

**ВНУТРИВИДОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ
(*Hordeum vulgare* L.) ПО УСТОЙЧИВОСТИ К ДЕЙСТВИЮ СВИНЦА****А.В. ДИКАРЕВ, В.Г. ДИКАРЕВ, Н.С. ДИКЕРЕВА, С.А. ГЕРАСЬКИН**

В условиях техногенного загрязнения фитотоксичность тяжелых металлов (ТМ) становится одним из факторов, ограничивающих урожайность и качество продукции у сельскохозяйственных культур. Важный этап в селекционных исследованиях — оценка внутривидового полиморфизма по устойчивости к действию техногенных факторов и анализ причин его формирования и поддержания. На сортах ярового ячменя Зазерский 85, Горинский и Челябинский 1 мы изучили влияние различных концентраций азотнокислого свинца $Pb(NO_3)_2$ (1,0; 1,5; 2,0; 2,5; 3,0; 3,5; 4,0; 4,5; 5,0 мг/мл) на рост ростков и корешков у проростков. Была выбрана тестирующая концентрация ТМ для исследования внутривидового полиморфизма ярового ячменя по устойчивости к действию этого токсиканта. Работа выполнена на сортах из мировой коллекции ВИР (Всероссийский НИИ растениеводства, г. Санкт-Петербург): 100 сортов — семена репродукции 2009 года, 36 сортов — репродукции 2008 года и 24 — 2010 года. Для анализа полиморфизма ячменя по устойчивости к свинцу сорта разбивали на классы с использованием правила Старджеса. При отборе чувствительных и устойчивых к действию свинца сортов руководствовались значением коэффициента депрессии. Самым устойчивым при оценке роста корешков оказался сорт Горинский, самым чувствительным — Зазерский 85. Действие свинца привело к смещению распределения 100 сортов в сторону меньших длин ростков, однако проверка по критерию Колмогорова-Смирнова не выявила значимых различий между эмпирическими распределениями ($D = 0,17 < D_{0,05} = 0,26$). Обнаружено негативное влияние высоких (более 4 мг/мл) концентраций свинца на морфологические показатели проростков. Большей чувствительностью обладали корешки. Установлена достоверная стимуляция прорастания семян у некоторых сортов при действии свинца в концентрации 1-2 мг/мл ($D = 0,29 > D_{0,05} = 0,26$). При этом сорта в первом и последнем классе различались по устойчивости к действию свинца в 2,0-4,5 раза (от полного подавления ростовых процессов до стимуляции). При анализе длины ростков, полученных из семян урожая 2008 и 2010 годов, не было выявлено достоверных отличий от контроля: соответственно $D = 0,167 < D_{0,05} = 0,434$ и $D = 0,125 < D_{0,05} = 0,531$. Также наблюдалась статистически недостоверная стимуляция прорастания семян: $D = 0,306 < D_{0,05} = 0,320$ и $D = 0,208 < D_{0,05} = 0,392$ (возможно, из-за меньшего числа изученных образцов). Воздействие свинца приводило к многочисленным изменениям морфологии корешков. На основании анализа морфологических показателей проростков выделены контрастные по устойчивости к изученному фактору сорта. Рассмотрены вероятные механизмы формирования различий в устойчивости сортов ячменя к действию тяжелых металлов.

Ключевые слова: свинец, ячмень, внутривидовой полиморфизм, контрастные сорта.

Техногенное загрязнение — значимый фактор дестабилизации природных и аграрных экологических систем. Ареалы техногенных выбросов вокруг промышленных предприятий охватывают 18 млн га, что составляет 1 % от общей площади Российской Федерации. Площадь загрязненного тяжелыми металлами почвенного покрова — 3,6 млн га. Более 1 млн га сельскохозяйственных угодий загрязнено особо токсичными элементами (I класс опасности), 2,3 млн га — токсичными (II класс опасности) (1). В этих условиях фитотоксичность ТМ становится одним из факторов, ограничивающих урожайность и качество продукции растениеводства.

Эффективное ведение сельского хозяйства в условиях техногенного загрязнения невозможно без создания сортов культурных растений, устойчивых к поллютантам и обеспечивающих получение продукции требуемого качества (2, 3). Важным этапом селекционных исследований становится оценка внутривидового полиморфизма основных сельскохозяйственных культур по устойчивости к действию техногенных факторов и анализ причин формирования и поддержания такого полиморфизма. Ячмень — ценная зерновая продовольственная и кормовая культура. В специальной литературе число работ, посвященных изучению различных аспектов действия ТМ на частоту цитогенетических нарушений (4, 5), антиоксидантную

активность (6), апоптоз (7), физиологические процессы у ячменя (8) и т.д. достаточно велико. Однако остаются неясными механизмы формирования у этой культуры устойчивости к ТМ, в том числе к свинцу — одному из главных загрязнителей водных и наземных экосистем (9-13).

Цель настоящей работы — анализ внутривидового полиморфизма у ярового двурядного ячменя по устойчивости к действию свинца.

Методика. В предварительном эксперименте 100 семян ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Зазерский 85 обрабатывали растворами азотнокислого свинца $Pb(NO_3)_2$ в концентрации 1,0; 2,0; 3,0; 4,0; 5,0; 6,0; 7,0; 8,0 и 9,0 мг/мл. Для уточнения полученных данных был проведен дополнительный опыт с семенами сортов Горинский и Челябинский 1. Испытывали концентрации $Pb(NO_3)_2$ 1,0; 1,5; 2,0; 2,5; 3,0; 3,5; 4,0; 4,5; 5,0 мг/мл. Для каждого сорта оценивали EC_{50} — концентрацию ТМ, при которой у проростков наблюдалось 50 % угнетение роста корешков или ростков. Значения этого показателя учитывали при сравнительной оценке устойчивости сортов к действию свинца.

Для дальнейших исследований использовали семена 100 сортов ярового ячменя урожая 2009 года, взятые из мировой коллекции Всероссийского НИИ растениеводства (бывший МОВИР, пос. Михнево, Московская обл.). Дополнительные эксперименты были проведены с семенами 36 сортов репродукции 2008 года и 24 сортов — 2010 года. Брали 100 семян для контрольного и столько же — для каждого экспериментального варианта. Семена проращивали в течение 7 сут в термостате при температуре 20 °С с применением рулонного метода (14). В контроле использовали деионизированную воду, в опыте — $Pb(NO_3)_2$ в концентрации 1,5 мг/мл. Определяли всхожесть, длину ростков и корешков, долю сильных проростков (зачаточный лист занимал больше половины длины coleoptilya), фиксировали морфологические нарушения. Проростки, у которых зачаточный лист занимал менее половины длины coleoptilya, считались слабыми. К слабым также относили проростки с неразвитыми корешками (корни не образовывали тройной вилки и имели длину менее 5 мм).

Для анализа полиморфизма ячменя по устойчивости к действию свинца сорта разбивали на классы с использованием правила Старджеса (цит. по 15):

$$k = 1 + 3,3 \lg n,$$

$$i = \frac{X_{\max} - X_{\min}}{k},$$

где n — объем выборки, k — число классов, $X_{\max/\min}$ — наибольшее/наименьшее значения параметра, i — ширина классового интервала. Номера классов росли в порядке увеличения устойчивости сортов.

При отборе чувствительных и устойчивых к действию свинца сортов руководствовались значением коэффициента депрессии (DC):

$$DC = \frac{MV_c - MV_d}{MV_c} \times 100 \%,$$

где MV_c — значение показателя в контрольном варианте, MV_d — значение показателя при концентрации свинца 1,5 мг/мл.

Величину DC рассчитывали для длины ростков, длины корешков, процента сильных и всхожих проростков. Затем все четыре величины суммировали. Если полученное значение оказывалось меньше 50, сорт признавали устойчивым, больше 100 — чувствительным. Если по результатам 2 лет сорт классифицировали как чувствительный, а сумма показателей 3-го года находилась в пределах 50-60, то есть оказывалась вблизи

границы диапазона значений противоположной группы, или по результатам 2 лет сорт классифицировали как устойчивый, а на 3-й год сумма показателей составляла 90-100, то такие сорта отбраковывали.

Для сравнения полученных результатов использовали критерии Колмогорова-Смирнова (16, 17) и Манна-Уитни (18). Все расчеты проводили с помощью программных пакетов Statistica v. 10.0 и MS Excel 2003.

Результаты. Длина корешков резко уменьшалась (рис. 1, А) уже при концентрации 1,0 мг/мл $Pb(NO_3)_2$. Для сорта Зазерский 85 EC_{50} составила 2,0 мг/мл (росток) и 1,0 мг/мл (корешок); для сорта Челябинский 1 — 2,5 мг/мл (росток) и 1,0 мг/мл (корешок); для сорта Горинский — 3,5 мг/мл (росток) и 1,5 мг/мл (корешок). То есть самым устойчивым оказался сорт Горинский, а самым чувствительным — Зазерский 85.

Начиная с дозы 4 мг/мл, происходило полное угнетение роста корней во всех вариантах. Снижение длины ростков было выражено существенно меньше (см. рис. 1, Б). При концентрации 1 мг/мл у двух сортов (Челябинский 1 и Горинский) наблюдалась достоверная ($p = 0,01$) стимуляция развития ростков. В работе Р. Soudek с соавт. (19) описан аналогичный эффект для семян льна при действии свинца. При дозе 2 мг/мл и более отмечалось подавление роста ростков. Подобные результаты получены также В.В. Талановой с соавт. (20).

На рисунке 2 представлено распределение 100 сортов ячменя по длине ростков и всхожести семян при действии $Pb(NO_3)_2$ в концентрации 1,5 мг/мл. В 1-й класс попали наиболее чувствительные сорта, в 8-й — самые устойчивые.

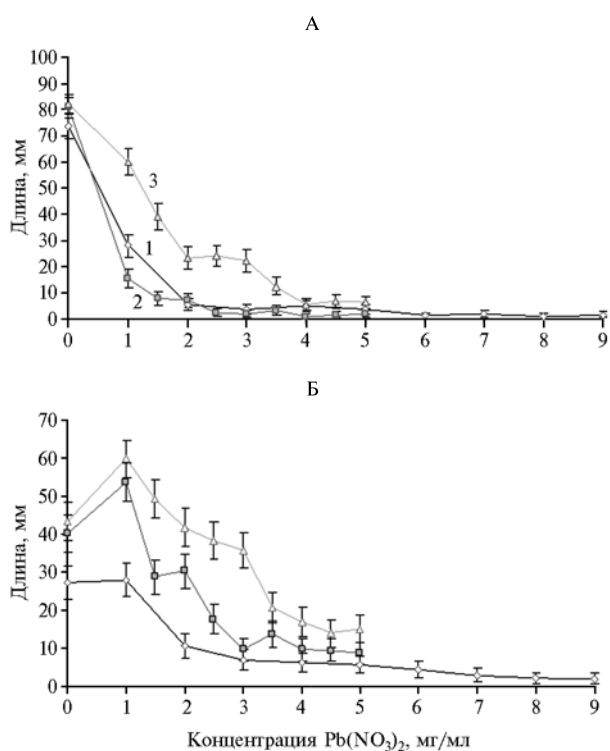


Рис. 1. Длина корешков (А) и ростков (Б) у сортов ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) при действии $Pb(NO_3)_2$ в разных концентрациях: 1 — Зазерский 85, 2 — Челябинский 1, 3 — Горинский (лабораторный опыт).

Распределение сортов по классам в контроле и опыте имело относительно плавный характер. Действие свинца привело к смещению распределения в сторону меньших длин ростков (см. рис. 2, А), но проверка по критерию Колмогорова-Смирнова не выявила значимых различий между эмпирическими распределениями ($D = 0,17 < D_{0,05} = 0,26$). Кривая, которая описывала длину ростков при действии свинца, отражала более равномерное распределение сортов по классам.

Кривая всхожести семян в присутствии ТМ смещалась вправо (см. рис. 2, Б). Кроме того, наблюдалась достоверная стимуляция прорастания семян ($D = 0,29 > D_{0,05} = 0,26$). При этом сорта в первом и последнем классе различались по устойчивости к действию свинца в

2,0-4,5 раза (от полного подавления ростовых процессов до стимуляции).

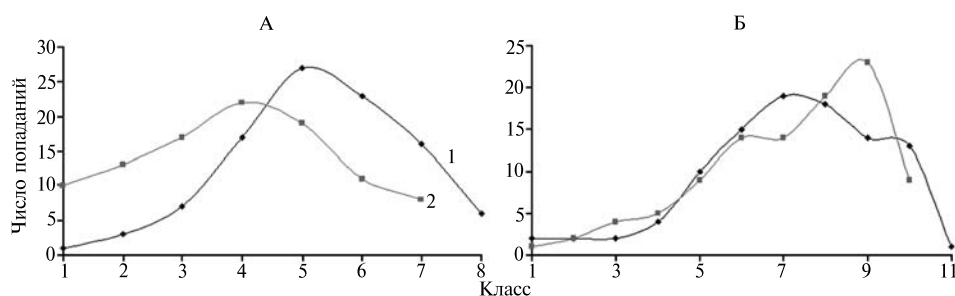


Рис. 2. Распределение сортов ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) по классам устойчивости к $Pb(NO_3)_2$ в зависимости от длины ростков (А) и всхожести семян (Б): 1 — контроль, 2 — $Pb(NO_3)_2$ в концентрации 1,5 мг/мл (лабораторный опыт; семенная репродукция 2009 года).

При анализе длины ростков, полученных из семян урожая 2008 и 2010 годов (рис. 3, А, Б), не было выявлено достоверных отличий от контроля: соответственно $D = 0,167 < D_{0,05} = 0,434$ и $D = 0,125 < D_{0,05} = 0,531$. Наблюдалась статистически недостоверная стимуляция прорастания семян: $D = 0,306 < D_{0,05} = 0,320$ и $D = 0,208 < D_{0,05} = 0,392$ (см. рис 3, В, Г). Отсутствие достоверных различий с контролем может быть связано с использованием в этих опытах меньшего числа сортов.

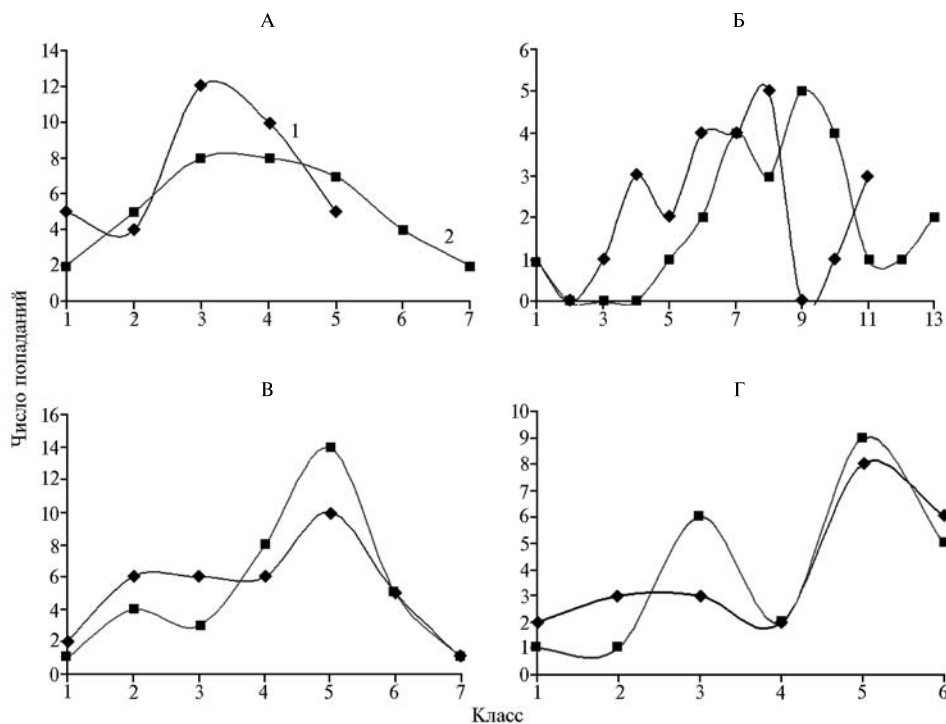


Рис. 3. Распределение сортов ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) по классам устойчивости к $Pb(NO_3)_2$ в зависимости от длины ростков (А, Б) и всхожести (В, Г) при использовании семян разных лет репродукции: А, В — 2008 год, Б, Г — 2010 год; 1 — контроль, 2 — $Pb(NO_3)_2$ в концентрации 1,5 мг/мл (лабораторный опыт).

На основании полученных результатов были рассчитаны коэффициенты депрессии (DC) и отобраны чувствительные и устойчивые к действию свинца сорта (табл.). Аналогичный показатель использовался в других работах для исследования устойчивости семян льна к ТМ (19) и выделения контрастных по устойчивости к действию ионизирующего излучения

ния сортов пшеницы (21). В таблице представлены сорта, подтвердившие свой статус как минимум для 2 лет.

Сумма коэффициентов депрессии (DC) у контрастных по устойчивости к $Pb(NO_3)_2$ сортов ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) в зависимости от года репродукции использованных семян

Сорт, происхождение	2008 год	2009 год	2010 год
Устойчивые			
Вятский (Кировская обл.)	25,9 (+)	53,2	32,4 (+)
Тео (Великобритания)	35,1 (+)	24,6 (+)	32,4 (+)
Заря (Кировская обл.)	15,8 (+)	11,9 (+)	-34,2 (+)
Допун (Чехия)	72,3	-78,2 (+)	-35,0 (+)
Симфония (Харьковская обл.)	21,6 (+)	56,3	42,9 (+)
Pongo (Швеция)	26,3 (+)	-9,2 (+)	53,2
Чувствительные			
Медикум 336 (Самарская обл.)	244,0 (+)	116,0 (+)	70,6
Мыть (Украина)	106,3 (+)	119,5 (+)	99,2
Jelen (Югославия)	105,7 (+)	114,1 (+)	113,1 (+)
NSGL 1 (Югославия)	82,7	215,9 (+)	166,3 (+)
Заветный (Ростовская обл.)	115,9 (+)	245,4 (+)	241,6 (+)
Рубеж (Беларусь)	155,5 (+)	100,5 (+)	89,6

Примечание. Знаком «+» помечены сорта, у которых подтвердилась чувствительность или устойчивость для семян урожая соответствующего года.

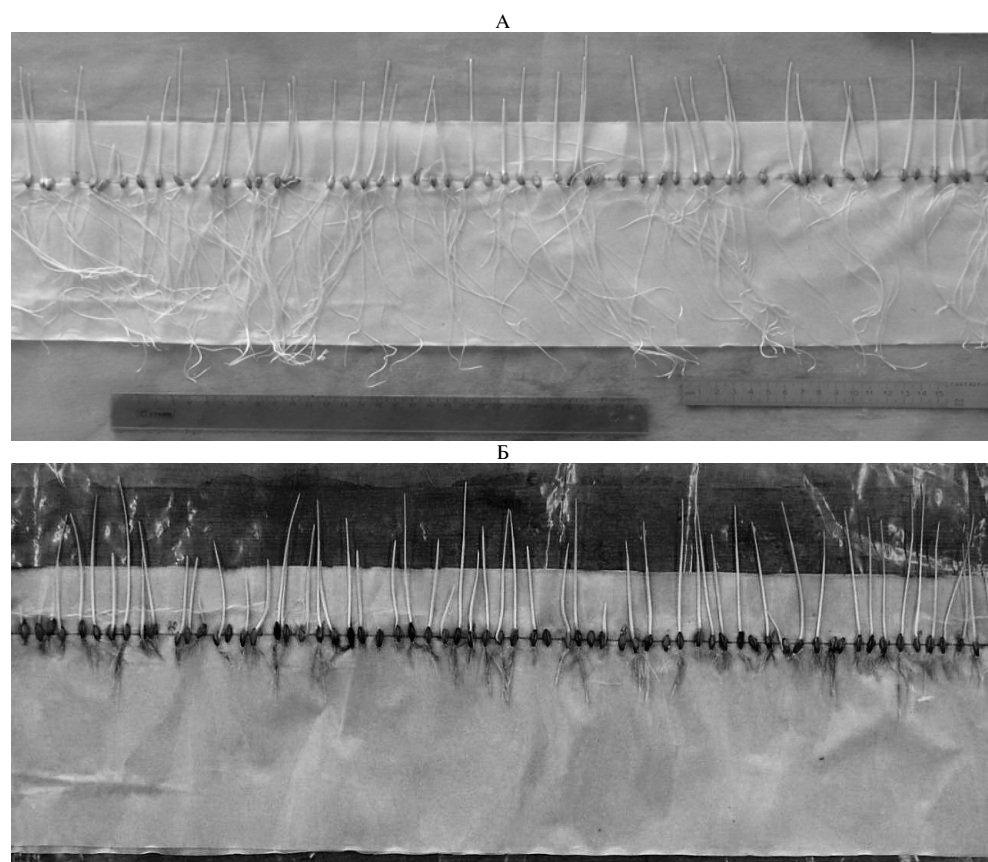


Рис. 4. Изменение морфологии корней у 7-суточных проростков ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) чувствительного к $Pb(NO_3)_2$ сорта Заветный: А — контроль, Б — $Pb(NO_3)_2$ в концентрации 1,5 мг/мл.

Помимо угнетения ростовых процессов, воздействие свинца приводило к многочисленным изменениям морфологии корней (рис. 4), отсутствовавшим в контрольном варианте: искривлению кончиков (нарушение геотропизма), вздутиям, уплотнению тканей, изменению окраски. О подобных эффектах свинца сообщалось в работе С.В. Мурзаевой (8).

Основные стратегии адаптации растений к среде, содержащей избыточные концентрации металлов, — уменьшение их поступления, активация выведения, метаболическая изоляция и изменение метаболизма для ослабления вредного действия поллютанта. Растения делят на аккумуляторы, накапливающие больше ТМ, чем содержится в среде, исключители, содержащие меньше ТМ, чем в среде, и индикаторы, концентрирующие ионы ТМ в том же количестве, что и в среде (22). Большинство растений относятся ко второй группе. Разные сорта одного вида могут различаться стратегиями адаптации к повышенным концентрациям ТМ (23), что служит основой формирования полиморфизма по устойчивости к действию этого фактора.

При поступлении ТМ из почвы основным барьером для нежелательных ионов становятся уруновые кислоты корневой слизи, способные связывать катионы (24). Растение также имеет ряд барьеров, препятствующих усвоению вредных веществ. Первый из них — клетки эндодермы и стелы, ответственные за заложение боковых корней, поэтому при избытке ТМ нарушается развитие корневой системы и уменьшается число корней. Кроме того, включению ТМ в обменные процессы препятствует плазмалемма, способная удерживать ионы (25). Представленные в настоящей работе результаты (см. рис. 1, 4) также свидетельствуют о большей чувствительности корней к действию свинца.

Выявленная в нашем исследовании стимуляция всхожести при угнетении ростовых процессов может быть обусловлена тем, что ионы ТМ увеличивают содержание активных форм кислорода в клетке (26), способствуя активации антиоксидантных ферментных систем. Это ведет к лучшему прорастанию (8). С течением времени концентрация свинца в растении увеличивается до токсической и рост тормозится. В предварительном эксперименте при высоких концентрациях ТМ стимуляцию прорастания не отмечали.

Одна из первых мишеней ТМ в клетке — плазмалемма. Ионы свинца влияют на ее проницаемость и ионный баланс (30), препятствуют работе H^+ -АТФаз и меняют липидный состав мембран (31). Это может происходить из-за нарушения синтеза липидов и их окисления активными формами кислорода (АФК), образующимися в присутствии ТМ. Если свинец все же попал в цитоплазму, включается синтез металлсвязывающих соединений (фитохелатинов и металлотионеинов) за счет активации ионами металлов генов, кодирующих предшественник этих белков — глутатион. Ионы ТМ формируют нерастворимые соединения и откладываются в вакуолях (27-29).

Свинец может косвенно воздействовать на метаболизм за счет связывания с SH-группами и активными центрами ферментов, что подавляет их функции. Из-за репрессии энзимной активности тяжелыми металлами в растительном организме наблюдаются негативные изменения фотосинтеза (разрушение мембран тилакоидов, сбой в работе цикла Кальвина), возникает водный стресс (усиление синтеза кутиновых веществ, ослабление транспирации), ингибируется деление клеток (сшивка нитей ДНК, нарушение цитокинеза из-за уменьшения скорости сборки микротрубочек), происходит отравление дыхательных ферментов, повреждаются мембраны митохондрий (32). Угнетение роста ячменя в нашем эксперименте могло быть следствием этих процессов. Наблюдаемая в опыте стимуляция прорастания семян известна и по другим работам. Впервые она описана для рентгеновских лучей (33, 34).

Таким образом, свинец оказывает общее токсическое действие на

растительный организм. В ответ на его поступление активируются системы защиты: усиливается работа антиоксидантных ферментов (супероксиддисмутаза, каталаза, пероксидаза) (35), синтезируются осмолиты (пролин) и полиамины (путресцин), изменяются состав клеточной стенки (отложение каллозы и суберина) (36) и гормональный баланс (этилен и абсцизовая кислота (АБК)) (37), включается синтез металлсвязывающих белков (фитохелатины) (38).

Известно (39-41), что разные виды или даже сорта и популяции в пределах одного вида неодинаковы по устойчивости к действию ТМ. Это может быть обусловлено различиями (38) в устойчивости процессов транспорта и поглощения, интенсивности связывания ионов ТМ и отложения их в вакуоли, разницей в скорости транспорта ионов из корня и отложения их в тканях корня, синтезом устойчивых к ТМ ферментов, активацией механизмов выведения ТМ из клетки. Основываясь на изучении этих процессов, исследователи дифференцируют сорта и линии растений по устойчивости к действию тяжелых металлов (11, 42-45), ионизирующего излучения (46) и других факторов (47-49).

В исследовании Т.В. Жуйкова с соавт. (44) рассмотрено влияние тяжелых металлов (Cd, Zn, Pb) на проростки одуванчика двух линий, выращенных из семян, которые были собраны на 8 загрязненных участках вокруг г. Нижний Тагил. Обнаружено, что в условиях техногенной нагрузки одна из линий склонна к формированию более жизнеспособных семян, а другая ориентирована на развитие проростков с большей металлоустойчивостью. В зависимости от градиента загрязнения устойчивость семян каждой линии меняется в разных направлениях. Авторы объясняют это различием в стратегии реакции двух линий на загрязнение: одна ориентирована на выработку высококачественных семян, другая дает большее число семян, из которых появляются проростки, развивающиеся быстрее и образующие больше корней и листьев. Обе линии сосуществуют в одной ценопопуляции.

В работе М.Р. Broadley с соавт. (50) проведено сравнение видов покрытосеменных по их реакции на разные тяжелые металлы. Показано, что степень накопления ТМ в проростках обусловлена филогенетически. Приводятся доказательства того, что особенности реакции на них у растений сформировались эволюционно и изменяются в соответствии с таксономической принадлежностью.

В целом, во всех перечисленных работах были получены сходные результаты: растения одного вида могут существенно различаться по устойчивости к стрессору, что позволяет выделить контрастные по чувствительности группы. Причинами такой дифференциации служат различия в эффективности процессов детоксикации у разных сортов одного вида. Имеются работы, посвященные влиянию загрязнителя на один вид, без учета его сортовой дифференциации. Например, Р.М. Kopittke с соавт. (11) исследовали воздействие разных концентраций свинца на проростки вигны китайской (*Vigna inguiculata*). Полученные результаты согласуются с нашими данными: обнаружены морфологические нарушения, особенно в корешках (искривление, утолщение, изменение цвета), зафиксированы отложения соединений свинца в тканях корня. Эффекты усиливались при росте концентраций.

Итак, мы показали негативное действие высоких (более 4 мг/мл) концентраций свинца на морфологические показатели проростков ячменя. Корешки проростков обладали наибольшей чувствительностью к этому

фактору. Установлена достоверная стимуляция прорастания семян некоторых сортов под влиянием свинца в концентрации 1-2 мг/мл. Описан полиморфизм ярового ячменя по устойчивости к действию свинца. На основе анализа значений морфологических показателей проростков выделены контрастные по устойчивости к действию свинца сорта.

ГНУ Всероссийский НИИ сельскохозяйственной радиологии и агроэкологии Россельхозакадемии,
249032 Россия, Калужская обл., г. Обнинск, Киевское ш., 109 км,
e-mail: dikarev.vlad@yandex.ru, stgeraskin@gmail.com

Поступила в редакцию
10 сентября 2012 года

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2014, № 5, pp. 78-87

ANALYSIS OF SPRING BARLEY INTRASPECIFIC POLYMORPHISM IN CONNECTION WITH TOLERANCE TO LEAD

A.V. Dikarev, V.G. Dikarev, N.S. Dikareva, S.A. Geras'kin

All-Russian Research Institute of Agricultural Radiology and Agroecology, Russian Academy of Agricultural Sciences, 109 km, Kievskoe sh., Obninsk, Kaluzhskaya Province, 249032 Russia, e-mail dikarev.vlad@yandex.ru, stgeraskin@gmail.com

Received September 10, 2012

doi: 10.15389/agrobiol.2014.5.78eng

Abstract

Under technogenic pollution, phytotoxicity of heavy metals (HM) becomes a factor limiting yield and quality of crop production. In breeding, an intraspecific polymorphism of resistance to technogenic factors should be estimated with the analysis of its formation and maintenance. Using spring barley (*Hordeum vulgare* L.) Zazerskii 85, Gorinskii and Chelyabinskii 1 varieties, we studied the influence of different $Pb(NO_3)_2$ concentrations (1,0; 1,5; 2,0; 2,5; 3,0; 3,5; 4,0; 4,5; 5,0 mg/ml) on the growth of roots and offsprings in seedlings. Then, a testing concentration of $Pb(NO_3)_2$ found out was applied to investigate an intraspecific polymorphism of barley plant tolerance to the toxicant. The cultivars from the VIR World Collection (N.I. Vavilov Research Institute of Plant Industry, St. Petersburg) were tested using seeds reproduced in 2008, 2009 and 2010 (36, 100 and 24 varieties, respectively). The varieties were divided into classes according to Sturgis's rule. The lead sensitive and lead tolerant forms were separated basing on a depression coefficient. According to root growth, the highest tolerance was observed in the Gorinskii variety, and the Zazerskii 85 variety was the most sensitive. The influence of lead resulted in a shift of distribution of 100 cultivars to less offspring length, but according to Kolmogorov-Smirnov criterion there were no significant differences between the empiric distributions ($D = 0.17 < D_{0.05} = 0.26$). The tolerance to lead in varieties from the first and the last classes differed 2.0-4.5 times (i.e. from total suppression to growth stimulation). According to the length of the offsprings from the seeds reproduced in 2008 and 2010, there were no reliable differences from control ($D = 0.167 < D_{0.05} = 0.434$ and $D = 0.125 < D_{0.05} = 0.531$, respectively). A statistically unreliable stimulation of the seed germination also occurred ($D = 0.306 < D_{0.05} = 0.320$ and $D = 0.208 < D_{0.05} = 0.392$, respectively), probably because of less number of the tested samples. Lead caused multiple changes of the root morphology. Basing on morphological parameters, the varieties with a contrast tolerance to lead was revealed. Possible mechanisms of polymorphic tolerance of barley cultivars and other plants to HM are discussed. These data can be used under creation of agricultural plants tolerant to heavy metals.

Keywords: lead, barley, intraspecific polymorphism, contrast cultivars.

REFERENCES

1. Aleksakhin R.M., Fesenko S.V., Geras'kin S.A. et al. *Metodika otsenki ekologicheskikh posledstviy tekhnogennogo zagryazneniya agroekosistem* [Estimation of ecological consequences of technogenic pollution in agroecosystems]. Moscow, 2004.
2. Chernykh N.A., Edmon S.A. *Agrokimiya*, 2004, 10: 78-85.
3. Minkina T.M. *Agrokimiya*, 2011, 6: 68-77.
4. Geras'kin S.A., Dikarev V.G., Dikareva N.S., Udalova A.A. *Genetika*, 1996, 32(2): 272-278.
5. Geras'kin S.A., Kim J.K., Dikarev V.G., Dikareva N.S., Oudalova A.A. Cytogenetic effects of combined radioactive (^{137}Cs) and chemical (Cd, Pb and 2,4-D herbicide) contamination on spring barley intercalary meristem cells. *Mut. Res.*, 2005, 586: 147-159.
6. Wu F., Zhang G., Dominy P. Four barley genotypes respond differently to cadmium:

- lipid peroxidation and activities of antioxidant capacity. *Environ. Exp. Bot.*, 2003, 50: 67-78 (doi: 10.1016/S0098-8472(02)00113-2).
7. Pan J.-W., Zhu M.-Y., Chen H. Aluminium-induced cell death in root-tip cells of barley. *Environ. Exp. Bot.*, 2001, 46: 71-79.
 8. Murzaeva S.V. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya*, 2004, 40(1): 114-119.
 9. Gural'chuk Zh.Z. *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenii*, 1994, 26(2): 107-117.
 10. Fenik S.I., Trofimyak T.B., Blyum Ya.B. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 1995, 115(3): 261-276.
 11. Kopittke P.M., Asher C.J., Kopittke R.A., Menzies N.W. Toxic effects of Pb²⁺ on growth of cowpea (*Vigna unguiculata*). *Environ. Pollut.*, 2007, 150: 280-287.
 12. Seregin I.V., Ivanov V.B. *Fiziologiya rastenii*, 2001, 48(4): 606-630.
 13. Vassilev A., Tsonev T., Yordanov I. Physiological response of barley plants to cadmium contamination in soil during ontogenesis. *Environ. Pollut.*, 1998, 103: 287-293 (doi: 10.1016/S0269-7491(98)00110-9).
 14. *Semena sel'skokhozyaistvennykh kul'tur. Metody opredeleniya kachestva* /Pod redaktsiei T.I. Vasilenko [Crop seeds: estimation of quality parameters. T.I. Vasilenko (ed.)]. Moscow, 1991.
 15. Nefed'eva E.E. *Fiziologo-biokhimicheskie protsessy i morfogenez u rastenii posle deistviya impul'snogo davleniya na semena. Doktorskaya dissertatsiya* [Physiological, biochemical processes, and morphogenesis in plants from seeds undergone the pulse pressure. DSc Thesis]. Moscow, 2011.
 16. Kolmogorov A.N. Confidence limits for an unknown distribution function. *AMS*, 1941, 12: 461-463.
 17. Smirnov N.V. *Uspekhi matematicheskikh nauk*, 1944, 10: 179-206.
 18. Bessmertnyi B.S. *Matematicheskaya statistika v klinicheskoi, profilakticheskoi i eksperimental'noi meditsine* [Mathematical statistics in clinical, prophylactic and experimental medicine]. Moscow, 1967.
 19. Soudek P., Katrusakova A., Sedlacek L., Tomaszewska B., Berden-Zrimmec M. Effect of heavy metals on inhibition of root elongation in 23 cultivars of flax (*Linum usitatissimum* L.). *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 2010, 59: 194-203.
 20. Talanova V.V., Titov A.F., Boeva N.P. *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenii*, 2001, 33(1): 33-37.
 21. Korneev N.A., Sarapul'tsev B.I., Morgunova E.A. et al. *Radiobiologiya*, 1985, 25(6): 768-773.
 22. Baker A.J.M. Metal tolerance. *New Phytol.*, 1987, 106: 93-111.
 23. Alekseeva-Popova N.V. *Toksicheskoe deistvie svitsa na vysshie rasteniya* [Toxic effect of lead to higher plants]. Leningrad, 1991.
 24. Morel J.L., Mench M., Guckert A. Measurement of Pb, Cu and Cd binding with mucilage exudates from maize (*Zea mays* L.) roots. *Biol. Fertil. Soils*, 1986, 2: 29-34.
 25. Seregin I.V., Ivanov V.B. *Fiziologiya rastenii*, 1997, 44: 922-925.
 26. Polesskaya O.G. *Rastitel'naya kletka i aktivnye formy kisloroda* [Plant cell and the active forms of oxygen]. Moscow, 2007.
 27. Vodnik D., Jentschke G., Fritz E., Denayer F.-O., Degen G.H. Root-applied cytokinin reduces lead uptake and affects its distribution in Norway spruce seedlings. *Physiol. Plant*, 1999, 106: 75-81 (doi: 10.1034/j.1399-3054.1999.106111.x).
 28. Coughtrey P.J., Martin M.H. Cadmium uptake and distribution in tolerant and nontolerant population of *Holcus lanatus* grown in solution culture. *Oikos*, 1978, 30: 555-560.
 29. Rudakova E.V., Karakis K.D., Sidorshina E.I. *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenii*, 1988, 20: 3-12.
 30. Ouarity O., Boussama N. Cadmium and copper-induced changes in tomato membrane lipids. *Phytochemistry*, 1997, 45: 1343-1350 (doi: 10.1016/S0031-9422(97)00159-3).
 31. Qureshi J.A., Hardwick K., Collins H.A. Intracellular localization of lead in a lead tolerant and sensitive clone of *Anthoxanthum odoratum*. *J. Plant. Physiol.*, 1986, 122: 357-364 (doi: 10.1016/S0176-1617(86)80168-7).
 32. Resse R.N., Roberts L.M. Effects of cadmium on whole cell and mitochondrial respiration in tobacco cells suspension cultures. *J. Plant. Physiol.*, 1985, 120: 123-130.
 33. Maldiney E., Thouvenin S. De l'influence des rayons X sur la germination. *Revue gen. de Botanique*, 1898, 10: 81-86.
 34. Evller E. Uber die heilende Wirkung der Rontgenstrahlen bei abgegrenzten Eiterungen. Ver-offentl. Geb. Des Militar. Sanitatswesens. Berlin. *Jahrb. D. Wissensch. Botanik*, 1906, 56: 416.
 35. Van Assche F., Glijsters H. Effects of metals on enzyme activity in plants. *Plant Cell Environ.*, 1990, 13: 195-206.
 36. Schreiber L., Hartmann K. Apoplastic barriers in roots: chemical composition of endodermal and hypodermal cell walls. *J. Exp. Bot.*, 1999, 50: 1267-1280 (doi: 10.1093/jxb/50.337.1267).
 37. Breckle S.W. *Growth under stress: heavy metals*. NY, 1991.

38. Salt D.E., Rauser W.E. Mg-ATP-Dependent transport of phytochelatins across the tonoplast of oat roots. *Plant. Physiol.*, 1995, 107: 1291-1301.
39. Antosiewicz D.M. Adaptation of plants to the environmental pollution with heavy metals. *Acta Soc. Bot. Pollon.*, 1992, 61: 281-299.
40. Cutler J.M., Rains D.M. Characterization of cadmium uptake by plant tissue. *Plant Physiol.*, 1974, 54: 67-71.
41. Kumar P.B.A.N. Phytoextraction: the use of plants to remove heavy metals from soil. *Environ. Sci. Technol.*, 1995, 29: 1232-1238 (doi: 10.1021/es00005a014).
42. McGrath S.P. Heavy metal uptake and chemical changes in the rhizosphere of *Thlaspi caerulescens* growth in contaminated soils. *Plant and Soil*, 1997, 188: 153-159.
43. Wierzbicka M. Lead translocation and localization in *Allium cepa* roots. *Can. J. Bot.*, 1987, 65: 1851-1860.
44. Zhuikova T.V., Pozolotina V.N., Bezel' V.S. *Ekologiya*, 1999, 3: 189-196.
45. Titov A.F., Laidinen G.F., Kaznina N.M. *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenii*, 2001, 33(5): 387-384.
46. Sarapul'tsev B.I., Geras'kin S.A. *Geneticheskie osnovy radiorezistentnosti i evolyutsii* [Genetic bases of radiotolerance and evolution]. Moscow, 1993.
47. Dineva S.B., Abramov V.I., Shevchenko V.A. *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologiya*, 1994, 34(2): 177-181.
48. Lysenko E.A., Kal'chenko V.A., Shevchenko V.A. *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologiya*, 1999, 39(6): 623-629.
49. Kal'chenko V.A., Shevchenko V.A., Fedotov I.S. *Genetika*, 1981, 17(1): 137-141.
50. Broadley M.R., Willey N.J., Wilkins J.C., Newton A.C., Ellis R.P., This D. Phylogenetic variation in heavy metal accumulation in angiosperms. *New Phytol.*, 2001, 152: 1-19 (doi: 10.1046/j.0028-646x.2001.00238.x).