.

Душенков В.М., Раскин И. Фиторемедиация: зелёная революция в экологии // Химия и жизнь: XXI век. 1999. № 11 – 12. С. 48 – 49.

18. Жизнь растений: в 6 т. / гл. ред. Ал. А. Федоров. Т.3. Водоросли. Лишайники / под ред. М.М. Голербаха. М.: Просвещение, 1977. 487 с.

19. Загрязнение воздуха и жизнь растений / под ред. М. Трешоу. Л. Гидрометеиздат, 1988. 536 с.

20. Илькун Г.М. Загрязнители атмосферы и растения. Киев: Наукова думка, 1978. 110 с.

21. Илькун Г.М. Отфильтровывание воздуха от поллютантов древесными растениями. Таллин, 1982. 138 с.

22. Исидоров В.А. Введение в химическую экотоксикологию. СПб.: Химиздат, 1999. 144 с.

23. Казнина Н.М. Влияние свинца и кадмия на рост, развитие и некоторые другие физиологические процессы однолетних злаков (ранние этапы онтогенеза): автореф. дис....канд. биол. наук. Петрозаводск, 2003. 23 с.

24. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений: учеб. для вузов. М.: Высшая школа, 2005. С. 615 – 713.

25. Кулинский В.И. Активные формы кислорода и оксидативная модификация макромолекул: польза, вред и защита // Соросовский образоват. журн. 1999. № 1. С. 2 – 7.

26. Лященко Т.Е., Божкова А.И., Догадина Т.В. Влияние меди на содержание нуклеиновых кислот и белка в клетках водорослей *Dunaliella Teod* // Биол. науки. 1991. №7. С. 103 – 108.

27. Мерзляк М.Н. Активированный кислород и жизнедеятельность растений // Соросовский образоват. журн. 1999. № 9. С. 20 – 26.

28. Мониторинг пестицидов в объектах природной среды: физико-химические, экологические и токсико-гигиенические характеристики пестицидов (химических средств защиты растений): справочник: в 2 ч. Н. Новгород: ВекторТис, 2007. Ч. 1. 198 с.

29. Мониторинг пестицидов в объектах природной среды: физико-химические, экологические и токсико-гигиенические характеристики пестицидов (химических средств защиты растений): справочник: в 2 ч. Обнинск, 2008. Ч. 2. 224 с.

30. Небел Б. Наука об окружающей среде. М.: Мир, 1993. Т.1. 424 с.

31. Никитина В.С., Абдуллин М.И. Растительные фенольные соединения – индикаторы промышленного загрязнения среды // VII Междунар. симпозиум по фенольным соединениям: фонд. и прикл. аспекты: матер докл. 19 – 23 октября 2009 г. М., 2009. С. 188 – 189.

32. Оразов О.Э., Стефанова Ю.Н., Хайрулина А.Ш. Накопление и антиоксидантная активность комплекса антоцианов у некоторых травянистых растений // VII Междунар. симпозиум по фенольным соединениям: фонд. и прикл. аспекты: матер докл. 19 – 23 октября 2009 г. М., 2009. С. 201 – 203.

33. Павлов И.Н. Глобальные изменения среды обитания древесных растений. Красноярск: Изд-во Сиб. гос. тех. ун-та, 2003. 156 с.

34. Пронина Н.Б. Экологические стрессы (причины, классификация, тестирование, физиолого-биохимические механизмы). М.: Изд-во Мос. сельхоз. акад., 2000. 310 с.

35. Реймерс Н.Ф. Природопользование: словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 637 с.

36. Рубин Б.А., Ладыгина М.Е. Физиология и биохимия дыхания растений. М.: Изд-во МГУ, 1974. 512 с.

37. Скугорева С.Г., Огородникова С.Ю., Головки Т.К. и др. Фитотоксичность фосфорорганических соединений и ртути / под ред. Т.К. Головки. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2008. 152 с.

38. Стадницкий Г.В., Родионов А.И. Экология. М.: Высшая школа, 1988. 272 с.

39. Тищенко Н.Ф. Охрана атмосферного воздуха: справочник: в 2 ч. Ч. 1. Выделение вредных веществ / Н.Ф. Тищенко, А.Н. Тищенко. М.: Химия, 1993. 192 с.
40. Тищенко Н.Ф. Охрана атмосферного воздуха: справочник: в 2 ч. Ч. 2. Распределение вредных веществ / Н.Ф. Тищенко, А.Н. Тищенко. М.: Химия, 1993. 314 с.
41. Физиология растений: учеб. / под ред. И.П. Ермакова. М.: Академия, 2005. 640 с.
42. Химия тяжелых металлов, мышьяка и молибдена в почвах / под ред. Н.Г. Зырина, Л.К. Садовниковой. М., 1985. 208 с.
43. Чубирко М. Гигиенические аспекты воздействия пестицидов на окружающую среду и здоровье населения // Матер росс. семинара «Инвентаризация запасов устаревших пестицидов». 29 – 31 марта 2000. Воронеж., 2000. С 113 – 124.
44. Экологический мониторинг: шаг за шагом / Е.В. Веницианов и др., под ред. Е.А. Заика. М.: Изд-во РХТУ им. Д.И. Менделеева, 2003. 252 с.
45. Юфит С.С. Яды вокруг нас. Вызов человечеству. М.: Классикс Стиль, 2002. 368 с.
46. Alloway J. Schwermetalle in Böden: Analytik, Konzentrationen, Wechselwirkungen. Berlin; Heidelberg; New York; Barcelona; Hongkong; London; Mailand; Paris; Singapur; Tokio: Springer, 1999. 450 s.
47. Brune A., Urbach W., Dietz K-J. Compartmentation and transport of zinc parley primary leaves as basic mechanisms involved in zinc tolerance // Plant Cell Environ. 1994. Vol. 17. P. 153 – 162.
48. Brune A., Urbach W., Dietz K-J. Differential toxicity of heavy metals is partly to a loss of preferential extraplasmatic compartmentation: A comparison of Mo-, Ni- and Zn-stress //New Phytol. 1995. Vol. 129. P. 403 – 409.
49. Fritsche M., Becker G. Schadstoffgehalte von Bankettschäl- und Kehr gut und deren umweltverträgliche Entsorgung. Fachhochschule Münster, 1992. 165 s.
50. Hare P. D., Cress W. A. Metabolic implications of stress-induced accumulations in plants // Plant Growth Regulations. 1997. Vol. 21. P. 79-102.
51. Rachlin J.W., Jensen T.E., Warkentin B. et al. The growth response of the green alga (*Chlorella saccharophila*) to selected concentration of the heavy metals Cd, Cu, Pb and Zn // Trace substance in

environmental health – XVI: Proc. of University Missouri 16th Annu. Conference., May 31 – June 3, 1982. Columbia, 1982. P. 145 – 154.

52. Salt D.E., Prince R.C., Raskin I. Phytoremediation // Annual Review Plant physiology. Plant Mol. Biol. 1998. Vol. 49. P 643 – 668.

53. Trass H. Cryptoinidication or the level of atmospheric air pollution and ecological monitoring // Учен. зап. Тарт. ун-та. 1988. Вып. 12. Структура, состав и динамика бореальных растительных сообществ. С. 25 – 31.

54. Wegelin, Th. PAK und Schwermetalle in Böden entlang stark befahrener Strassen. Amt für Gewässerschutz und Wasserbau – AGW Fachstelle Bodenschutz – FaBo. Zürich. Umwelt Praxis. 1997. № 11. S. 27 – 29.

55. Wichmann-Fiebig M., Hummel H-J. Feinstaub – eine bleibende Herausforderung für die Luftreinhaltung // Umweltbundesamt: Jahresbericht. 2005. S. 16 – 24.

Учебное издание

**УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ХИМИЧЕСКОМУ
ЗАГРЯЗНЕНИЮ**

Учебное пособие

Составитель

Роман Владимирович Кайгородов

Редактор Е.А. Огиенко

Корректор С.Б. Русиешвили

Подписано в печать 25.11. 2010 г. Формат 60х84/16.

Усл. печ. л. 8,78. Тираж 50 экз. Заказ

Редакционно-издательский отдел

Пермского госуниверситета

614990. Пермь, ул. Букирева, 15

Типография Пермского госуниверситета

614990. Пермь, ул. Букирева, 15