

ВЛИЯНИЕ АЗОТНОКИСЛЫХ СОЛЕЙ НЕКОТОРЫХ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА ШЕЛКОВНИКА ВОЛОСИСТОЛИСТНОГО (*BATRACHIUM TRICHOPHYLLUM* (CHAIX) BOSCH.)

Изучены особенности прорастания орешков и развития проростков гидрофита шелковника волосистого (*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch.) в присутствии кадмия, меди и цинка в растворе. Орешки проращивали в растворах $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2 \times 4\text{H}_2\text{O}$, $\text{Cu}(\text{NO}_3)_2 \times 3\text{H}_2\text{O}$ и $\text{Zn}(\text{NO}_3)_2 \times 6\text{H}_2\text{O}$, содержащих 0,001, 0,01 и 0,1 мг иона металла/л. Установлено, что различные концентрации всех ТМ не оказали выраженного токсического эффекта на процесс прорастания орешков. Более выраженным оказалось влияние ТМ на развитие проростков *B. trichophyllum*. Наиболее сильный эффект получен при воздействии ионов кадмия, при котором угнеталось развитие как надземной, так и подземной сферы проростков. Менее заметным было действие ионов цинка и меди, которое выражалось лишь в снижении отдельных морфологических показателей (ширины семядолей).

Ключевые слова: *Batrachium trichophyllum*; онтогенез; тяжелые металлы; прорастание семян.

В последнее десятилетие возникла реальная угроза загрязнения тяжелыми металлами (ТМ) как пресноводных, так и морских водоемов [1]. Так, на химический состав вод Рыбинского водохранилища значительное влияние оказывают сточные воды промышленных предприятий: химических и металлургических заводов г. Череповца, с промышленными стоками которых в водоем попадают различные токсические вещества, в том числе ТМ: Cu, Zn, Pb, Cr, Cd и др. В связи с этим деградация водной и прибрежно-водной растительности приобретает повсеместный характер и многие чувствительные к загрязнению растения погибают, уступая место видам с более широкой экологической пластичностью. Все это диктует необходимость исследования ответной реакции водных растений на действие загрязнителей (тяжелых металлов).

К настоящему времени накоплен достаточно богатый фактический материал о механизмах адаптации растительных организмов к повышенному содержанию ТМ в разных биотопах, однако основные результаты исследований получены на примере наземных, а не водных растений. При этом именно погруженная гидрофитная растительность четко отражает общее состояние водоема и экологические изменения, происходящие в нем.

Именно поэтому одной из важнейших задач нашей работы является изучение влияния некоторых ТМ (цинка, кадмия и меди) на начальные этапы онтогенеза одного из гидрофитов – шелковника волосистого. Тем более что в отечественной и зарубежной литературе подобные работы по этому виду нами не обнаружены. Подавляющее большинство исследований касается содержания тяжелых металлов в самих растениях. Кроме того, работы, посвященные изучению влияния ТМ на начальные этапы онтогенеза макрофитов, единичны [2], а их токсичность для дикорастущих видов на этих этапах развития практически не изучена [3]. В этой связи ранее отмечали, что «до настоящего времени научная информация, которая касается взаимоотношений водной биоты и загрязнителей, в частности тяжелых металлов... для водных макрофитов... находится в стадии накопления данных» [4. № 9 (309). С. 94].

Выбор для экспериментов элементов Cu, Zn и Cd был обусловлен тем, что по загрязняющему потенциалу (pollution potential) J.M. Wood (цит. по: [5]) они отнесены к группе очень токсичных и сравнительно доступных элементов.

Известно, что макрофиты поглощают больше меди, чем наземные растения, но для большинства водных растений медь – высокотоксичный металл, поэтому ингибирование их роста наблюдается, как правило, при концентрациях $< 0,1$ мг/л независимо от условий тестирования и вида растений [6]. Этот физиологически важный ТМ наиболее активно переносится и накапливается в растениях, влияя на изотопный обмен, тканевое дыхание и фотосинтез [7]. Медь – необходимый элемент для нормального роста и жизнедеятельности растений, однако отдельные виды имеют различную потребность в этом элементе и неодинаковую устойчивость к ее высоким концентрациям. В ряду токсичности тяжелых металлов, выявленных на гидробионтах и морских макрофитах [4], медь занимает второе место, а в общем ряду токсичности металлов – третье [8].

Цинк входит в состав карбоангидразы – фермента, катализирующего реакцию гидратации и дегидратации углекислоты, а также с его участием в построении ряда других важных ферментных систем. Кроме того, этот микроэлемент требуется для осуществления важнейших физиологических процессов растений – фотосинтеза, фотодыхания и др. Этот металл в ряду токсичности для гидробионтов стоит после меди и кадмия, а для морских макрофитов – занимает промежуточное положение между этими металлами [4].

В отличие от меди и цинка, необходимых микроэлементов растений, кадмий к таковым не относится [9]. Более того, это один из элементов «страшной тройки», к которой наряду с ним относятся свинец и ртуть [10]. При этом ряд ученых отмечали, что «высокий уровень As, Cd, Cu, Hg, Pb и Se может действовать как экологический токсин в водных и наземных экосистемах» [11].

По данным Н.А. Рудневой [1], в природных водоемах и источниках водоснабжения медь встречается в небольших концентрациях – 10^{-3} мг/л с колебаниями от 0,001 до 0,98 мг/л, а ПДК меди для рыбохозяйственного водопользования – 0,01 мг/л. ПДК для цинка установлен в тех же пределах, хотя в природных водах он содержится в количестве от 0,0001 до 5,77 мг/л. Концентрация кадмия в воде составляет в среднем 0,0013 мг/л при установленной ПДК для питьевой воды 0,01 мг/л [1]. Именно эти показатели и обусловили наш выбор концентраций токсических веществ для проведения экспериментов – 0,001, 0,01 и 0,1 мг иона металла/л.

Поскольку адаптация толерантных к загрязнению растений происходит на основе изменчивости различных признаков их строения и функционирования, то чрезвычайно важно изучение этой проблемы на ранних этапах развития растений, когда происходит закладка всех основных признаков жизненной сферы.

Материал и методика

Для экспериментов с шелковником волосистолыстным были взяты орешки, собранные в конце августа 2001 г. на мелководье Рыбинского водохранилища (п. Борок, Ярославская область). Плоды шелковника были аккуратно отделены от растений в лабораторных условиях, где и хранились в бумажных пакетах около 3 месяцев при комнатной температуре до начала экспериментов. Орешки (по 50 шт.) помещали в чашки Петри в растворы азотнокислых солей Zn, Cu, Cd в концентрациях 0,001, 0,01 и 0,1 мг иона металла/л (далее мг/л). Каждый вариант опыта ставился в трех-пяти повторностях. Растворы необходимой концентрации готовили методом разведения из исходного раствора соответствующего металла с концентрацией иона металла 100 мг/л. Во всех вариантах использовали соль металла квалификации «х.ч.», отечественного производства. В качестве среды для контроля в обоих вариантах опыта брали отстоявшуюся водопроводную воду, в которой содержание ТМ ниже предела определения. Прочие условия эксперимента сохраняли неизменными.

Проращивание семян проводили согласно «Международным правилам определения качества семян» [12] в лабораторных условиях в чашках Петри в люминестате при +20...25°C, освещенности 1900–2300 ЛК, длине светового дня 14 ч. На 12–15-е сут учитывали характер развития проростков. Реакцию проростков на действие ионов металлов оценивали по изменению (относительно контроля) количественных показателей, характеризующих интенсивность развития надземной (листья) и подземной (корни) сферы, а также по изменению эпиморфологических показателей, таких как окраска, форма и других вегетативных органов.

Всестороннюю оценку этих процессов осуществляли, используя ряд важнейших показателей, характеризующих качество семян и проростков:

1) лаг-время (L) – время в днях между началом эксперимента и началом прорастания [13];

2) конечное прорастание (G_{fin} , или G) – процент проросших семян в конце эксперимента [13], соответст-

вующее в отечественной литературе термину «лабораторная всхожесть» [14, 15];

3) энергия прорастания (E) – процент проросших семян на определенный, условно принятый день (в нашем случае на 7-й) [15–17]. Для обоснования правильного выбора дня подсчета использовали методику Н.Н. Кулешова [16]. Кроме того, этот показатель вычислен и использован в смысле Ф. Габерландт (цит. по: [16]) – как средняя продолжительность прорастания одного семени;

4) период прорастания (P) – количество дней, в течение которых семена прорастают [13];

5) коэффициент скорости прорастания (CVG) – эквивалент среднего времени, за которое происходит прорастание [18];

6) максимальная скорость прорастания (G_{max}) характеризует максимальную часть прорастающих семян, которые проросли за один день («is the maximum proportion of germinate seeds that germinate in 1 day» [13. P. 117]).

Наряду с этим оценивался темп роста и морфологическое развитие проростков [15].

Все данные статистически обработаны, в таблицах приведены средние значения и стандартные отклонения от средней. Достоверность различий между показателями определялась с помощью критерия Стьюдента при уровне значимости $\geq 0,05$.

Результаты и их обсуждение

Влияние тяжелых металлов на прорастание орешков

Для наземных растений обнаружено, что наиболее устойчиво к тяжелым металлам прорастание семян [19], а сами семена являются всегда наиболее защищенными от воздействия тяжелых металлов [9]. Подобная картина была отмечена ранее и для семян гелофита частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) и гидрофита череды трехраздельной (*Bidens tripartitus* L.). Воздействие на них растворами сернокислой меди и азотнокислого свинца в концентрациях 0,001, 0,01 и 0,1 мг иона металла/л не сказалось существенным образом на всех показателях прорастания [2].

Рассмотрим реакцию орешков гидрофита шелковника волосистолыстного на воздействие азотнокислых солей меди, цинка и кадмия, анализируя изменение ряда важнейших показателей, характеризующих качество семян (табл. 1).

Таблица 1
Влияние различных концентраций тяжелых металлов на основные показатели прорастания орешков *Batrachium trichophyllum*

Тяжелые металлы	Концентрация тяжелых металлов, мг иона металла/л			
	Контроль	0,001	0,01	0,1
1	2	3	4	5
Конечное прорастание, %				
Cu	32,0±0,0	40,0±4,0	40,0±10,0	49,0±1,0
Zn		31,0±3,0	34,0±2,0	38,0±10,0
Cd		38,0±2,0	39,0±7,0	42,0±2,0
Период прорастания, сут				
Cu	20,5±1,5	26,0±4,0	24,0±0,0	24,0±2,0
Zn		27,0±1,0	24,0±0,0	26,0±2,0
Cd		32,0±0,0	27,5±4,5	30,0±2,0
Энергия прорастания, сут				
Cu	6,0±0,2	6,8±0,2	6,9±1,8	7,4±0,5
Zn		8,1±1,4	7,3±1,0	8,1±0,4
Cd		8,9±0,5	7,5±0,4	8,5±0,9

1	2	3	4	5
Лag-время, сут				
Cu	8,5±0,5	6,0±0,0	5,5±0,5	7,0±1,0
Zn		6,0±0,0	7,5±0,5	7,0±1,0
Cd		–	–	–
Максимальная скорость прорастания, семян/сут				
Cu	0,2±0,0	0,3±0,1	0,2±0,0	0,2±0,1
Zn		0,2±0,0	0,3±0,0	0,3±0,1
Cd		0,3±0,0	0,3±0,1	0,3±0,1
Коэффициент скорости прорастания				
Cu	8,3±0,3	7,4±0,5	7,3±0,1	6,8±0,6
Zn		6,2±0,4	6,9±0,6	6,0±1,3
Cd		5,6±0,0	6,7±0,8	5,9±0,9

Конечное прорастание. При воздействии ионов цинка достоверных различий от контрольных показателей не зафиксировано ни при одной концентрации. Иная ситуация отмечена для солей меди и кадмия: при их присутствии G_{fin} было в 1,2–1,5 раз выше, чем в контроле. Это наблюдалось как при действии самой низкой, так и самой высокой концентрации этих металлов (0,001 и 0,1 мг/л соответственно) (см. табл. 1). Если стимулирующее действие меди на прорастание семян было известно и ранее [17], то подобное действие кадмия отмечалось крайне редко. По-видимому, при длительном воздействии высоких концентраций небольшая часть этого металла все же проникает через покровы орешков, а малые его концентрации, как известно [20], способны стимулировать прорастание. Это не согласуется с мнением А.Ф. Титова с соавторами, указывающих, в частности, что кадмий ингибирует прорастание семян [21]. Интересно, что при воздействии ионов меди и кадмия сходная реакция орешков – увеличение конечного прорастания – отмечена при самой низкой и самой максимальной концентрации. Это подтверждает точку зрения О.Ф. Филенко с соавт., что «часто длительное токсическое действие низких концентраций токсикантов ... сопоставимо с эффектом высоких концентраций» [22. С. 80].

Максимальная скорость прорастания как в контроле, так и опытных вариантах была чрезвычайно низкой и сходной (0,2–0,3%/сут). Тем не менее при воздействии кадмия в концентрации 0,001 мг иона металла/л и цинка в более высокой концентрации (0,01 мг/л) этот показатель в 1,5 раза достоверно превышал контрольный (табл. 1).

Лag-время. В 1,5 раза быстрее контрольных проходило прорастание опытных орешков шелковника при воздействии низких концентраций ионов цинка (0,001 мг иона металла/л), а также ионов меди, в такой же и более высокой концентрации (0,01 мг иона металла/л).

Коэффициент скорости прорастания. При воздействии ионов меди, цинка и кадмия нами отмечено достоверное снижение CVG у опытных образцов по сравнению с контрольными. Подобная реакция более отчетливо проявилась при действии ионов цинка (концентрация 0,001 мг иона металла/л) и кадмия в опытных растворах с наименьшей и наибольшей концентрацией металла (см. табл. 1). Полагают, что этот показатель эквивалентен среднему времени, за которое происходит прорастание [18].

Энергия прорастания. Повышение энергии прорастания наблюдали практически при воздействии всех концентраций ионов меди, цинка и кадмия (за исключением средней концентрации ионов меди). Однако наиболее ощутимое влияние оказали ионы кадмия (во всех опытных растворах), которые достоверно увеличили среднюю продолжительность прорастания одного орешка в 1,3–1,5 раза, а также ионы цинка в самой высокой концентрации (табл. 1).

Период прорастания. Достоверно выше контрольного этот показатель был при действии иона кадмия в концентрации 0,001 и 0,1 мг/л. Превышение отмечено также при действии иона цинка в самой низкой концентрации, используемой в эксперименте. В остальных случаях существенных различий от контроля не отмечено (см. табл. 1).

Отметим, что нами прослежено влияние ТМ на дальнейшее развитие проростков шелковника волосистолитного. Их действие оценено по изменению важнейших морфометрических показателей, характеризующих развитие надземной и подземной сферы растения.

А. Подземные органы

1. **Зародышевый (главный) корень и придаточные корни.** Наиболее сильное увеличение размеров этого органа (в 1,8 раза) проявилось при действии меди в концентрациях 0,01 мг иона металла/л (табл. 2).

Таблица 2

Влияние различных концентраций тяжелых металлов на изменение некоторых морфометрических показателей проростков *Batrachium trichophyllum*

Показатель, см	Концентрация тяжелых металлов, мг/л			
	Контроль	0,001	0,01	0,1
1	2	3	4	5
Cu				
Длина зародышевого корня	0,73±0,1	0,61±0,1	1,33±0,2	1,06±0,2
Длина гипокотыля	0,77±0,1	0,86±0,0	0,9±0,1	0,8±0,0
Длина семядолей	0,5±0,0	0,53±0,0	0,7±0,1	0,58±0,0
Ширина семядолей	0,25±0,1	0,12±0,0	0,14±0,0	0,13±0,0
Длина 1-го листа	0,23±0,1	0,29±0,0	0,46±0,1	0,37±0,1
Zn				
Длина зародышевого корня	0,73±0,1	0,67±0,2	0,54±0,0	0,91±0,2

1	2	3	4	5
Длина гипокотыля	0,77±0,1	0,94±0,0	0,83±0,0	0,99±0,1
Длина семядолей	0,5±0,0	0,54±0,0	0,48±0,0	0,52±0,1
Ширина семядолей	0,25±0,1	0,12±0,0	0,1±0,0	0,1±0,0
Длина 1-го листа	0,23±0,1	0,3±0,0	0,21±0,0	0,37±0,1
Cd				
Длина зародышевого корня	0,73±0,1	0,48±0,1	0,49±0,1	0,58±0,1
Длина гипокотыля	0,77±0,1	1,13±0,0	1,05±0,0	0,97±0,0
Длина семядолей	0,5±0,0	0,46±0,0	0,43±0,1	0,53±0,1
Ширина семядолей	0,25±0,1	0,1±0,0	0,1±0,0	0,11±0,0
Длина 1-го листа	0,23±0,1	0,17±0,0	0,14±0,1	0,23±0,0
Длина 2-го листа	0,11±0,0	0,05±0,0	0,04±0,0	0,06±0,0
Длина 1-го придаточного корня	0,23±0,0	0,08±0,0	0,1±0,0	0,12±0,0

Несколько иной результат получен при воздействии цинка: при средней его концентрации (0,01 мг Zn^{2+} /л) наблюдалось значимое угнетение роста главного корня. Такой же эффект был получен и при воздействии ионов кадмия: длина этого органа проростка в опыте была в 1,5 раза ниже, чем в контроле. Значимые результаты были отмечены при действии самой низкой (0,001 мг Cd^{2+} /л) и средней (0,01 мг Cd^{2+} /л) концентраций ионов кадмия. При самой высокой концентрации этого металла, хотя и получены более низкие средние линейные показатели (0,58±0,1 см), их отличие от контроля (0,73±0,1 см) оказалось недостоверным (см. табл. 2). Это подтверждает точку зрения А.Ф. Титова с соавт. [21] об ингибирующем влиянии кадмия на рост корней и что подобный эффект проявляется при низких концентрациях. С другой стороны, наши данные вступают в противоречие с результатами исследований ряда зарубежных ученых, проведенных на проростках наземных растений (Nieboer, Richardson, 1980; Karataglis, 1987; Grambasic et al, 1995 и др. – все цит. по: [9]), показавших, что, как правило, Cu^{2+} сильнее подавляет рост корня, чем другие металлы, а Pb^{2+} – сильнее, чем Cd^{2+} .

Развитие придаточных корней за время проведения исследования было отмечено только в эксперименте с кадмием. Здесь, так же как и в случае с главным корнем, наблюдалось достоверное угнетение их роста по сравнению с контролем в 1,9–2,7 раза (табл. 2). Однако при этом размеры единственного придаточного корня при самой высокой концентрации токсиканта (0,1 мг Cd^{2+} /л) были в 1,4–1,5 раза выше, чем при действии низкой (0,001 мг Cd^{2+} /л). По-видимому, таким образом, растение страхует себя, распределяя токсикант на большую площадь и тем самым значительно снижая его негативное воздействие. Для сравнения заметим, что в опытах с урутью колосистой, относящейся, как и шелковник волосистостолбный, к гидрофитам, показано, что 50% снижения массы корней встречается при концентрациях 0,25 мг Cu^{2+} /л (0,25 ppm Cu^{2+}), 7,4 мг Cd^{2+} /л (7,4 ppm Cd^{2+}) и 21,6 мг Zn^{2+} /л (21,6 ppm Zn^{2+}). При этом корни были более чувствительны к действию металлов, чем побеги, а масса корней снижалась в большей мере, чем их рост в длину (Stanley, 1974 – цит. по: [5]).

Прежде чем перейти к обсуждению влияния ТМ на развитие надземной сферы шелковника волосистостолбного следует отметить, что распределение этих металлов по органам и тканям имеет ряд особенностей. Так, например, для наземных растений убедительно показано, что максимальное количество свинца, кадмия и цинка накапливается в корнях. На границе же ко-

рень – стебель существует физиологический барьер, пропускающий в надземные органы лишь небольшую долю поступившего металла (Коеппе, 1977; Ковда и др., 1979; Hardiman et al, 1984 – цит. по: [8]). Корни растений в этом случае выступают первой мишенью, и одновременно первым мощным барьером на пути транспорта тяжелых металлов в надземные органы растения [21]. Более того, предполагается, что поступление металла в побег является процессом, контролируемым некоторыми фитогормонами (Vodnik et al, 1999 – цит. по: [9]). В меньшей степени ТМ (кадмий, свинец) могут поступать в наземные растения через листья [9].

Принципиально иная ситуация наблюдается у водных погруженных укореняющихся растений – гидрофитов, к которым относится изучаемый нами вид.

Во-первых, потребление малых количеств металлов (trace metals) погруженными макрофитами изучено слабо [5]. Более того, Р. Guilizzoni отмечает «...в части вклада в этот процесс корней по сравнению с листьями еще не все понято и осмыслено... Вполне очевидно, что потребление зависит от химической формы металла, присутствующей в системе, и от жизненной формы макрофита (с плавающими листьями, свободноплавающий, укореняющийся или нет вид)...» [5. Р. 92]. Этот автор полагает, что споры о том, что первично – потребление элементов корнями из седиментов или листьями из воды – связаны с тем, насколько этот элемент важен для роста.

Во-вторых, экспериментально установлено, что погруженные прикрепленные макрофиты извлекают питательные вещества и ТМ из седиментов главным образом через корневые волоски с последующим перемещением их в верхние части растения [23]. R.A. Stanley (цит. по: [5]) полагает, что потребление важнейших, незаменимых элементов (essential elements) (даже когда применяется токсический уровень), в отличие от заменимых, осуществляется преимущественно через корни. Тем не менее листья начинают играть значительную роль, когда концентрация металлов в окружающей среде высока.

Скорость потребления ТМ сильно варьирует и зависит от концентрации элемента в окружающей среде, формы роста растения, толщины кутикулы, типа адсорбционного механизма и многих других факторов [5]. В общем в начальный период роста, макрофиты показывают быстрое потребление всех металлов за исключением хрома [5].

Принимая в расчет рассуждения, приведенные выше, а также результаты воздействия ТМ на корневую

систему, перейдем к рассмотрению влияния этих элементов на развитие надземной сферы шелковника волосистolistного.

Б. Надземные органы

Гипокотиль. Незначительный рост гипокотыля по сравнению с контролем наблюдали при самой низкой и самой высокой из применяемых в эксперименте концентрациях цинка (0,001 и 0,1 мг $\text{Cu}^{2+}/\text{л}$) (см. табл. 2). Действие ионов кадмия выразилось в следующем: значимое повышение длины гипокотыля имело место при всех концентрациях металла. Ионы меди существенно-го влияния на рост гипокотыля не оказали.

Семядоли. Ионы меди и цинка не оказали существенного влияния на размеры этого органа проростка. Незначительное достоверное увеличение длины семядоли было отмечено лишь при концентрации 0,01 мг $\text{Cu}^{2+}/\text{л}$. Значимого влияния ионов кадмия на рост семядолей в длину в эксперименте не отмечено.

Наиболее выраженным оказалось влияние токсикантов на ширину семядолей проростка. Так, достоверное снижение этого показателя в той или иной степени по сравнению с контролем отмечено при действии практически всех концентраций меди, цинка и кадмия (см. табл. 2).

Учитывая, что в процессе роста семядолей вверх и разрастания в ширину, как и у настоящих листьев, наблюдается апикальный и маргинальный рост [24], вполне очевидно влияние тяжелых металлов на этот процесс. По-видимому, при этом медь, цинк и кадмий, практически не влияя на апикальный рост, действовали угнетающе на маргинальный рост. Последнее, очевидно, связано с ингибирующим эффектом ТМ на деление и растяжение клеток.

Интересно, что у наземных растений наблюдалось влияние на рост и деление клеток корня при действии различных ионов металлов (в том числе меди, цинка и кадмия) [9].

Зеленые ассимилирующие листья. Длина первого ассимилирующего листа при воздействии ионов меди, цинка и кадмия достоверно от контроля не отличалась. Исключение обнаружено лишь при действии ионов меди в концентрации 0,01 мг иона металла/л: в этом случае длина этого листа была в 1,7–2,8 раза выше, чем в контроле. По-иному реагировал второй ассимилирующий лист: при воздействии кадмия у опытных растений наблюдалось явное угнетение его роста по сравнению с контролем (табл. 2).

Объясняется это, вероятно, тем, что в отличие от семядолей «...у представителей водных гетерофильных видов *Ranunculus* различный характер развития листьев с расширенной пластинкой и листьев, рассеченных на узкие сегменты, определяется своеобразным способом деления клеток...». Интересующий нас последний тип листьев, присущий шелковнику волосистolistному, по данным этих зарубежных авторов, характеризуется

тем, что в процессе его развития «...сегменты образуются благодаря большой скорости клеточных делений, а также благодаря тому, что интеркалярное деление клеток оказывается здесь продолжительным, тогда как маргинальный рост подавляется» (Bostrack, Millington, 1962 – цит. по: [24. С. 407]). Исходя из этого, кадмий, по-видимому, тормозил интеркалярное деление клеток, обеспечивающее апикальный рост, причем у более молодых листьев этот процесс был выражен сильнее, чем у более взрослых.

Анализируя вышеизложенное, можно отметить, что, прежде всего, в действиях ТМ на семена и проростки *Batrachium trichophyllum* проявляются общие закономерности влияния факторов среды на живые организмы, т.е. проявляется закон неоднозначности действия экологического фактора на разных этапах жизни организма.

В этой связи необходимо отметить следующий важный момент. В последнее время возрос интерес к выяснению возможности использования растений (в том числе водных) в качестве биоиндикаторов загрязнения среды тяжелыми металлами (Rains, 1975; Но, 1985 – цит. по: [4, 8]). Для правильного решения этих вопросов, по нашему мнению, вместе со знанием закономерностей поступления металлов в растения и их распределения по органам и тканям [8], крайне необходимо учитывать, на какой стадии онтогенеза находится растение. Так, А.К. Сви́дерский [25] предлагает для корректной оценки загрязнения ТМ экосистем р. Иртыш и в целях геохимического мониторинга использовать *B. trichophyllum* в качестве индикатора загрязнения водоемов цинком и хлором. В данной работе использованы взрослые растения этого вида, тогда как наши исследования показали, что в случае применения проростков шелковника волосистolistного для этих целей речь может идти скорее о кадмии. Понимание этого чрезвычайно важно, поскольку *Batrachium trichophyllum* образует прерывистые полосы различной ширины, вытянутые вдоль берега в литорали и сублиторали водоемов самого различного типа, и способен произрастать как в чистых, так и промышленно загрязненных экотопах.

Прорастание орешков шелковника волосистolistного оказалось достаточно устойчиво к действию ТМ. Выраженного токсического эффекта тяжелых металлов на процесс прорастания орешков не отмечено. По-видимому, у водных растений, как и в случае с семенами наземных, эффект воздействия ТМ на этот процесс зависит от их способности проникать через покровы семян и влиять на различные физиологические процессы, связанные с прорастанием. Установлено, что более значимым оказалось влияние ТМ на развитие проростков *B. trichophyllum*. Наиболее сильный эффект получен при воздействии ионов кадмия, который угнетал развитие как надземной, так и подземной сферы проростков.

ЛИТЕРАТУРА

1. Руднева Н.А. Тяжелые металлы и микроэлементы в гидробионтах Байкальского региона. Улан-Уде: Мир, 2001. 135 с.
2. Лапиров А.Г., Микрякова Т.Ф. Влияние меди на формирование проростков частухи подорожниковой // Биология внутренних вод. 2006. № 4. С. 72–76.
3. Лянгузова И.В. Влияние никеля и меди на прорастание семян и формирование проростков черники // Физиология растений. 1999. Т. 46. С. 500–502.

4. Золотухина Е.Ю., Гаверленко Е.Е. Тяжелые металлы в водных растениях. Аккумуляция и токсичность // Биологические науки. 1989. № 9 (309). С. 93–106.
5. Guilizzoni P. The role of heavy metals and toxic materials in the physiological ecology of submersed macrophytes // Aquatic. Bot. 1991. Vol. 41, №. 1–3. P. 87–109.
6. Мур Дж. В., Раммурти С. Тяжелые металлы в природных водах. М.: Мир, 1987. 286 с.
7. Лычагина Н.Ю., Касимов Н.С., Лычагин М.Ю. Биогеохимия макрофитов дельты Волги // Геоэкология Прикаспия. М.: МГУ, 1998. Вып. 4. 85 с.
8. Нестерова А.Н. Действие тяжелых металлов на корни растений: поступление свинца, кадмия и цинка в корни, локализация металлов и механизмы устойчивости растений // Биологические науки. 1989. № 9 (309). С. 72–86.
9. Серегин И.В., Иванов В.Б. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиол. раст. 2001. Т. 48, № 4. С. 606–630.
10. Леонова Г.А., Ломоносов И.С., Сутурин А.Н., Шепотько А.О. Токсическое действие соединений свинца на гидробионты и водоплавающих птиц // Гидробиологический журнал. 1992. Т. 28, № 4. С. 176–188.
11. Wells J.R., Kaufman P.B., Jones J.D. Heavy metal contents in some macrophytes from Saginaw Bay (Lake Huron, U.S.A.) // Aquat. Bot. 1980. Vol. 9, №. 2. P. 185–193.
12. Международные правила определения качества семян. М.: Наука, 1969. 182 с.
13. Shipley B., Parent M. Germination responses of 64 wetland species in relation to seed size, minimum time to reproduction and seedling relative growth rate // Functional Ecology. 1991. Vol. 5, №. 1. P. 111–118.
14. Попцов А.В., Некрасов В.И., Иванова И.А. Очерки по семеноведению. М.: Наука, 1981. С. 112.
15. Николаева М.Г., Лянгузова И.В., Поздова Л.М. Биология семян. СПб.: Изд-во НИИ химии СПбГУ, 1999. 232 с.
16. Кулешов Н.Н. Агрономическое семеноведение. М.: Изд-во Сельхоз. лит-ры, 1963. 303 с.
17. Овчаров К.Е. Физиологические основы всхожести. М.: Наука, 1969. 279 с.
18. Хайдекер В. Сила семян // Жизнеспособность семян. М., 1978. С. 202–237.
19. Титов А.Ф., Таланова В.В., Боева Н.П. и др. Влияние ионов свинца на рост проростков пшеницы, ячменя, огурца // Физиология растений. 1995. Т. 42, № 3. С. 457–462.
20. Мельничук Ю.П. Влияние ионов кадмия на клеточное деление и рост растений. Киев: Наукова Думка, 1990. 148 с.
21. Титов А.Ф., Таланова В.В., Лайдинен Г.Ф., Казнина Н.М. Влияние тяжелых металлов на растения: эколого-физиологические аспекты // Наземные и водные экосистемы Северной Европы: управление и охрана: Материалы междунар. конф. Петрозаводск (8–11 сентября). 2003. С. 152–157.
22. Филенко О.Ф., Дмитриева А.Г., Исакова Е.Ф., Ипатова В.И. и др. Механизмы реагирования водных организмов на воздействие токсичных веществ // Антропогенные влияния на водные экосистемы. М., 2005. С. 70–94.
23. Bristow J.M., Whitcombe A. The role of roots in the nutrition of aquatic vascular plants // Am. J. Bot. 1971. Vol. 58, №. 1. P. 8–30.
24. Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с.
25. Свидерский А.К. Эколого-биогеохимическая оценка аккумуляции тяжелых металлов (Cu, Zn, Cd, Pb, Cr) макрофитами реки Иртыш: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2002. 24 с.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 9 января 2009 г.