



УДК 581.2.02

Одночасний вплив важких металів (Pb^{2+} і Cd^{2+}) та засолення на стан асиміляційного апарату і вміст пігментів фотосинтезу пажитниці багаторічної

В.П. Бессонова, О.Є. Іванченко, О.А. Пономарьова

Дніпропетровський державний аграрно-економічний університет, Дніпропетровськ, Україна

Вивчено вплив спільної дії важких металів Pb^{2+} та Cd^{2+} , а також хлоридного засолення на стан асиміляційної поверхні, продихового апарату та вміст фотосинтетичних пігментів у листках пажитниці багаторічної. Встановлено гальмування росту асиміляційної поверхні рослинних об'єктів у всіх варіантах дослідження, особливо за умов одночасної дії фітотоксикантів. Разом зі зменшенням площі листків знижуються також розміри листового індексу у рослин усіх дослідних варіантів порівняно з контролем. За ступенем посилення гальмівної дії забруднювачів варіанти дослідження можна ранжувати таким чином: $Pb^{2+} + Cd^{2+} < NaCl < Pb^{2+} + Cd^{2+} + NaCl$. Засолення субстрату суттєво знижує кількість продихів на нижньому боці епідермісу. За дії важких металів і комбінованої дії $Pb^{2+} + Cd^{2+} + NaCl$ число продихів, навпаки, збільшується щодо норми. Забруднення ґрунту або важкими металами або хлоридом натрію практично не змінює довжини замикальних клітин продихів пажитниці багаторічної порівняно з контролем, проте за їх одночасної дії цей показник знижується. Ширина замикальних клітин зменшується лише у варіанті з додаванням $NaCl$ у субстрат вирощування. Ширина та довжина продихової щілини рослинних об'єктів у дослідних варіантах розрізняються несуттєво, проте вони значно менші, ніж у контролі. Спостерігається зменшення кількості хлорофілу в листках пажитниці багаторічної, особливо за їх спільної дії. Чутливішим до фітотоксичної дії забруднювачів виявився хлорофіл *a*, порівняно з хлорофілом *b*. Вміст каротиноїдів, навпаки, достовірно зростає, а за тривалої дії фітотоксикантів – знижується.

Ключові слова: пажитниця багаторічна; важкі метали; засолення; асиміляційний апарат; продиховий апарат; пігменти

Combined impact of heavy metals (Pb^{2+} and Cd^{2+}) and salinity on the condition of *Lolium perenne* long-term assimilation apparatus

V.P. Bessonova, O.E. Ivanchenko, E.A. Ponomaryova

Dnipropetrovsk State Agrarian-Economic University, Dnipropetrovsk, Ukraine

Contamination of soil and atmosphere by heavy metals negatively affects physiological and biochemical processes in plants. The objective of this study is to analyze the combined impact of heavy metals Pb^{2+} and Cd^{2+} on the background of salinity on the surface of assimilation and the state of stomata device and the content of plastid pigments in leaves of *Lolium perenne* L. Decrease in the area of plant leaves on the background of the impact of pollutants has been determined. By the degree of increase of negative impact on this index, variants of the experience can be arranged as follows: $Pb^{2+} + Cd^{2+} < NaCl < Pb^{2+} + Cd^{2+} + NaCl$. The investigated factors have the strongest impact on the area of assimilation surface. The reason for its significant decrease in plants of studied variants compared to the control is that both suppression of growth and reduction of leaves area occurs, along with the inhibition of their formation. The damaging effect of sodium chloride is also traced in drying of leaf tips, the latter become lighter in color and some of them get yellow. Under the action of heavy metals and salinity decrease in the leaf index for *L. perenne* is observed, especially in case of combined actions of toxins, and this rate varies more significantly than the other ones. Salinization of growing substrate significantly reduces the number of stomata on the underside of the leaf epidermis. On the contrary, under the influence of heavy metals their number increases, and under the action of $Pb^{2+} + Cd^{2+}$ on the background of chloride salinity it becomes even higher compared with the variant where heavy metals only affect the plants. The length of guard cells of the stomata in the variants with metals in $NaCl$ remains practically unchanged compared with the control, but at joint action it is reduced. The width of stomatal pore in the variants differs insignificantly. The same is applied to the length, except for variants where the

plants were exposed simultaneously to action of all pollutants under study. The number of epidermal cells per unit of the leaf area in the variant with heavy metals ($Pb^{2+} + Cd^{2+}$) increases, while at salinization of soil it is reduced. In case of binary effect of these factors onto plants the cell quantity per the unit of leaf area increases with regard to the control more significantly than in the variant with heavy metals. It is observed that the amount of chlorophyll in leaves of *L. perenne* is decreasing especially upon combined action. More sensitive indicator of phytotoxic action is chlorophyll *a*. On the contrary, the content of carotenoids is significantly increasing.

Keywords: *Lolium perenne* L.; heavy metals; salinization; combined impact; assimilation apparatus; stomata apparatus; pigments

Вступ

Автотранспорт – один із найважливіших елементів матеріально-технічної бази суспільного виробництва та необхідна умова функціонування сучасної промисловості. Поряд із перевагами, які забезпечує суспільству розвинена автотранспортна мережа, прогрес супроводжується також несприятливими наслідками: негативним впливом транспорту на навколишнє середовище, і, перш за все, тропосферу, ґрунтовий і рослинний покрив (Denisov and Rogalev, 2005; Novikova, 2005; Posphehov, 2006).

Важкі метали – інгредієнти автомобільних викидів – забруднюють природну зону. Найтоксичніші з них – свинець і кадмій. Свинець, що входить до складу тетраетилпльобуму, який додається до бензину як антидетонатор, викидається в навколишнє середовище у вигляді аерозолів неорганічних солей і оксидів, частки яких мають розміри до 1 мкм (Arvikk, 1974; Zimdahl, 1976). Під час стирання шин поблизу автостради розсіюється кадмій. Він попадає в гуму під час додавання до неї цинку (для прискорення вулканізації), оскільки має геохімічну спорідненість із цим елементом. Крім того цей метал містять викиди автотранспорту.

Забруднення ґрунту та повітря важкими металами негативно впливає на фізіолого-біохімічні процеси, що відбуваються в рослинах (Alekseev, 1989; Bessonova, 1999, 2006). Погіршувати стан рослин може також засолення ґрунту через використання сумішей солей (переважно *NaCl*) для боротьби з ожеледдю (Hodakov, 1979). Отже, поблизу автомобільних доріг рослини зазнають впливу як важких металів, так і засолення. Проте їх спільна дія на фізіологічні процеси не вивчена.

Мета даного дослідження – проаналізувати вплив спільної дії важких металів Pb^{2+} та Cd^{2+} , а також на фоні хлоридного засолення на стан асиміляційної поверхні пажитниці багаторічної.

Матеріал і методи досліджень

Об'єкт дослідження – рослини пажитниці багаторічної (*Lolium perenne* L.). Використовували методику ґрунтових культур. Дослід виконано у чотирьох варіантах: 1) контроль (незабруднений ґрунт); 2) у ґрунт вносили Cd^{2+} і Pb^{2+} у розрахунку 0,003% та 0,1% діючої речовини, відповідно; 3) у ґрунт вносили *NaCl* у кількості 0,2%; 4) у ґрунт вносили $Pb^{2+} + Cd^{2+} + NaCl$ у тих самих кількостях, що й у варіантах 2 і 3. Як джерело Pb^{2+} використовували $Pb(CH_3COO)_2 \cdot 7H_2O$, Cd^{2+} – $CdSO_4$. Досліди проводили з рослинами, які зростали у вищевказаних умовах 30, 37 і 45 діб. Інтенсивність освітлення становила 10 000 лк.

Ступінь відкритості продихів, їх кількість і розміри замикальних клітин визначали на нижньому боці листка методом відбитків Г.Х. Молотковського на 45-ту добу

дослідження. Виміри здійснювали за допомогою окуляр-мікрометра під мікроскопом «Sunny» фірми «Ningbo Sunny Instruments Co., Ltd.». Площу продихової щілини розраховували за формулою $S = \pi ab$, де *a* і *b* – мала та велика півосі еліпсоїда, тобто половина ширини та довжини продихової щілини (Gunar, 1972). Площу листків визначали розрахунковим методом (Eshhenko et al., 2005), листковий індекс – за Bild (1989). Вміст пігментів визначали у витяжці 80% ацетону на СФ-26. Розрахунки здійснювали за формулами Вепштейна (Bessonova, 2006).

Результати та їх обговорення

В усіх дослідних варіантах перші та, особливо, другі листки коротші, ніж у контролі, більшою мірою у четвертому варіанті ($Pb^{2+} + Cd^{2+} + NaCl$). Довжина листка на 30-ту добу у другому варіанті ($Pb^{2+} + Cd^{2+}$) становить 85,4%, у третьому (*NaCl*) – 78,4% та четвертому ($Pb^{2+} + Cd^{2+} + NaCl$) – 58,9% відносно контролю, а на 45-ту добу – 67,2, 55,4 і 47,3% відповідно. Досліджувані забруднювачі докільця суттєво впливають на площу асиміляційної поверхні експериментальних рослин (рис. 1 б). На 30-ту добу одночасний вплив важких металів викликає її зменшення на 22,4% відносно контролю. Хлоридне засолення зменшує цей показник істотноше – на 50,3% (рис. 1 а). Найсуттєвіше зменшується асиміляційна поверхня за спільної дії важких металів і *NaCl* (на 73,2%).

У міру росту різниця за даним показником у рослин, що зростають у ґрунті з додаванням $Pb^{2+} + Cd^{2+}$, і контрольних рослин значно збільшується. На 45-ту добу пригнічення розвитку асиміляційної поверхні у цьому варіанті становить 50,7% щодо контролю. У досліді з *NaCl* вона менша на 57,3%, а за одночасної дії всіх забруднювачів – на 74,2% порівняно з рослинами, на які не впливають досліджувані токсиканти.

Зниження довжини та площі листків рослин *Epimedium brevicornum* Maxim. і *E. sagittatum* (Siebold & Zucc.) Maxim. за дії сольового стресу відмічають Guang-Deng et al. (2008). За впливу *NaCl* установлено зменшення площі листків у пшениці (Gulina et al., 2008), огірка (Zhu Jin et al., 2008). Важкі метали також інгібують формування асиміляційної поверхні рослин (Bessonova, 1999, 2006).

Причиною такого сильного скорочення площі листкової поверхні у рослин дослідних варіантів порівняно з контролем є те, що відбувається не тільки пригнічення росту та зменшення площі листків, а і гальмування їх утворення. У контролі другий листок розгортається на 20-ту добу після посіву, а третій на 25-ту. У варіанті з додаванням у середовище суміші металів $Pb^{2+} + Cd^{2+}$ і у разі хлоридного засолення другий листок з'являється на 24-ту добу, за спільної дії на рослини пажитниці багаторічної важких металів і хлориду натрію – на 27-му добу після посіву, формування третього листка у другому варіанті затримується на 4 доби, третьому – на 7, четвертому – на 9 діб.

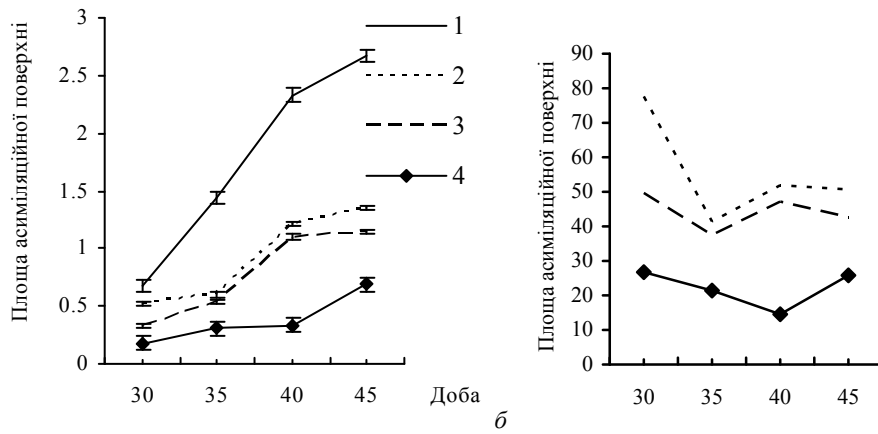


Рис. 1. Вплив свинцю та кадмію та хлориду натрію, окремо і в суміші, на асиміляційну поверхню рослин пажитниці багаторічної: 1 – контроль, 2 – $Cd^{2+} + Pb^{2+}$, 3 – $NaCl$, 4 – $Cd^{2+} + Pb^{2+} + NaCl$; а – cm^2 , б – % від контролю

Якщо треба розглянути продуктивність посівів або природних екосистем, зручно виражати їх формування на одиницю площі ґрунту, розраховуючи листковий індекс (Bild, 1989). У зв'язку з нижчими показниками схожості насіння, гіршим формуванням листової поверхні, меншою її площею у дослідних варіантах листковий індекс знижується, особливо у четвертому варіанті ($Pb^{2+} + Cd^{2+} + NaCl$) (рис. 2). Листковий індекс змінюється суттєвіше, ніж інші показники. Засолення ґрунту та спільна його дія з важкими металами виявляють сильний негативний вплив на продуктивність посівів пажитниці, у той час як дія важких металів проявляється значно менше.

Важливим показником стану рослин є продиховий апарат. Засолення ґрунту суттєво знижує кількість продихів на нижньому боці епідермісу. За дії важких металів їх кількість на одиницю поверхні (1 мм^2), навпаки, збільшується, а за впливу $Pb^{2+} + Cd^{2+}$ на фоні хлоридного засолення їх кількість навіть стає більшою, ніж коли на рослини впливають тільки важкі метали (табл. 1).

Кількість клітин епідермісу на одиницю площі листка за дії різних забруднювачів змінюється таким же чином. Якщо у варіанті з важкими металами ($Pb^{2+} + Cd^{2+}$) їх кількість на одиницю площі збільшується, то у разі засолення ґрунту – навпаки, зменшується (табл. 1). У варіанті з одночасною дією на рослини обох чинників кількість клітин на одиницю площі листка зростає стосовно контролю. Довжина замикальних клітин у варіантах із металами та з

$NaCl$ практично не змінюється порівняно з контролем, але за їх одночасної дії зменшується на 29,3% (табл. 2). Ширина замикальних клітин епідермісу листків рослин першого, третього та четвертого варіантів майже однакова. Лише за дії на рослини важких металів (другий варіант) вона достовірно зменшується на 29,0%. У статті Н.М. Казніної зі співавт. (Kaznina et al., 2011) вказується на зменшення довжини замикальних клітин нижнього епідермісу ячменю за дії кадмію, але ці ж автори встановили, що у тимофіївки лучної довжина та ширина замикальних клітин не змінюється (Batova et al., 2013).

Ширина продихової щілини на нижньому епідермісі листків рослин дослідних варіантів розрізняється несуттєво, але вона значно більша у контролі (табл. 3). Її довжина близька за значеннями в усіх варіантах, за винятком досліджу, де на рослини діяли одночасно всі забруднювачі. На те, що засолення викликає закриття частини продихів і зменшення продихової щілини, вказують також інші дослідники. Причому контроль закритості продихів у випадку засолення регулює цинковмісний білок DST (Xin Yang et al., 2009). Повне або часткове замикання продихів за впливу важких металів спостерігали у кукурудзи та соняшнику (Bazzaz, 1974), бобів (Barceln et al., 1988), рапсу (Baryla et al., 2001), гороху (Sandalio et al., 2001). Вважають, що причиною цього є витік іонів K^+ із замикальних клітин унаслідок збільшення проникності мембран (Poshnerieder et al., 1989; Neil et al., 2008).

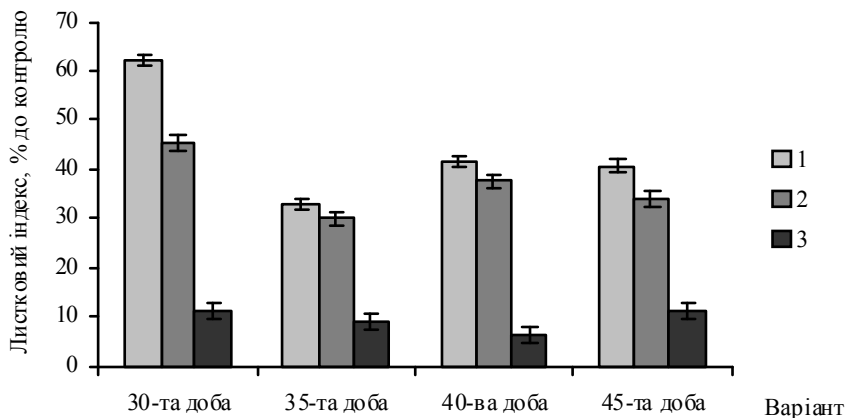


Рис. 2. Вплив свинцю та кадмію, хлориду натрію, окремо й у суміші, на листковий індекс рослин пажитниці багаторічної: 1 – $Cd^{2+} + Pb^{2+}$, 2 – $NaCl$, 3 – $Cd^{2+} + Pb^{2+} + NaCl$

Таблиця 1
Вплив важких металів і засолення на кількість продихів і клітин епідермісу в рослинах

Варіант	Кількість продихів, шт./мм ²	% до контролю	Кількість клітин епідермісу, шт./мм ²	% до контролю
Контроль	227,4 ± 10,0	–	604,3 ± 10,1	–
$Cd^{2+} + Pb^{2+}$	277,0 ± 11,1	121,8	848,0 ± 12,3	140,3
t_d	3,31		28,04	
$NaCl$	162,4 ± 9,7	71,4	457,8 ± 15,1	75,8
t_d	4,66		20,05	
$Cd^{2+} + Pb^{2+} + NaCl$	389,9 ± 15,3	171,4	1169,4 ± 20,1	193,5
t_d	8,91		28,26	

Характеристика продихів листків пажитниці багаторічної, мкм

Варіант	Ширина замикальних клітин, мкм	% до контролю	Довжина замикальних клітин, мкм	% до контролю
Контроль	12,1 ± 0,24	–	41,1 ± 4,0	–
$Cd^{2+} + Pb^{2+}$	8,6 ± 0,11	71,0	40,0 ± 2,0	97,5
t_d	7,47		0,23	
$NaCl$	11,4 ± 0,62	94,1	39,0 ± 2,0	95,0
t_d	1,07		0,46	
$Cd^{2+} + Pb^{2+} + NaCl$	11,5 ± 0,53	94,6	29,0 ± 1,0	70,7
t_d	1,12		2,91	

Таблиця 3

Характеристика продихових щілин рослин пажитниці багаторічної за дії поллютантів

Варіант	Ширина, мкм	Довжина, мкм	Площа отвору, мкм ²	Площа, мкм ² /мм ²
Контроль	4,63 ± 0,10	27,1 ± 2,0	68,6 ± 3,1	15600 ± 121
$Cd^{2+} + Pb^{2+}$	2,70 ± 0,14	27,0 ± 1,7	57,3 ± 4,0	17347 ± 120
% до контролю	58,3	99,9	83,5	111,2
t_d	11,22	0,15	2,22	10,24
$NaCl$	2,72 ± 0,11	27,0 ± 2,0	57,7 ± 5,1	9362 ± 145
% до контролю	58,7	99,8	84,1	60,0
t_d	12,90	0,15	1,83	32,98
$Cd^{2+} + Pb^{2+} + NaCl$	2,58 ± 0,12	16,0 ± 1,0	31,4 ± 3,1	12244 ± 132
% до контролю	55,7	59,3	45,8	78,5
t_d	13,14	4,92	8,47	18,77

Оскільки епідерміс листків у різних варіантах досліду має різну кількість продихів на одиницю поверхні, то і їх площа на 1 мм² поверхні суттєво відрізняється. Найістотніша вона у варіанті з важкими металами (на 11,2% більша відносно контролю). За одночасного впливу на рослини важких металів і хлориду натрію цей показник менший від контрольних значень на 11,5%, а у варіанті із засоленням – на 39,1%. За площею продихових щілин на 1 мм² варіанти розташовуються таким чином: $Pb^{2+} + Cd^{2+} > контроль > Pb^{2+} + Cd^{2+} + NaCl > NaCl$. Отже, найбільша випарувальна площа продихів у листків рослин варіанта $Pb^{2+} + Cd^{2+}$, найменша – у варіанті із хлоридним засоленням.

Пшкоджувальна дія хлориду натрію виявляється у підсиханні кінчиків листків, що стає помітним на 39-ту добу у дослідах із додаванням $NaCl$ (третій і четвертий варіанти). Листки мають світліше забарвлення. У деяких рослин вони жовтіють. Це пов'язано з негативним впливом важких металів ($Cd^{2+} + Pb^{2+}$) і хлориду натрію на вміст зелених пігментів у листках пажитниці багаторічної. Найменша їх кількість у рослин четвертого варіанта ($Cd^{2+} + Pb^{2+} + NaCl$) (табл. 4). Кількість хлорофілу в листках менша, ніж у варіантах, де на рослини впливають ці забруднювачі окремо ($Cd^{2+} + Pb^{2+}$ або $NaCl$). Отже, спостерігається синергізм за спільної дії даних чинників (Cd^{2+} , Pb^{2+} та $NaCl$). Дані про вплив засолення $NaCl$ на вміст хлорофілу вельми суперечливі. У деяких працях указується на підвищення вмісту хлорофілу в умовах засолення субстрату (Stroganov et al., 1979; Muhamedov et al., 1986). Ряд авторів указують на зниження кількості зелених пігментів (Udovenko, 1995; Jasar et al., 2008; Shevjakova et

al., 2013). Засолення може інгібувати синтез пігменту, порушувати зв'язок із ліпідно-білковим комплексом (Shahova and Golubkova, 1963). Аналогічні причини можуть викликати зниження вмісту хлорофілу в листках рослин зі дії важких металів (Bessonova and Jakovljeva, 1998).

Як свідчать отримані нами дані, більша відмінність між контрольним і дослідними варіантами відмічається за вмістом хлорофілу a , ніж b . Це зумовлює зменшення величини відношення a/b . Слід зазначити, що одні автори вказують на більшу чутливість хлорофілу a порівняно із хлорофілом b у разі засолення (Petrenko and Nevedomskaia, 1986) та за дії Cd^{2+} (Batova et al., 2013). Більша стабільність хлорофілу a може бути пов'язана з міцнішим зв'язком цього пігменту зі стромою хлоропласта.

А.С. Кузнєцова зі співавторами (Kuznesova et al., 2014) наводить дані, що у дослідах із кришталевою травкою, навпаки, показана більша чутливість хлорофілу b . Рівень цього пігменту за концентрації 1,25 М $NaCl$ знижувався на 43% відносно контролю, тоді як рівень хлорофілу a – менше, ніж на 7%. Ю.В. Батова зі співавторами (Batova et al., 2013) також установили суттєвіше зменшення вмісту хлорофілу b у листках тимофіївки лучної за дії Cd^{2+} . Уміст каротиноїдів на 30-ту добу експерименту у листках рослин дослідних варіантів вищий, ніж у контролі, особливо за дії на рослини $NaCl$. У подальшому (37-ма доба) вміст жовтих пігментів також перевищує контрольний варіант. Це може бути пов'язано з адаптивними реакціями рослин, оскільки каротиноїди є важливими антиоксидантами, а за дії хлоридного (Jasar, 2008) і металевого стресу (Bessonova, 1992a, 1992b, 2006) підсилюються процеси перекисного окиснення ліпідів.

Вплив забруднення ґрунту Cd^{2+} та Pb^{2+} та хлоридного засолення на вміст пластидних пігментів

Термін	Варіант	Хлорофіл <i>a</i>	Хлорофіл <i>b</i>	Хлорофіл <i>a + b</i>	Хлорофіл <i>a/b</i>	Каротиноїди
30-та доба	Контроль	2,26 ± 0,03	0,94 ± 0,01	3,20	2,40	0,47 ± 0,005
	$Cd^{2+} + Pb^{2+}$	1,94 ± 0,02	0,88 ± 0,04*	2,82	2,24	0,56 ± 0,002
	% до контролю	85,8	93,6	88,1	93,3	119,1
	<i>NaCl</i>	1,70 ± 0,02	0,84 ± 0,03	2,54	2,02	0,54 ± 0,004
	% до контролю	75,2	89,4	79,4	84,2	114,9
	$Cd^{2+} + Pb^{2+} + NaCl$	1,47 ± 0,04	0,80 ± 0,02	2,27	1,83	0,53 ± 0,002
37-ма доба	Контроль	1,94 ± 0,02	0,80 ± 0,02	2,44	2,42	0,42 ± 0,002
	$Cd^{2+} + Pb^{2+}$	1,62 ± 0,04	0,79 ± 0,01*	2,41	2,05	0,54 ± 0,003
	% до контролю	83,5	98,8	98,8	84,7	128,6
	<i>NaCl</i>	1,45 ± 0,03	0,73 ± 0,03*	2,18	1,98	0,50 ± 0,001
	% до контролю	74,7	91,3	89,3	81,8	119,0
	$Cd^{2+} + Pb^{2+} + NaCl$	1,13 ± 0,05	0,62 ± 0,02	1,75	1,82	0,48 ± 0,004
45-та доба	Контроль	1,90 ± 0,03	0,80 ± 0,01	2,70	2,37	0,44 ± 0,001
	$Cd^{2+} + Pb^{2+}$	1,51 ± 0,02	0,73 ± 0,02	2,24	2,06	0,42 ± 0,005
	% до контролю	79,5	91,3	83,0	86,9	95,5
	<i>NaCl</i>	1,37 ± 0,01	0,67 ± 0,02	2,04	2,04	0,45 ± 0,004
	% до контролю	72,1	83,8	75,6	86,1	102,3
	$Cd^{2+} + Pb^{2+} + NaCl$	1,10 ± 0,03	0,61 ± 0,04	1,71	1,80	0,38 ± 0,002
	% до контролю	57,9	76,3	63,3	75,9	86,4

Примітка: * – різниця між дослідом і контролем не достовірна на 5% рівні значущості.

Проте на 45-ту добу кількість каротиноїдів суттєво менша у варіанті, де на рослини впливають одночасно як важкі метали ($Cd^{2+} + Pb^{2+}$), так і засолення. В інших варіантах різниця незначна, тобто за тривалої дії фітотоксикантів перевищення вмісту каротиноїдів не визначається.

Висновки

1. Важкі метали ($Pb^{2+} + Cd^{2+}$), засолення *NaCl* і одночасна дія цих забруднювачів інгібують ріст листків, їх формування, зменшують асиміляційну площу та листковий індекс рослин пажитниці багаторічної. За ступенем негативного впливу забруднювачі можна ранжувати так: $Pb^{2+} + Cd^{2+} < NaCl < Pb^{2+} + Cd^{2+} + NaCl$.

2. Важкі метали та хлоридне засолення протилежним чином впливають на кількість продохів на нижньому епідермісі листків пажитниці. Перші збільшують їх кількість на одиницю площі відносно контролю, *NaCl* – зменшує. За одночасної дії забруднювачів щільність продохів на одиницю поверхні зростає суттєвіше, ніж за дії $Pb^{2+} + Cd^{2+}$. Подібним чином змінюється також кількість клітин епідермісу на нижньому боці листків.

3. У дослідних варіантах розміри замикальних клітин продохів змінюються незначно, хоча довжина їх у варіанті зі спільним впливом усіх забруднювачів менша, ніж у контролі, а ширина – у варіанті з $Pb^{2+} + Cd^{2+}$. Ступінь відкриття продохів у дослідних варіантах нижчий, ніж у контролі. Площа продохових щілин нижнього епідермісу на одиницю поверхні найбільша у варіанті з $Pb^{2+} + Cd^{2+}$, найменша – у варіанті з *NaCl*.

4. Як важкі метали, так і засолення негативно впливають на вміст хлорофілу у листках пажитниці багаторічної, особливо за їх спільної дії. Більшою мірою знижується вміст хлорофілу *a*, ніж *b*, що зумовлює зменшення їх співвідношення. Вміст каротиноїдів, на-

впаки, достовірно зростає (30-та, 37-ма доба) і за тривалішої дії цих сполук у дослідних варіантах як із важкими металами, так і з *NaCl* їх кількість не відрізняється від контрольних значень, а за спільної дії кількість каротиноїдів знижується відносно контролю.

Бібліографічні посилання

- Alekseev, J.V., 1987. Tjzhelye metally v pochve i rastenijah [Heavy metals in soil and plants]. Agropromizdat, Leningrad (in Russian).
- Arvikk, N.H., 1974. Barriers to foliar uptake of lead. J. Environ. Qual. 3, 369–370.
- Barceln, J., Vhrguer, M.D., Poschenrieder, C., 1988. Cadmium-induced structural and ultrastructural changes in the vascular system of bush bean stem. Bot. Acta 101, 254–261.
- Baryla, A., Carrier, P., Coulomb, C., Havaux, M., 2001. Leaf chlorosis in oilseed pape plants (*Brassica napus*) grown on cadmium-polluted soil: Causes and consequences for photosynthesis and grown. Planta 212, 296–309.
- Batova, J.V., Kaznina, N.M., Lajdinen, G.F., Titov, A.F., 2013. Vlijanie kadmija na nekotorye fiziologicheskie processy u rastenij timofeevki lugovoj (*Phllum pretense* L.) [Influence of cadmium on some physiological processes in plants of *Phllum pretense* L.]. Trudy Karelskogo Nauchnogo Centra Rossijskoj Akademii Nauk 3, 215–220 (in Russian).
- Bazzaz, F.A., Rolfe, G.L., Carlson, R.W., 1974. Effect of cadmium on photosynthesis and transpiration of excised leaves of corn and sunflower. Physiol. Plant. 34, 373–376.
- Bessonova, V.P., 1992a. Vlijanie tjzhelyh metallov na antioksidantnuju sistemu list'ev sejancev *Ligustrum vulgare* L. i *Syringia vulgaris* L. [Influence of heavy metals on antioxidant system of leaves of seedlings of *Ligustrum vulgare* L. and *Syringia vulgaris* L.]. Biol. Nauki 8, 136–142 (in Russian).
- Bessonova, V.P., 1992b. Vlijanie tjzhelyh metallov na antioksidantnuju sistemu kletok list'ev chiny dushistoj [Influence of heavy metals on antioxidant system of leaves cells of *Lathyrus odoratus* L.]. Fiziologija i Biohimija Kul'turnykh Rastenij 24(2), 147–151 (in Russian).

- Bessonova, V.P., 1999. Citofiziologicheskie jeffekty vozdeystviya tjazhelyh metallov na rost i razvitie rastenij [Cytophysiological effects of heavy metals on the growth and development of plants]. ZDU, Zaporozh'e (in Russian).
- Bessonova, V.P., 2006. Praktikum z fiziologii roslin [Practical work on plant physiology]. Svidler, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Bessonova, V.P., 2006. Vlijanie tjazhelyh metallov na fotosintez rastenij [Influence of heavy metals on the photosynthesis of plants]. DDAU, Dnipropetrovsk (in Russian).
- Bessonova, V.P., Jakovljeva, S.O., 1998. Fitotoksični koncentracii hromu i mienist' zv'jazku hlorofilu z biloklipidnym kompleksom u lystkah dekoratyvnyh kvitkovykh roslin [Phytotoxicity chromium concentration and strength of the chlorophyll in the leaves protein-lipids complex of decorative floral plants]. Visnyk DDU 4, 156–160 (in Ukrainian).
- Bild, K.L., 1989. Analiz rosta rastenij [Analysis of plant growth]. Fotosintez i Bioproduktivnost': Metody Opredelenija. Agropromizdat, Moscow (in Russian).
- Denisov, V.I., Rogalev, V.A., 2005. Problemy jekologizacii avtomobil'nogo transporta [The problems greening road transport]. MAPJeB, SPb (in Russian).
- Eshhenko, V.O., Kopitka, P.G., Oprishko, V.P., Kostogriz, P.V., 2005. Osnovi naukovih doslidzhen' v agronomii [Basic research in agronomy]. Dija, Kyiv (in Ukrainian).
- Guang-Deng, C., Yun-Xain, L., Hao, Z., Jiao, C., Lig-Yun, C., 2008. Effect of salt stress on growth and flavonoids content in different organs of two species *Epimedium*. Xibei Zhiwu Xuebao 28(10), 2047–2054.
- Gulina, E.V., Zharkova, M.A., Spivak, V.A., 2008. Morfologicheskaja izmenchivost' listovoj plastinki prorostka pshenicy pod dejstviem solevykh rastvorov i sveta [Morphological variation of the leaves blade of wheat seedlings under the influence of light and salt solutions]. Vavilovskie Chtenija 1, 135–136 (in Russian).
- Gunar, I.I., 1972. Praktikum po fiziologii rastenij [Practical work on plant physiology]. Kolos, Moscow (in Russian).
- Hodakov, J.I., 1979. O vlijanii otricatel'nyh faktorov gorodskoj sredy Leningrada na zelenye nasazhdenija [About the influence of negative factors of the urban environment in Leningrad on green spaces]. Rasteniya i Himicheskie Kancerogeny. Nauka, Leningrad (in Russian).
- Jasar, F., Jemal'tiglu, S., Il'dis, K., 2008. Dejstvie zasolenija na antiokislitel'nye zashhitnye sistemy, perekisnoe okislenie lipidov i sodержanie hlorofilla v list'jah fasoli [Action salinity on antioxidant defense systems, lipid peroxidation and chlorophyll content in leaves of bean]. Fiziologija Rastenij 55(6), 869–873 (in Russian).
- Kaznina, N.M., Titov, A.F., Lajdinen, G.F., Batova, J.V., 2011. Vlijanie kadmija na vodnyj obmen rastenij jachmenja [Influence of cadmium on water metabolism of barley plants]. Trudy Karel'skogo Nauchnogo Centra RAN 3, 57–61 (in Russian).
- Kuznecova, S.A., Klimachev, D.A., Kartashov, S.N., Starikova, V.T., 2014. Vlijanie zasolenija na pokazateli fotosinteticheskogo aktivnosti rastenij [Influence of salinity on the rates of photosynthetic activity of plants]. Vestnik MGU, Estestvennyye Nauki 1, 63–68 (in Russian).
- Muhamedov, A.A., Safarov, K.S., Kasymov, A.K., 1986. Vlijanie zasolenija na fotosinteticheskuyu aktivnost' hloroplastov khlopchatnika [Influence of salinity on the photosynthetic activity of chloroplasts of cotton]. Fiziol. i Biohim., Osnovy Soleustojchivosti Rastenij, Tez. Dokl. IV Vsesojuzn. Simpoz. FAN, Tashkent 45 (in Russian).
- Neil, J., Barros, R., Bright, J., Desikan, R., 2008. Nitric oxide, stomatal closure and abiotic stress. J. Exp. Bot. 59, 165–176.
- Novikova, E.S., 2005. Vlijanie svinca na rastitel'nyj i zhivotnyj mir [Influence of lead on the flora and fauna]. Nepreryvnoe Jekologicheskoe Obrazovanie i Jekologicheskie Problemy. Krasnojarsk, 124–126 (in Russian).
- Petrenko, A.V., Nevedomskaja, G.V., 1986. Soleustojchivost' fotosinteticheskogo apparata razlichnyh po produktivnosti sortov jachmenja [Salt tolerance of the photosynthetic apparatus of different barley varieties on productivity]. Fiziol. i Biohim., Osnovy Soleustojchivosti Rastenij, Tez. Dokl. IV Vsesojuzn. Simpoz. FAN, Tashkent 23 (in Russian).
- Poshenrieder, C., Gunse, B., Barcehn, J., 1989. Influence of cadmium on water relation, stomatal resistance and abscisic content in expanding bean leaves. Plant Physiol. 90, 1365–1371.
- Pospelov, S.A., 2006. O vlijanii avtotransporta na sostojanie okruzhajushhej sredy [About the influence of transport on the environment]. Priroda Lipeckoj Oblasti i ee Ohrana. 12, 79–87 (in Russian).
- Sandalio, L.M., Daluzo, H.C., Gomes, M., 2001. Cadmium-induced changes in the growth and oxidative metabolism of pea plants. Esp. Bot. 364, 2115–2126.
- Shahova, A.A., Golubkova, B.M., 1963. Funkcionirovanie i strukturnye izmenenija hloroplastov pri zasolenii [Function and structural changes of chloroplasts under salinity]. Fiziologija Rastenij 30(1), 15–23 (in Russian).
- Shevjakova, N.I., Musatenko, L.I., Stecenko, L.A., Rakitin, V.J., Vedenicheva, N.P., Kuznecov, V.V., 2013. Vlijanie ABK na sodержanie prolina, poliaminov i citokininov v rastenijah hrustal'noj travki pri solevom stresse [Influence of ABA on the content of proline, polyamines and cytokinins in plants crystal grass under salt stress]. Fiziologija Rastenij 60(6), 784–792 (in Russian).
- Stroganov, B.P., Kabanov, V.V., Shevjakova, N.I., Lapina, L.P., Komizerko, E.I., 1979. Struktura i funkcii kletok rastenij pri zasolenii [Structure and function of plant cells under salinity]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Udovenko, G.V., 1995. Ustojchivost' rastenij k abioticheskim stresam [Resistance of plants to abiotic stress]. Fiziologicheskie Osnovy Selekcii Rastenij. VIR, SPb, 293–346 (in Russian).
- Xin-Yan, H., Dai-Yin, C., Mei-Zhen, Z., Min, S., Hong-Huan, M., 2009. A previously unknown zinc finger protein, DST, regulated drought and salt tolerance in rice via stomatal aperture control. Genes Dev. 23(15), 1805–1807.
- Zhu, J., Bie, Z., Li, Y., 2008. Physiological and growth responses of two different salt-sensitive cucumber cultivars to NaCl stress. Soil Sci. Plant Nutr. 54, 400–407.
- Zimdahl, R.L., 1976. Entry and movement in vegetation of lead derived from air and soil sources. J. Air Pollut. 26, 600–610.

Надійшла до редколегії 16.12.2014