



DOI 10.22363/2313-2310-2017-25-2-253-270

УДК 574.24

ЦИНК И КАДМИЙ В ФИТОМАССЕ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ: ЗАКОНОМЕРНОСТИ ТРАНСЛОКАЦИИ, АККУМУЛЯЦИИ И БАРЬЕРНЫХ МЕХАНИЗМОВ

О.С. Железнова^{1,2}, Н.А. Черных¹, С.А. Тобратов²

¹ Российский университет дружбы народов

ул. Миклухо-Маклая, 6, Москва, Россия, 117198

² Рязанский государственный университет им. С.А. Есенина

ул. Свободы, 46, Рязань, Россия, 390000

В настоящей работе представлены результаты изучения особенностей распределения цинка и кадмия — элементов — геохимических аналогов — в фитомассе древесных растений лесных экосистем (центр Восточно-Европейской равнины). На основе анализа коэффициентов транслокации и дискриминации выявлено, что для деревьев, как правило, характерна активная транслокация цинка в надземные органы и существование корневого кадмиевого барьера. Установлено повышение селективности мембранных транспортных систем растений в направлении фотосинтезирующих органов. Показано, что барьерная функция древесины в отношении кадмия может быть обусловлена его преимущественным ксилемным транспортом в форме свободного иона Cd^{2+} . Кроме того, выявлены некоторые аспекты видовой специфики аккумуляции цинка и кадмия в растениях, связанные с их геохимической специализацией и особенностями метаболизма тиоловых соединений.

Ключевые слова: древесные растения, коэффициенты транслокации и дискриминации, гумидокатность, барьерная функция органов, селективность мембранных транспортных систем

Введение

Во второй половине XX века кадмий (Cd) из редкого рассеянного элемента превратился в элемент, типоморфный для урбанизированных территорий, а по темпам и масштабам загрязнения стал одним из приоритетных поллютантов планеты [1]. Значительная деструктивная активность Cd в биологических системах связана с его высоким сродством к тиоловым группам белков, что приводит к нарушению метаболизма металлов, в частности, к замещению эссенциальных элементов на Cd в металлоферментах [2; 3].

Проблема кадмиевого загрязнения усугубляется существенным сходством его атома с атомом важнейшего биофильного элемента — цинка (Zn), также токсичного в высоких концентрациях. Сходная конфигурация электронных оболочек и близкие значения атомного веса Zn и Cd определяют многие общие черты их миграции в естественных биогеохимических циклах [1].

Особый интерес представляет возможное взаимодействие Zn и Cd в биологических системах [4]. При этом к настоящему времени, согласно работам [5; 6],

наблюдается существенный дисбаланс в знаниях, касающихся, с одной стороны, влияния почвенных свойств на поглощение элементов растениями, и, с другой стороны, особенностей поведения данных элементов в системе растительных органов. Анализ литературы позволяет заключить, что эффекты взаимодействия данных металлов в растительном организме могут быть как антагонистическими для Cd в присутствии Zn, так и, напротив, синергетическими: в ряде случаев Cd может обладать повышенной мобильностью в системе «корень — побег», подавляя транслокацию Zn [7]. Вероятно, характер взаимодействия данных элементов зависит от их концентраций и видовой специфики растений.

Частью механизма, участвующего в металлическом гомеостазе растений, является компартментализация металлов на уровне тканей и органов, которая может отражать стратегию растения в отношении избытка ТМ [8]. Согласно работе [3], для плодотворной разработки методов фиторемедиации и проведения мониторинга загрязнения ТМ окружающей среды необходимо понимание роли разных тканей растений в передвижении и накоплении металлов.

Подчеркнем, что типичные модельные растения при изучении особенностей поведения Zn и Cd — либо *Arabidopsis thaliana*, либо гипераккумуляторы ТМ (т.е. виды, у которых концентрация ТМ в надземной фитомассе больше, чем в почве). Если объектами изучения выступают древесные растения, то исследования, как правило, проводятся в условиях эксперимента на молодых особях. В этой связи слабо изученным остается поведение данных элементов в растительности лесных экосистем в естественных условиях, при почвенных уровнях Zn и Cd, близких к фоновым.

Цель настоящей работы — выявить особенности распределения Zn и Cd — элементов — геохимических аналогов — в фитомассе древесных растений подтаежных сообществ центра Восточно-Европейской равнины и установить наиболее важные аспекты видовой специфики аккумуляции данных ТМ в условиях их фоновых почвенных уровней.

Материалы и методы

Территория исследования расположена на юго-западе Мещерской низины (центральная часть Восточно-Европейской равнины), в зоне хвойно-широколиственных лесов [9]. Характерная особенность Южной Мещеры — это мало-контрастный рельеф влажных, сырых и заболоченных песчаных равнин. Затрудненная гидродинамика и низкотрофные субстраты как наследие четвертичных оледенений, определяют специфику почвенно-растительных условий района исследований. По работе [9], дерново-подзолистые почвы плакоров в условиях ослабления дренажа сменяются болотно-подзолистыми и болотными почвами. К видам — эдификаторам растительных сообществ относятся сосна (*Pinussylvestris*), мелколиственные породы — береза (*Betulapendula*) и осина (*Populustremula*), а в условиях повышенной трофности субстрата — также дуб (*Quercusrobur*), ель (*Piceaabies*) и ольха (*Alnus glutinosa*).

Для большей сопоставимости данных участки почвенно-биогеохимического опробования в пределах района исследований были выбраны таким образом,

чтобы все рассматриваемые древесные породы произрастали на минеральных песчаных и супесчаных дерново-подзолистых почвах. Сезонный пробоотбор образцов растительности (фракции фитомассы надземных и подземных органов древесных растений) и почв (горизонт А1) осуществлялся в начале июня, конце июля — начале августа, конце сентября и в конце ноября 2013 года. Корни тщательно отмывались. Все образцы фитомассы высушивались до постоянного воздушно-сухого веса и измельчались с помощью лабораторной мельницы.

Навеска каждого образца фитомассы массой 1 г разлагалась с использованием микроволновой системы (используемое объемное соотношение реактивов 24,3: 6: 2: 1 для HNO_3 , H_2O_2 , H_2SO_4 , HF, соответственно; максимальная температура 200 °С; разложение осуществлялось в 2 этапа) с последующим упариванием.

При лабораторном испытании почвенных образцов для определения подвижных (доступных для поглощения корнями растений) форм ТМ использовалась ацетатно-аммонийная буферная вытяжка (рН = 4,8). Валовые несиликатные («псевдоваловые») формы ТМ извлекались царской водкой. В последнем случае использовалось микроволновое разложение навески почвы с последующим упариванием.

Определение концентраций Zn и Cd осуществлялось атомно-абсорбционным методом на пламенном спектрометре «Спектр 5-4». Выполнялась трехкратная повторность измерений с последующим осреднением результатов.

На основе измеренных сезонных концентраций ТМ и весовых коэффициентов, соответствующих продолжительности каждого сезона, вычислялись среднегодовые концентрации Zn и Cd во фракциях фитомассы и почвах.

На основании полученных данных рассчитывался коэффициент транслокации (TF) [цит. по работе 10]:

$$TF = \frac{C_{shoot}}{C_{root}},$$

где C_{shoot} — концентрация элемента в побегах (в фотосинтезирующих органах), мг/кг;
 C_{root} — концентрация элемента в тканях тонких корней, мг/кг.

TF отражает эффективность транспорта элементов из подземных в надземные органы и традиционно используется при изучении дальнего транспорта металлов [11]. Величина TF зависит от ряда факторов:

— природы элемента (в общем случае для эссенциальных элементов характерна активная транслокация в надземные органы, а для токсичных — существование корневого барьера [12]);

— видовой стратегии растения по отношению к данному элементу (для гипераккумуляторов $TF > 1$ даже в случае токсичных элементов, для исключателей $TF < 1$ [10]);

— концентрации элемента в питательной среде (в данном случае TF имеет индикаторное значение, позволяя выявить почвенные уровни металла, с которых начинается ограничение его транслокации в надземные органы).

Еще один используемый параметр — коэффициент дискриминации Zn/Cd (DF) [цит. по работе 13]:

$$DF = \frac{Zn_{plant} / Cd_{plant}}{Zn_{soil} / Cd_{soil}},$$

где Zn_{plant} и Zn_{soil} — концентрация Zn, мг/кг, во фракции фитомассы и в почве (подвижная форма), соответственно; Cd_{plant} и Cd_{soil} — то же, для Cd.

Величина DF позволяет судить о том, как и насколько изменяется почвенное соотношение Zn/Cd в растительном организме. Значения $DF \gg 1$ свидетельствуют об активном избирательном поглощении Zn растением. Концентрируя Zn, растение, по сути, «увеличивает разрыв» в почвенном соотношении Zn/Cd в пользу Zn.

Значение DF , близкое к 1, служит индикатором пассивного характера поглощения Zn и Cd. Отсутствие избирательности мембранного транспорта приводит к тому, что в растительных тканях сохраняется почвенное соотношение Zn/Cd.

Значения $DF < 1$ свидетельствуют о преимущественном — по сравнению с почвой — накоплении Cd и характерны для органов, выполняющих барьерную функцию.

Результаты и их обсуждение

Для выявления особенностей распределения элементов по органам растений авторами построены ряды распределения Zn и Cd в структурных компонентах фитомассы древесных пород и рассчитаны коэффициенты транслокации (TF). Видно (табл. 1), что фундаментальное различие в характере аккумуляции Zn и Cd заключается в контрастном распределении данных элементов между фитомассой надземных и подземных органов. Как правило, биофильный Zn активно поступает в побег, где он используется для синтеза белков в меристематических тканях [14], а также в составе ферментов активно участвует в метаболических процессах [15]. Транслокация токсичного Cd, как правило, ограничена корневым барьером. Согласно работе [16], иммобилизация ТМ в тканях тонких корней является наиболее общей формой детоксикации металлов в древесных растениях. На примере *Arabidopsisthaliana* показано [17], что при низких концентрациях в питательной среде (до 5 мкмоль/л) Cd, главным образом, удерживается в апопласте коры корня. При повышении концентрации (до 50 мкмоль/л) Cd, благодаря наличию в клетках эндодермы поясков Каспари, переходит в симпласт; симпластическая секвестрация Cd в корнях считается важным механизмом уменьшения его апопластического транспорта в направлении ксилемы.

Таблица 1

Ряды относительного распределения Zn и Cd в структурных компонентах древесных растений Южной Мещеры и коэффициенты транслокации (TF) данных металлов из корней в надземные органы*

Вид	ТМ	TF	Ряды относительного распределения
<i>Pinussylvestris</i> (61)	Zn	1,146	Т.К.-К. > Хвоя > Т.К. > Т.В. > К. > Т.К.-Др. > Др.
	Cd	0,431	Т.К.-К. > Т.К. > Т.В. > К. > Хвоя > Др. > Т.К.-Др.
<i>Piceaabies</i> (59)	Zn	0,361	К. > Т.К.-К. = Т.К. > Т.В. > Хвоя > Т.К.-Др. > Др.
	Cd	0,182	Т.К. > Т.К.-К. > К. > Т.В. > Др. > Т.К.-Др. > Хвоя
<i>Betulapendula</i> (55)	Zn	2,338	Листья > К. > Т.К.-К. > Т.В. > Т.К. > Т.К.-Др. > Др.
	Cd	0,576	Т.К. > Т.К.-К. > Листья > Т.В. > Т.К.-Др. > К. > Др.

Окончание табл. 1

Вид	TM	TF	Ряды относительного распределения
<i>Populus tremula</i> (45)	Zn	1,727	К. > Листья > Т.В. > Т.К.-К. > Т.К. > Т.К.-Др. > Др.
	Cd	1,173	К. > Листья > Т.В. = Т.К.-К. > Т.К. > Т.К.-Др. > Др.
<i>Quercus robur</i> (81)	Zn	0,341	Т.К. > Т.К.-К. > Листья > Т.В. > К. > Т.К.-Др. > Др.
	Cd	0,486	Т.К. > Т.К.-К. > К. > Т.В. > Листья > Т.К.-Др. > Др.
<i>Alnus glutinosa</i> (57)	Zn	1,575	К. > Т.В. > Листья > Корни > Др.
	Cd	0,312	Корни > К. > Т.В. > Др. > Листья

Примечания: 1. В скобках указан возраст модельных деревьев. Сокращения: Т.К. — тонкие корни (< 3 мм в диаметре); Т.К.-Др. — древесина толстых корней; Т.К.-К. — кора толстых корней; Т.В. — тонкие ветви; К. — кора ствола; Др. — древесина ствола.

2. **Полужирным курсивом** выделены метаболически наиболее активные ткани побегов (пояснения в тексте).

Table 1

Ranks of Zn and Cd relative distribution in the structural components of tree species of the southern Meshchera and the translocation factors (TF) of metals from roots to shoots

Tree species	HM	TF	Ranks of relative distribution
<i>Pinus sylvestris</i> (61)*	Zn	1.146	C.R.-B. > Needles > F.R. > Br. > Bark > C.R.-W. > W.
	Cd	0.431	C.R.-B. > F.R. > Br. > Bark > Needles > W. > C.R.-W.
<i>Picea abies</i> (59)	Zn	0.361	Bark > C.R.-B. = F.R. > Br. > Needles > C.R.-W. > W.
	Cd	0.182	F.R. > C.R.-B. > Bark > Br. > W. > C.R.-W. > Needles
<i>Betula pendula</i> (55)	Zn	2.338	Leaf > Bark > C.R.-B. > Br. > F.R. > C.R.-W. > W.
	Cd	0.576	F.R. > C.R.-B. > Leaf > Br. > C.R.-W. > Bark > W.
<i>Populus tremula</i> (45)	Zn	1.727	Bark > Leaf > Br. > C.R.-B. > F.R. > C.R.-W. > W.
	Cd	1.173	Bark > Leaf > Br. = C.R.-B. > F.R. > C.R.-W. > W.
<i>Quercus robur</i> (81)	Zn	0.341	F.R. > C.R.-B. > Leaf > Br. > Bark > C.R.-W. > W.
	Cd	0.486	F.R. > C.R.-B. > Bark > Br. > Leaf > C.R.-W. > W.
<i>Alnus glutinosa</i> (57)	Zn	1.575	Bark > Br. > Leaf > Roots > W.
	Cd	0.312	Roots > Bark > Br. > W. > Leaf

Notes: (61)* — age of model trees. F.R. — fine roots (< 3 mm diameter); C.R.-W. — wood of coarse roots; C.R.-B. — bark of coarse roots; Br. — branches (1-2 years); Bark — stem bark; W. — stem wood. The metabolically active tissues of shoots are shown in **bold italics** (explanation in text).

Величина *TF* позволяет выявить не только общие закономерности, но и видовую специфику аккумуляции ТМ. Как следует из таблицы 1, максимальные значения *TF*Zn получены для березы и осины, что согласуется с результатами целого ряда исследований [5; 18; 19]. Береза и осина — «классические» гумидокатные виды, эволюция которых во влажных бореальных ландшафтах способствовала повышенному поглощению подвижных катионогенных элементов, в частности, Zn [20].

Таблица 2

Содержание Zn и Cd в минеральных почвах Южной Мещеры в сравнении с экологическими нормативами содержания металлов (ЭН*) для песчаных почв, мг/кг

Почва, форма металла (тип экстракции)		Zn	Cd
Дерново-подзолистые песчаные и супесчаные почвы Южной Мещеры	ААБ	1,473 (0,805—2,027)	0,059 (0,037—0,088)
	Вал.	25,237 (8,145—56,213)	0,113 (0,051—0,160)

Окончание табл. 2

Почва, форма металла (тип экстракции)	Zn	Cd
ЭН (песчаные почвы) [цит. по работе 21]	ААБ	6,0
	Вал.	165,0

* ЭН — верхний предел накопления элемента в почве данного типа при отсутствии техногенного загрязнения (с учетом типологических и региональных особенностей почвообразования). ЭН служит альтернативой традиционному гигиеническому нормированию на основе ПДК. Методику определения ЭН см. в работе [21].

Примечание. В скобках указан диапазон варьирования концентраций Zn и Cd в пределах участков почвенно-биогеохимического опробования. ААБ — подвижные формы металла (экстракция ацетатно-аммонийным буфером с pH — 4,8). Вал. — валовые несиликатные формы.

Table 2

Zn and Cd concentrations in the mineral soils of the southern Meshchera in comparison with the ecological standards (ES*) of HM concentrations for sandy soils, mg/kg

Soil, HM speciation (type of extraction)	Zn	Cd
Sod-podzolic sandy soils of the southern Meshchera	<i>mobile</i> (0.805—2.027)	1.473 (0.037—0.088)
	<i>gross</i> ¹ (8.145—56.213)	0.113 (0.051—0.160)
ES (sandy soils) [21]	<i>mobile</i>	6.0
	<i>gross</i> ²	165.0

Notes: * Ecological standard (ES) represents the maximum threshold of the element accumulation in this soil type under absence of anthropogenic pollution (including typological and regional peculiarities of soil formation). ES is an alternative to traditional hygienic regulation based on MPC. The method of ES determination is presented in the research work [21].

The range of variation of Zn and Cd concentrations within the study area is shown in parentheses.

HM soil speciation: *mobile* — extraction with ammonium acetate buffer, pH 4.8; *gross* — extraction with mixture of concentrated nitric, hydrochloric, sulfur acids and hydrogen peroxide according to Rinķis (¹) or extraction with aqua regia (²).

Примечательно, что для двух древесных пород — дуба и ели — *TFZn* меньше 1, что более типично для токсичного Cd. Поскольку содержание Zn в почвах Мещеры ниже установленного для песчаных почв экологического норматива (табл. 2), такие значения *TFZn* не могут быть объяснены проявлением барьерной функции корня в отношении эссенциального элемента в условиях его высоких почвенных концентраций, а связаны исключительно с особенностями данных древесных пород. Согласно работе [22], концентрации Zn и Cd в листьях каменного дуба (*Quercus ilex*) не отражают доступные почвенные уровни данных ТМ, по-видимому, из-за важных механизмов избегания их поглощения корнями или из-за низких темпов транслокации ТМ в листья. Так как, согласно полученным авторами данным, концентрация Zn в листьях дуба в среднем в 8, а в тонких корнях — в 1,5—1,8 раз меньше, чем в соответствующих органах березы, блокирование транспорта Zn у дуба осуществляется на двух уровнях: транслокации в надземную фитомассу (более значимо) и корневого поглощения. Отметим, что дуб — это ариданитный вид; эволюция его мембранных транспортеров происходила в условиях дефицита доступных для поглощения двухвалентных катионов. Это спо-

собствовало, во-первых, развитию высокоаффинных транспортных систем в отношении Zn и, во-вторых, слабой избирательности поглощения Zn в сравнении с Cd (на это указывают близкие величины TF для данных элементов в табл. 1, а также минимальные, по сравнению с другими древесными породами, значения $DFZn/Cd$: см. далее в табл. 3).

Ель, в отличие от дуба — гумидокатный вид, избирательно поглощающий Zn ($TFZn$ больше $TFCd$ почти в 2 раза — табл. 1). Однако $TFZn < 1$, а также минимальное значение $TFCd$ свидетельствуют о повышенной чувствительности ели к данным ТМ. Авторский вывод подтверждается результатами А.Н. Österås [23], в соответствии с которыми ель обыкновенная признана видом, наиболее чувствительным к элементу Cd (по сравнению с сосной и березой). Еще одним индикатором гиперчувствительности ели к Cd является тот факт, что минимальные концентрации данного металла обнаружены не в древесине, что вполне ожидаемо в связи с ее низкой зольностью, а в хвое (табл. 1). Известно, что чувствительность растений к ТМ зависит от взаимосвязанной сети молекулярных и физиологических механизмов [12], в частности, степень толерантности к Cd коррелирует с присущими уровнями глутатиона и клеточной способностью синтезировать тиоловые компоненты [7], в первую очередь, фитохелатины [12; 24]. Фитохелатины — низкомолекулярные пептиды, способные благодаря наличию SH-групп связывать тяжелые металлы, в первую очередь, Cd^{2+} и Hg^{2+} [25]. Однако несмотря на то, что синтез фитохелатинов неотъемлемая часть программы ответа клетки на поступление ТМ, прямая зависимость между уровнем фитохелатинов в клетках, с одной стороны, и их устойчивостью к ТМ, а также содержанием их ионов в органах, с другой стороны, отсутствует [3; 26]. В этой связи становится очевидным, что для объяснения устойчивости растения к тому или иному ТМ одной лишь информации об уровне тиоловых соединений и их метаболизме в растительном организме недостаточно, а необходимы детальные сведения о механизмах металлического гомеостаза в контексте всех катионов и их концентраций [27; 28].

Как следует из таблицы 1, единственной древесной породой, накапливающей Cd в надземных органах, в том числе в листьях, в повышенном количестве, является осина ($TFCd > 1$). О фитоэкстракционных свойствах растений семейства *Salicaceae* хорошо известно [5; 29]. Примечательно, что именно для осины ряды относительного распределения Zn и Cd по фракциям фитомассы идентичны. При этом, отличие в распределении данных элементов в фитомассе других видов, помимо преимущественной аккумуляции Cd в корнях, наиболее характерно соотношение концентраций в системе «тонкие ветви — фотосинтезирующие органы».

Согласно работе [5], концентрации Zn в листьях деревьев, как правило, больше, чем в ветвях, в то время как для Cd характерна обратная закономерность. При этом у видов, слабо накапливающих Zn, его распределение между ветвями и листьями подобно распределению Cd. Такая тенденция — преимущественная аккумуляция в ветвях как Cd, так и Zn — характерна для ели и ольхи (см. табл. 1). Более высокие концентрации Cd в листьях, чем в ветвях, возможны, по работе [5], лишь в случае сильных аккумуляторов данного металла. Последняя законо-

мерность в нашем случае характерна для гумидокатных осины и березы. При этом «классическая» последовательность, индицирующая биофильность Zn и токсичность Cd (ветви/листья < 1 для цинка и > 1 для кадмия), выполняется для сосны и дуба. Сосна, приспособленная к обитанию на песках и других субстратах с низкой водоудерживающей способностью, как и дуб, — ариданитный вид [20], умеренно накапливающим Zn и избегающим высоких концентраций Cd в надземной фитомассе.

Полученные данные позволяют предположить, что селективность транспортных систем древесных растений по отношению к Cd увеличивается в направлении: корни < тонкие ветви < фотосинтезирующие органы, что связано с необходимостью защиты фотосинтетического аппарата. Существенно большая избирательность мембранного транспорта в побегах, чем в корнях, находит отражение в результатах корреляционного анализа: наиболее высокая положительная корреляция (+0,823) установлена между рядами средних концентраций Cd и Zn в подземных органах растений, что согласуется с известным фактом широкой субстратной специфичности транспортеров корней [12]. При этом корреляция в концентрациях Cd и Zn для фракций надземной фитомассы снижена (+0,685).

Отметим, что повышенная избирательность транспортных систем побегов к биофильным элементам установлена, например, для K: согласно работе [13], в клетках листьев растений идентифицированы различные K-каналы, избирательно транспортирующие K и блокирующиеся микромолярными концентрациями его геохимического аналога — токсичного ^{137}Cs . При этом поглощение данных элементов корнями намного менее избирательно: ^{137}Cs поступает в корень по K-транспортным системам. По-видимому, использование в значительной мере неселективного корневого поглощения ионов с последующей «тонкой настройкой» (повышением селективности) механизмов их трансмембранного транспорта, включая эффективное комплексообразование с лигандами и изоляцию в вакуоли, энергетически более выгодно, чем создание высокоизбирательных транспортных систем на уровне корня. Кроме того, нельзя не учитывать также еще одно возможное преимущество неселективного ионного поглощения: при дефиците какого-либо эссенциального металла некоторые из его функций могут выполняться другими поглощенными элементами, как, например, в случае с некоторыми металлопротеинами [28]. При этом замена Zn на Cd в ферменте карбоангидраза диатомеи *Thalassiosira weissflogii* с сохранением его энзиматической функции — это уникальный пример в биологии [27]; как правило, замена осуществляется эссенциальными, а не токсичными элементами. В то же время очевидный минус неселективности корневого поглощения состоит в вероятности рисков нарушения гомеостаза важнейших элементов.

В таблице 3 приведены значения коэффициента дискриминации ($DF_{\text{Zn/Cd}}$) для биообъектов подтаежных сообществ Южной Мещеры. Подчеркнем, что ряд особенностей распределения двух элементов — геохимических аналогов по фракциям фитомассы древесных растений уже был отмечен авторами ранее в связи с анализом TF и рядов относительного распределения Zn и Cd. Поэтому при анализе значений DF остановимся лишь на наиболее важных моментах.

Таблица 3

Коэффициенты дискриминации Zn/Cd (DF) в биообъектах подтаежных сообществ Южной Мещеры как индикатор избирательности биологического поглощения Zn по сравнению с Cd

Древесная порода	Фракция фитомассы	DF	Древесная порода	Фракция фитомассы	DF
<i>Pinussylvestris</i> (61)	Древесина	0,678	<i>Populus tremula</i> (45)	Древесина	6,182
	Кора	0,643		Кора	10,824
	Тонкие ветви	2,142		Тонкие ветви	10,081
	Хвоя	6,107		Листья	10,283
	Т.К.- древ.	1,187		Т.К. — древ.	2,505
	Т.К. — кора	3,011		Т.К. — кора	4,378
	Тонкие корни	2,296		Тонкие корни	3,173
<i>Piceaabies</i> (59)	Древесина	0,444	<i>Quercusrobur</i> (81)	Древесина	2,618
	Кора	6,885		Кора	0,606
	Тонкие ветви	3,576		Тонкие ветви	2,491
	Хвоя	5,321		Листья	2,766
	Т.К.- древ.	2,633		Т.К. — древ.	0,809
	Т.К. — кора	4,809		Т.К. — кора	1,893
	Тонкие корни	4,520		Тонкие корни	3,946
<i>Betulapendula</i> (55)	Древесина	1,949	<i>Alnus glutinosa</i> (57)	Древесина	1,120
	Кора	10,162		Кора	7,572
	Тонкие ветви	4,885		Тонкие ветви	7,826
	Листья	7,156		Листья	13,161
	Т.К.- древ.	6,458		Корни (без разделения на фракции)	2,607
	Т.К. — кора	13,975			
	Тонкие корни	6,858			

Примечания: 1. См. примечания к таблице 1. 2. Курсивом выделены значения $DF < 1$, **полужирным курсивом** — значения $DF > 5$ (пояснения в тексте).

Table 3

Discrimination factors Zn/Cd (DF) for the structural components of the tree species of forest ecosystems as indicator of the selectivity of Zn biological absorption compared to Cd

Tree species	Fraction of phytomass	DF	Tree species	Fraction of phytomass	DF
<i>Pinussylvestris</i> (61)	Stem wood	0.678	<i>Populus tremula</i> (45)	Stem wood	6.182
	Stem bark	0.643		Stem bark	10.824
	Branches	2.142		Branches	10.081
	Needles	6.107		Leaves	10.283
	C.R.-W.	1.187		C.R.-W.	2.505
	C.R.-B.	3.011		C.R.-B.	4.378
	Fine roots	2.296		Fine roots	3.173
<i>Piceaabies</i> (59)	Stem wood	0.444	<i>Quercusrobur</i> (81)	Stem wood	2.618
	Stem bark	6.885		Stem bark	0.606
	Branches	3.576		Branches	2.491
	Needles	5.321		Leaves	2.766
	C.R.-W.	2.633		C.R.-W.	0.809
	C.R.-B.	4.809		C.R.-B.	1.893
	Fine roots	4.520		Fine roots	3.946

Tree species	Fraction of phytomass	DF	Tree species	Fraction of phytomass	DF
<i>Betula pendula</i> (55)	Stem wood	1.949	<i>Alnus glutinosa</i> (57)	Stem wood	1.120
	Stem bark	10.162		Stem bark	7.572
	Branches	4.885		Branches	7.826
	Leaves	7.156		Leaves	13.161
	C.R.-W.	6.458		Roots	2.607
	C.R.-B.	13.975			
Fine roots	6.858				

Notes: see notes to table 1. Values *DF* < 1 are shown in *italics*; values *DF* > 5 are shown in **bolditalics** (explanation in text).

Во-первых, осина и береза, несмотря на значительную аккумуляцию как Zn, так и Cd в надземной фитомассе, характеризуются максимальной избирательностью накопления Zn (*DF* > 5 для большинства фракций). Согласно работе [8], в листьях и стволе *Populustremulax P. alba* при внесении избыточного количества Cd в почву существенно — на 66% и 127% соответственно — увеличилась концентрация Zn, хотя его почвенный уровень оставался неизменным. Повышенное биопоглощение Zn в условиях избытка доступного Cd может, таким образом, служить защитным механизмом против токсического действия последнего, предотвращая его связывание с биомолекулами.

Во-вторых, кора древесных пород подтайги выполняет функцию балласта в отношении избытка поглощенных металлов. При этом для гумидокатных пород — березы, осины, ольхи и ели — кора выступает в качестве важного аккумулятора Zn (*DF* >> 1). Повышенное накопление Zn в старых тканях, в том числе в коре, отмечалось для *Populustremulax P. alba* в экспериментальных условиях при внесении избыточного количества Zn в почву [8]. Кора ариданитных видов (сосны и дуба), напротив, аккумулирует преимущественно Cd (*DF* < 1).

В-третьих, типичным органом, выполняющим барьерную функцию в отношении Cd, служит древесина ствола: величины *DF* для данной фракции фитомассы, как правило, имеют минимальное значение. Главными компонентами древесины, способными связывать катионы, являются вещества клеточных стенок — пектины, гемицеллюлозы и лигнин [23]. При этом катионообменную способность клеточных стенок обуславливают отрицательные заряды карбоксильных групп, в том числе, -COOH группы D-галактуроновых кислот, составляющих основу полимерной цепи пектинов [30]. Сродство ионов металлов к клеточным стенкам зависит от происхождения пектина: пектиновые кислоты различных растений могут иметь разную степень метилирования, что влияет на количество гидроксильных групп, способных связываться с элементами [16]. Поэтому конкурентная способность металлов в отношении их сродства к материалу клеточных стенок может варьировать в зависимости от вида растений или концентрации металла. В работе [16] приводятся несколько возможных вариантов предпочтения связывания металлов: $Al^{3+} > Cu^{2+} > Pb^{2+} > Zn^{2+} = Ca^{2+}$; $Cu^{2+} = Pb^{2+} > Cd^{2+} = Zn^{2+} > Ca^{2+}$; $Pb^{2+} > Cu^{2+} > Zn^{2+} > Cd^{2+}$. Из приведенных последовательностей,

а также материалов работы [23] следует, что сродство к клеточным стенкам токсичного Cd, как правило, подобно биофильному Zn, и это — один из наиболее характерных примеров сходства в поведении элементов — геохимических аналогов в растительном организме. При этом закономерен вопрос о причинах преимущественной аккумуляции в древесине именно Cd.

По-видимому, барьерная функция древесины в отношении Cd связана со спецификой транспортной формы данного элемента в ксилемном соке. По работе [23], транслокация катионов металлов из корней в надземные органы может быть увеличена, если транспортируемые катионы формируют комплексы с органическими веществами, так как при этом уменьшается их сродство к отрицательным зарядам полигалактуроновых кислот клеточных стенок. К настоящему времени считается установленным [12], что большая часть Cd в ксилемном соке растений присутствует в ионной форме. Zn в ксилемном соке может перемещаться как в форме свободного иона, так и в комплексе с низкомолекулярными лигандами, что предотвращает его связывание с компонентами клеточных стенок ксилемы [27; 31]. В этой связи встает вопрос о соотношении транспортных форм Zn и Cd в ксилемном соке. В работе [24] установлено, что в ксилемном соке клещевины (*Ricinus communis*) только малая часть Cd (менее 10%) связывалась с определенными тиоловыми соединениями, по-видимому, с глутатионом. Оставшаяся доля (более 90%) мигрировала в форме свободного иона Cd²⁺. При этом доля Zn, присутствовавшего в ксилемном соке клещевины в ионной форме, составляла около 50%. Если подобные соотношения ксилемных форм Zn и Cd характерны для рассматриваемых древесных пород, то ксилемный транспорт Cd преимущественно в форме свободного иона — это, по-видимому, основная причина его приоритетного связывания с материалом клеточных стенок.

Примечательно, что среди всех изученных авторами видов барьерная функция стволовой древесины в отношении Cd не характерна для осины ($DF = 6,182$ — табл. 3). Ранее уже отмечался ряд особенностей в локализации Zn и Cd в фитомассе осины, что принципиально отличает ее от других видов. В частности, величина $TFCd$ для осины больше 1, что позволяет сделать вывод о тенденции гипераккумуляции данного элемента. Хотя осина не является гипераккумулятором Cd в «классическом» понимании [32; 33], определенное тождество здесь несомненно.

Как показано ранее, возможность аккумуляции избыточного количества металла в надземных органах растений, в том числе в листьях гипераккумуляторов, тесно связана со спецификой транспортной формы элемента в ксилемном соке. Преобладающей транспортной формой металлов в случае гипераккумуляторов, по-видимому, служат комплексы с органическими лигандами [12]. Из-за их низкого, по сравнению со свободными ионами, сродства к материалу клеточных стенок они, очень ограниченно поглощаясь тканями ксилемы, в основном поступают в листья. Экспериментально показано, что подавление экспрессии гена, кодирующего синтез хелатора Zn в ксилемном соке, приводит к существенному уменьшению транслокации данного металла из корней в побеги в гипераккумуляторе Zn *Arabidopsis halleri* [34].

В этой связи примечателен тот факт, что, согласно работе [35], концентрации глутатиона (важного хелатора Cd в ксилемном и флоэмном соке [23]) в ксилемном соке тополя (*Populusx Canadensis*) (0,1–13 мкМоль/л) были существенно выше, чем содержание любых тиоловых соединений в ксилемном соке бука (до 3 мкМоль/л), ели (до 3 мкМоль/л) или ивы (до 6 мкМоль/л). Возможно, повышенное хелатирование Cd в ксилемном соке растений рода *Populus*, связанное с особенностями метаболизма тиоловых соединений, — это причина снижения барьерной функции древесины осины по отношению к Cd.

Второстепенным компонентом древесины, который также содержит карбоксильные группы и может связывать катионы, повышая ионообменную емкость древесины, являются экстрактивные вещества, к которым относятся свободные жирные кислоты и смоляные кислоты [23]. Они сконцентрированы, главным образом, в смоляных каналах и в клетках лучевой паренхимы. В этой связи закономерным представляется тот факт, что минимальные величины *DF* получены для древесины хвойных пород — ели и сосны (см. табл. 3). Их аккумулирующая способность в отношении Cd повышается, по-видимому, именно за счет дополнительной ионообменной емкости карбоксильных групп смоляных кислот.

Заключение

Таким образом, распределение элементов — геохимических аналогов — биофильного Zn и токсичного Cd — в фитомассе древесных видов подтаежных сообществ Южной Мещеры достаточно контрастно. При почвенных концентрациях данных металлов, близких к фоновым, мощным регулятором их миграции служит растительность.

На уровне целого растения, ткани или клетки излишки металлов, как правило, локализованы в метаболически менее активных органах, тканях или клеточных компартментах [16]. В настоящей работе показана возможность использования ряда показателей — рядов относительного распределения, коэффициентов транслокации и дискриминации — для выявления специфики поведения Zn и Cd в тканях древесных растений. При этом к наиболее общим закономерностям можно отнести: 1) активную транслокацию Zn в надземные органы и существенную аккумуляцию Cd в тканях корней; 2) повышение селективности транспортных систем древесных растений по отношению к Cd в направлении: корни < тонкие ветви < фотосинтезирующие органы, что связано с необходимостью защиты фотосинтетического аппарата; 3) аккумуляцию избытка поглощенных металлов в коре гумидокатных (Zn) и ариданитных (Cd) видов; 4) барьерную функцию древесины в отношении Cd, обусловленную его преимущественным ксилемным транспортом в форме свободного иона Cd²⁺.

Однако указанные закономерности не универсальны и могут существенно варьировать в зависимости от видовой специфики растений. Наиболее ярким примером является осина, накапливающая высокие концентрации Zn и Cd в фотосинтезирующих органах. Распределение данных элементов в фитомассе осины связано не только с ее гумидокатностью и спецификой мембранных транспортных систем, но и с особенностями метаболизма тиоловых соединений, что свидетельствует о сложности механизма металлического гомеостаза в растениях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1] Волков С.Н. Геохимическая эволюция кадмия в естественном и техногенном циклах миграции // Техногенез и биохимическая эволюция таксонов биосферы. Тр. Биогеохим. лаб. Т. 24. М.: Наука, 2003. С. 113–141.
- [2] Бингам Ф.Т., Коста М., Эйхенбергер Э. Некоторые вопросы токсичности ионов металлов / под ред. Х. Зигеля, А. Зигель. М.: Мир, 1993. 368 с.
- [3] Серегин И.В. Распределение тяжелых металлов в растениях и их действие на рост: дисс. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 333 с.
- [4] Deram A., Denayer F.-O., Petit D., Haluwyn C.V. Seasonal variations of cadmium and zinc in *Arrhenatherum elatius*, a perennial grass species from highly contaminated soils // Environmental Pollution. 2006. Vol. 140. № 1. P. 62–70. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envpol.2005.06.025>
- [5] Brekken A., Steinnes E. Seasonal concentrations of cadmium and zinc in native pasture plants: consequences for grazing animals // Science of the Total Environment. 2004. Vol. 326. № 1–3. P. 181–195. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2003.11.023>
- [6] Waters B.M., Grusak M.A. Whole-plant mineral partitioning throughout the life cycle in *Arabidopsis thaliana* ecotypes Columbia, Landsberg erecta, Cape Verde Islands, and the mutant line *ysl1ysl3* // New Phytologist. 2008. Vol. 177. № 2. P. 389–405. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02288.x>
- [7] Liu W., Ni J., Zhou Q. Uptake of heavy metals by trees: prospects for phytoremediation // Materials Science Forum. 2013. Vols. 743–744. P. 768–781. <http://dx.doi.org/10.4028/www.scientific.net/msf.743-744.768>
- [8] Durand T.C., Baillif P., Albéric P., Carpin S., Label P., Hausman J.-F., et al. Cadmium and zinc are differentially distributed in *Populus tremula* x *P. alba* exposed to metal excess // Plant Biosystems — An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology. 2011. Vol. 145. № 2. P. 397–405. <http://dx.doi.org/10.1080/11263504.2011.567787>
- [9] Природа Рязанской области / под ред. В.А. Кривцова. Рязань: Рязанский государственный университет им. С.А. Есенина, 2008. 407 с.
- [10] Jing Y., Cui H., Li T., Zhao Z. Heavy metal accumulation characteristics of Nepalese alder (*Alnus nepalensis*) growing in a lead-zinc spoil heap, Yunnan, southwestern China // iForest — Biogeosciences and Forestry. 2014. Vol. 7. № 4. P. 204–208. <http://dx.doi.org/10.3832/ifer1082-007>
- [11] Álvarez-Fernández A., Díaz-Benito P., Abadía A., López-Millán A.-F., Abadía J. Metal species involved in long distance metal transport in plants // Frontiers in plant science. 2014. Vol. 5. № 105. <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2014.00105>
- [12] Conn S., Gilliam M. Comparative physiology of elemental distributions in plants // Annals of Botany. 2010. Vol. 105. № 7. P. 1081–1102. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcq027>
- [13] Zhu Y.-G., Smolders E. Plant uptake of radiocaesium: a review of mechanisms, regulation and application // Journal of Experimental Botany. 2000. Vol. 51. № 351. P. 1635–1645. <http://dx.doi.org/10.1093/jexbot/51.351.1635>
- [14] Kitagishi K., Obata H. Effects of zinc deficiency on the nitrogen metabolism of meristematic tissues of rice plants with reference to protein synthesis // Soil Science and Plant Nutrition. 1986. Vol. 32. № 3. P. 397–405. <http://dx.doi.org/10.1080/00380768.1986.10557520>
- [15] Marschner P., editor. Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants. 3rd ed. Adelaide: School of Agriculture, Food and Wine, the University of Adelaide Australia, 2012. 672 p.
- [16] Brunner I., Luster J., Gunthardt-Goerg M.S., Frey B. Heavy metal accumulation and phytostabilisation potential of tree fine roots in a contaminated soil // Environmental Pollution. 2008. Vol. 152. № 3. P. 559–568. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envpol.2007.07.006>
- [17] Bellegheem F.V., Cuypers A., Semane B., Smeets K., Vangronsveld J., d'Haen J., et al. Subcellular localization of cadmium in roots and leaves of *Arabidopsis thaliana* // New Phytologist. 2007. Vol. 173. № 3. P. 495–508. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01940.x>
- [18] Кривцов В.А., Тобратов С.А., Водорезов А.В., Комаров М.М., Железнова О.С., Соловьева Е.А. Природный потенциал ландшафтов Рязанской области. Рязань: Рязанский государственный университет им. С.А. Есенина, 2011. 768 с.

- [19] *Hagen-Thorn A., Stjernquist I.* Micronutrient levels in some temperate European tree species: a comparative field study // *Trees*. 2005. Vol. 19. № 5. P. 572–579. <http://dx.doi.org/10.1007/s00468-005-0416-5>
- [20] *Тобратов С.А., Попов В.И., Попова А.В.* Факторы и закономерности миграции тяжелых металлов в лесных геосистемах Рязанского региона // *Материалы регион. науч.-практич. Конф. «Вопросы региональной географии и геоэкологии»* / под ред. В.А. Кривцова. Рязань: Рязанский государственный университет им. С.А. Есенина, 2007. С. 84–114.
- [21] *Tobratov S.A., Zheleznova O.S., Krivtsov V.A.* Critical loads-based ecological control of heavy metal deposition in natural and anthropogenic ecosystems: trial study // *International Journal of Biology, Pharmacy and Allied Sciences*. 2016. Vol. 5. № 11. P. 3013–3028.
- [22] *Domínguez M.T., Madrid F., Marañón T., Murillo J.M.* Cadmium availability in soil and retention in oak roots: Potential for phytostabilization // *Chemosphere*. 2009. Vol. 76. № 4. P. 480–486. <http://dx.doi.org/10.1016/j.chemosphere.2009.03.026>
- [23] *Österås A.H.* Interactions between calcium and heavy metals in Norway spruce. Accumulation and binding of metals in wood and bark: dissertation. Stockholm: Department of Botany, Stockholm University, 2004. 52 p.
- [24] *Hazama K., Nagata S., Fujimori T., Yanagisawa S., Yooneyama T.* Concentrations of metals and potential metal-binding compounds and speciation of Cd, Zn and Cu in phloem and xylem saps from castor bean plants (*Ricinus communis*) treated with four levels of cadmium // *Physiologia Plantarum*. 2015. Vol. 154. № 2. P. 243–255. <http://dx.doi.org/10.1111/ppl.12309>
- [25] *Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В.* Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2014. 194 с.
- [26] *Казнина Н.М., Титов А.Ф., Батова Ю.В.* Содержание непротеиновых тиолов в клетках корня дикорастущих многолетних злаков при действии кадмия и свинца // *Труды Карельского научного центра РАН*. 2014. № 5. С. 182–187.
- [27] *Sinclair S.A., Kramer U.* The zinc homeostasis network of land plants // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) — Molecular Cell Research*. 2012. Vol. 1823. № 9. P. 1553–1567. <http://dx.doi.org/10.1016/j.bbamcr.2012.05.016>
- [28] *Yruela I.* Copper in plants: acquisition, transport and interactions // *Functional Plant Biology*. 2009. Vol. 36. № 5. P. 409–430. <http://dx.doi.org/10.1071/fp08288>
- [29] *Capuana M.* Heavy metals and woody plants — biotechnologies for phytoremediation // *iForest — Biogeosciences and Forestry*. 2011. Vol. 4. № 1. P. 7–15. <http://dx.doi.org/10.3832/ifer0555-004>
- [30] Хелдт Г.-В. Биохимия растений / под ред. А.М. Носова, В.В. Чуба. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2011. 471 с.
- [31] *Bouain N., Shahzad Z., Rouached A., Khan G.A., Berthomieu P., Abdelly C., et al.* Phosphate and zinc transport and signalling in plants: towards a better understanding of their homeostasis interaction // *Journal of Experimental Botany*. 2014. Vol. 65. № 20. P. 5725–5741. <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/eru314>
- [32] *Maestri E., Marmiroli M., Visioli G., Marmiroli N.* Metal tolerance and hyperaccumulation: Costs and trade-offs between traits and environment // *Environmental and Experimental Botany*. 2010. Vol. 68. № 1. P. 1–13. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.10.011>
- [33] *Sofó A., Scopa A., Remans T., Vangronsveld J., Cuypers A.* Biochemical and functional responses of *Arabidopsis thaliana* exposed to cadmium, copper and zinc // *The plant family Brassicaceae: contribution towards phytoremediation*. Anjum N.A., editor. 2012. Vol. 21. P. 239–263. http://dx.doi.org/10.1007/978-94-007-3913-0_9
- [34] *Cappa J.J., Pilon-Smits E.A.H.* Evolutionary aspects of elemental hyperaccumulation // *Planta*. 2014. Vol. 239. № 2. P. 267–275. <http://dx.doi.org/10.1007/s00425-013-1983-0>
- [35] *Schneider A., Kreuzwieser J., Schupp R., Sauter J.J., Rennenberg H.* Thiol and amino acid composition of the xylem sap of poplar trees (*Populus x canadensis* ‘robusta’) // *Canadian journal of botany*. 1994. Vol. 72. № 3. P. 347–351. <http://dx.doi.org/10.1139/b94-046>

История статьи:

Дата поступления в редакцию: 14.11.2016

Дата принятия к печати: 30.01.2017

Для цитирования:

Железнова О.С., Черных Н.А., Тобратов С.А. Цинк и кадмий в фитомассе древесных растений лесных экосистем: закономерности транслокации, аккумуляции и барьерных механизмов // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2017. Т. 25. № 2. С. 253–270.

Сведения об авторах:

Железнова Ольга Сергеевна — аспирант 2 курса экологического факультета Российского университета дружбы народов; техник-лаборант кафедры физической географии и методики преподавания географии Рязанского государственного университета имени С.А. Есенина. E-mail: Zheleznova_rzn@mail.ru

Черных Наталья Анатольевна — доктор биологических наук, профессор; заведующая кафедрой судебной экологии с курсом экологии человека Российского университета дружбы народов. E-mail: natchernykh63@mail.ru

Тобратов Сергей Анатольевич — кандидат биологических наук, руководитель лаборатории геохимии ландшафтов при кафедре физической географии и методики преподавания географии Рязанского государственного университета имени С.А. Есенина, доцент. E-mail: tobratovsa@mail.ru

ZINC AND CADMIUM IN TREE SPECIES OF FOREST ECOSYSTEMS: PATTERNS OF TRANSLOCATION, ACCUMULATION AND BARRIER MECHANISMS

O.S. Zheleznova^{1,2}, N.A. Chernykh¹, S.A. Tobratov²

¹ Peoples' Friendship University of Russia
Miklukho-Maklaya str., 6, Moscow, Russia, 117198

² Ryazan State University S.A. Esenin
ul. Svobody, 46, Ryazan, Russia, 390000

This paper has been devoted to the problem of zinc and cadmium accumulation and distribution in the tree organs (on the example of forest ecosystems in the center of the East European plain). Using the translocation and discrimination factors it has been found that zinc as a rule translocated to the aboveground tree phytomass while cadmium was located to a greater extent within the roots. It has been found that the selectivity of the membrane transport systems of plants increased toward photosynthetic organs. It has been shown that the main reason of high cadmium accumulation in the

stem wood is predominant cadmium xylem transport in the form of free ion Cd^{2+} . In addition it has been found some aspects of species-specific accumulation of zinc and cadmium in tree species, associated with their geochemical specialization and peculiarities of the thiol compounds metabolism.

Key words: tree species, translocation and discrimination factors, humidocationic plant species, barrier function of organs, selectivity of membrane transport systems

REFERENCES

- [1] Volkov S.N. Geokhimicheskaya evolyutsiya kadmiya v estestvennom i tekhnogennom tsiklakh migratsii. *Tekhnogenez i biokhimicheskaya evolyutsiya taksonov biosfery*. Tr. Biogeokhim. lab. Moscow: Nauka, 2003; 24: 113—141. (In Russ.).
- [2] Bingam F.T., Kosta M., Eikhenberger E. *Nekotorye voprosy toksichnosti ionov metallov*. Zigel' Kh, Zigel' A, editors. Moscow: Mir, 1993. (In Russ.).
- [3] Seregin IV. *Raspredelenie tyazhelykh metallov v rasteniyakh i ikh deistvie na rost* [dissertation]. Moscow, 2009. (In Russ.).
- [4] Deram A., Denayer F.-O., Petit D., Haluwyn C.V. Seasonal variations of cadmium and zinc in *Arrhenatherum elatius*, a perennial grass species from highly contaminated soils. *Environmental Pollution*. 2006, 140 (1): 62—70. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envpol.2005.06.025>
- [5] Brekken A., Steinnes E. Seasonal concentrations of cadmium and zinc in native pasture plants: consequences for grazing animals. *Science of the Total Environment*. 2004, 326 (1-3): 181—195. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2003.11.023>
- [6] Waters B.M., Grusak M.A. Whole-plant mineral partitioning throughout the life cycle in *Arabidopsis thaliana* ecotypes Columbia, Landsberg erecta, Cape Verde Islands, and the mutant line *ysl1ysl3*. *New Phytologist*. 2008; 177 (2): 389—405. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02288.x>
- [7] Liu W., Ni J., Zhou Q. Uptake of heavy metals by trees: prospects for phytoremediation. *Materials Science Forum*. 2013; 743—744: 768—781. <http://dx.doi.org/10.4028/www.scientific.net/msf.743-744.768>
- [8] Durand T.C., Baillif P., Albéric P., Carpin S., Label P., Hausman J.-F., et al. Cadmium and zinc are differentially distributed in *Populus tremula* x *P. alba* exposed to metal excess. *Plant Biosystems — An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*. 2011; 145 (2): 397—405. <http://dx.doi.org/10.1080/11263504.2011.567787>
- [9] Krivtsov V.A., editor. *Priroda Ryazanskoi oblasti*. Ryazan: Ryazanskii gosudarstvennyi universitet im. S.A. Esenina, 2008. (In Russ.).
- [10] Jing Y., Cui H., Li T., Zhao Z. Heavy metal accumulation characteristics of Nepalese alder (*Alnus nepalensis*) growing in a lead-zinc spoil heap, Yunnan, southwestern China. *iForest — Biogeosciences and Forestry*. 2014; 7 (4): 204—208. <http://dx.doi.org/10.3832/ifer1082-007>
- [11] Álvarez-Fernández A., Díaz-Benito P., Abadía A., López-Millán A.-F., Abadía J. Metal species involved in long distance metal transport in plants. *Frontiers in plant science*. 2014; 5 (105). <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2014.00105>
- [12] Conn S., Gilliam M. Comparative physiology of elemental distributions in plants. *Annals of Botany*. 2010; 105 (7): 1081—1102. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcq027>
- [13] Zhu Y.-G., Smolders E. Plant uptake of radiocaesium: a review of mechanisms, regulation and application. *Journal of Experimental Botany*. 2000; 51 (351): 1635—1645. <http://dx.doi.org/10.1093/jexbot/51.351.1635>
- [14] Kitagishi K., Obata H. Effects of zinc deficiency on the nitrogen metabolism of meristematic tissues of rice plants with reference to protein synthesis. *Soil Science and Plant Nutrition*. 1986; 32 (3): 397—405. <http://dx.doi.org/10.1080/00380768.1986.10557520>
- [15] Marschner P., editor. *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*. 3rd ed. Adelaide: School of Agriculture, Food and Wine, the University of Adelaide Australia, 2012.

- [16] Brunner I., Luster J., Gunthardt-Goerg M.S., Frey B. Heavy metal accumulation and phytostabilisation potential of tree fine roots in a contaminated soil. *Environmental Pollution*. 2008; 152 (3): 559–568. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envpol.2007.07.006>
- [17] Belleghem F.V., Cuypers A., Semane B., Smeets K., Vangronsveld J., d'Haen J., et al. Subcellular localization of cadmium in roots and leaves of *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist*. 2007; 173 (3): 495–508. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01940.x>
- [18] Krivtsov V.A., Tobratov S.A., Vodoretzov A.V., Komarov M.M., Zheleznova O.S., Solov'eva E.A. *Prirodnyi potentsial landshaftov Ryazanskoi oblasti*. Ryazan: Ryazanskii gosudarstvennyi universitet im. S.A. Esenina, 2011. (In Russ.).
- [19] Hagen-Thorn A., Stjernquist I. Micronutrient levels in some temperate European tree species: a comparative field study. *Trees*. 2005; 19 (5): 572–579. <http://dx.doi.org/10.1007/s00468-005-0416-5>
- [20] Tobratov S.A., Popov V.I., Popova A.V. Faktory i zakonomernosti migratsii tyazhelykh metallov v lesnykh geosistemakh Ryazanskogo regiona. (Conference proceedings) Materialy regional'noi nauchno-prakticheskoi konferentsii «Voprosy regional'noi geografii i geoekologii». Krivtsov V.A., editor. Ryazan: Ryazanskii gosudarstvennyi universitet im. S.A. Esenina, 2007: 84–114. (In Russ.).
- [21] Tobratov S.A., Zheleznova O.S., Krivtsov V.A. Critical loads-based ecological control of heavy metal deposition in natural and anthropogenic ecosystems: trial study. *International Journal of Biology, Pharmacy and Allied Sciences*. 2016; 5 (11): 3013–3028.
- [22] Domínguez M.T., Madrid F., Marañón T., Murillo J.M. Cadmium availability in soil and retention in oak roots: Potential for phytostabilization. *Chemosphere*. 2009; 76 (4): 480–486. <http://dx.doi.org/10.1016/j.chemosphere.2009.03.026>
- [23] Österås A.H. *Interactions between calcium and heavy metals in Norway spruce. Accumulation and binding of metals in wood and bark* [dissertation]. Stockholm: Department of Botany, Stockholm University, 2004.
- [24] Hazama K., Nagata S., Fujimori T., Yanagisawa S., Yooneyama T. Concentrations of metals and potential metal-binding compounds and speciation of Cd, Zn and Cu in phloem and xylem saps from castor bean plants (*Ricinus communis*) treated with four levels of cadmium. *Physiologia Plantarum*. 2015; 154(2): 243–255. <http://dx.doi.org/10.1111/ppl.12309>
- [25] Titov A.F., Kaznina N.M., Talanova V.V. *Tyazhelye metally i rasteniya*. Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN, 2014. (In Russ.).
- [26] Kaznina N.M., Titov A.F., Batova Yu.V. Soderzhanie neproteinovykh tiolov v kletkakh kornya dikorastushchikh mnogoletnikh zlakov pri deistvii kadmiya i svintsya. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN*. 2014; (5): 182–187. (In Russ.).
- [27] Sinclair S.A., Kramer U. The zinc homeostasis network of land plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Molecular Cell Research*. 2012; 1823 (9): 1553–1567. <http://dx.doi.org/10.1016/j.bbamcr.2012.05.016>
- [28] Yruela I. Copper in plants: acquisition, transport and interactions. *Functional Plant Biology*. 2009; 36 (5): 409–430. <http://dx.doi.org/10.1071/fp08288>
- [29] Capuana M. Heavy metals and woody plants — biotechnologies for phytoremediation. *iForest – Biogeosciences and Forestry*. 2011; 4 (1): 7–15. <http://dx.doi.org/10.3832/ifer0555-004>
- [30] Kheldt G.-V. *Biokhimiya rastenii*. Nosov A.M., Chub V.V., editors. Moscow: BINOM. Laboratoriya znanii, 2011. (In Russ.).
- [31] Bouain N., Shahzad Z., Rouached A., Khan G.A., Berthomieu P., Abdelly C., et. al. Phosphate and zinc transport and signalling in plants: towards a better understanding of their homeostasis interaction. *Journal of Experimental Botany*. 2014; 65 (20): 5725–5741. <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/eru314>
- [32] Maestri E., Marmioli M., Visioli G., Marmioli N. Metal tolerance and hyperaccumulation: Costs and trade-offs between traits and environment. *Environmental and Experimental Botany*. 2010; 68 (1): 1–13. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.10.011>

- [33] Sofo A., Scopa A., Remans T., Vangronsveld J., Cuypers A. Biochemical and functional responses of *Arabidopsis thaliana* exposed to cadmium, copper and zinc. *The plant family Brassicaceae: contribution towards phytoremediation*. Anjum N.A., editor. 2012; 21: 239–263. http://dx.doi.org/10.1007/978-94-007-3913-0_9
- [34] Cappa J.J., Pilon-Smits E.A.H. Evolutionary aspects of elemental hyperaccumulation. *Planta*. 2014; 239 (2): 267–275. <http://dx.doi.org/10.1007/s00425-013-1983-0>
- [35] Schneider A., Kreuzwieser J., Schupp R., Sauter J.J., Rennenberg H. Thiol and amino acid composition of the xylem sap of poplar trees (*Populus x canadensis* ‘robusta’). *Canadian journal of botany*. 1994; 72 (3); 347–351. <http://dx.doi.org/10.1139/b94-046>

Article history:

Received: 14.11.2016

Revised: 30.01.2017

For citation:

Zheleznova O.S., Chernykh N.A., Tobratov S.A. (2017) Zinc and cadmium in tree species of forest ecosystems: patterns of translocation, accumulation and barrier mechanisms. *RUDN Journal of Ecology and Life Safety*, 25 (2), 253–270.

Bio Note:

Zheleznova Olga Sergeevna — post-graduate student of the 2nd year of the ecological faculty of the Russian University of Peoples’ Friendship; Technician-laboratory assistant of the Department of Physical Geography and Methods of Teaching Geography of Ryazan State University named after S.A. Yesenin. E-mail: Zheleznova_rzn@mail.ru

Chernykh Natalia Anatolievna — Doctor of Biological Sciences, Professor; Head of the Department of Forensic Ecology with the course of human ecology of Peoples’ Friendship University of Russia. E-mail: chernykh_na@rudn.university

Tobratov Sergei Anatolievich — Candidate of Biological Sciences, Head of the Laboratory of Geochemistry of Landscapes at the Department of Physical Geography and Methods of Teaching Geography of Ryazan State University named after S.A. Yesenin, Associate Professor. E-mail: tobratovsa@mail.ru