

***Алыбаева Р.А., Атабаева С.Д., Асрандина С.Ш.,
Сербаева А.Д., Кружаева В.И.**

Казахский национальный университет имени аль-Фараби,
Республика Казахстан, г. Алматы, *e-mail: raya_aa@mail.ru

ТОЛЕРАНТНЫЕ К ТЯЖЕЛЫМ МЕТАЛЛАМ РАСТЕНИЯ КАК СОСТАВЛЯЮЩАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИ ЧИСТЫХ ТЕХНОЛОГИЙ

Промышленные центры являются районами наибольшего загрязнения различных сред тяжелыми металлами. Вблизи крупных промышленных центров в почву поступает большое количество тяжелых металлов, при этом могут загрязняться почвы агроценозов и выращиваемые сельскохозяйственные культуры. Большой период самоочищения почв и дороговизна их искусственной очистки заставляют человечество искать новые пути решения проблемы, связанной с загрязнением почв тяжелыми металлами. Наиболее перспективным направлением в данной области является изучение генетического потенциала растений и выявление растительных объектов, характеризующихся минимальным накоплением тяжелых металлов. В обзоре представлены данные о генотипической специфичности адаптивного потенциала растений. Различные виды растений обладают разными биологическими особенностями, которые обуславливают доступность тяжелых металлов. Поступление тяжелых металлов в растения зависит от особенностей поглощения того или иного элемента разными видами растений. Почвы, характеризующиеся высоким полиметаллическим содержанием металлов, отличаются образованием специфических сообществ. Не только разные виды, но и сорта одного вида отличаются по способности аккумулировать ионы тяжелых металлов, даже при одинаковой их концентрации в почве. Известно, что способность к поглощению, накоплению, и использованию химических элементов у растений генетически детерминирована. Физиологические причины генотипической специфики поглощения элементов минерального питания растениями неоднозначны: они могут быть обусловлены различиями, как в первичных механизмах поглощения ионов, так и в последующем их транспорте и метаболизме. Исследователи выделяют селекционно важные показатели техногенно устойчивых сортов: пластичность, продолжительность вегетационного периода, урожайность, размер и избирательность корневых систем, детоксикация и локализация экотоксикантов в определенных частях растения. Эффективной стратегией по снижению потерь урожаев и является использование сортов, обладающих генами толерантности или устойчивости к биотическим и абиотическим воздействиям.

Ключевые слова: тяжелые металлы, растения, вид, сорт, адаптивный потенциал, генетическая специфичность, техногенно устойчивые сорта.

*Алыбаева Р.А., Атабаева С.Д., Асрандина С.Ш., Сербаева А.Д., Кружаева В.И.

Әл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті, Қазақстан Республикасы, Алматы қ.
*e-mail: raya_aa@mail.ru

Ауыр металдарға төзімді өсімдіктер экологиялық таза технологияны құраушы ретінде

Әртүрлі ортаны ауыр металдармен ластайтын аудандар көбінесе өнеркәсіптік орталықтар болып табылады. Ірі өнеркәсіптік орталықтарға жақын жерлерде көптеген ауыр металдар топыраққа түседі, сонымен бірге агроценоздар топырақты және өсірілген ауыл шаруашылық дақылдарын ластауы мүмкін. Топырақтың өздігінен тазалануы ұзақ уақытқа созылуы және оларды жасанды тазалау қымбат болуы адамзатты ауыр металдармен топырақтың ластануымен байланысты проблеманы шешудің жаңа жолдарын іздеуге мүмкіндік береді. Осы саладағы ең перспективалық бағыт – өсімдіктердің генетикалық потенциалын зерттеу және ең аз ауыр металдардың жинақталуымен сипатталатын өсімдік объектілерін анықтау болып табылады.

Жалпы шолуда өсімдіктердің адаптивті потенциалының генотиптік ерекшелігі туралы мәліметтер келтірілген. Өсімдіктердің әртүрлі түрлеріне ауыр металдардың болуын анықтайтын әртүрлі биологиялық ерекшеліктер тән. Өсімдіктерге ауыр металдардың жинақталуы әртүрлі өсімдіктер түрлерінің элементті сіңіру ерекшеліктеріне байланысты болып келеді. Топырақ металдардың жоғары полиметаллдық құрамымен сипатталатын нақты қауымдастықтардың қалыптасуымен ерекшеленеді. Әртүрлі түрлер ғана емес, сондай-ақ бір түрдің сорттары ауыр металдардың иондарын топырақта бірдей концентрацияда жинақтау мүмкіндігімен ерекшеленеді. Өсімдіктерде химиялық элементтерді сіңіру, жинақтау және пайдалану мүмкіндігі генетикалық түрде анықталған. Өсімдіктердің минералды қоректену элементтерінің сіңуінің генотиптік ерекшеліктерінің физиологиялық себептері бірдей емес: олар иондарды сіңірудің бастапқы механизмдерінде де тасымалдау және метаболизмде де айырмашылықтар туындауы мүмкін. Зерттеушілер техногенді төзімді сорттардың таңдаулы маңызды көрсеткіштерін анықтайды: икемділік, вегетациялық кезеңінің ұзақтығы, өнімділігі, тамыр жүйелерінің мөлшері, детоксикация және өсімдіктің кейбір бөліктерінде экотоксиканттарды оқшаулау. Өнім шығындарын азайтудың тиімді стратегиясы төзімділік немесе биотикалық және абиотикалық әсерлерге төзімділік гендеріне ие сорттарды пайдалану болып табылады.

Түйін сөздер: ауыр металдар, өсімдік, түр, сорт, бейімделгіш потенциал, генетикалық ерекшелік, техногенді төзімді сорттар.

*Alybayeva R.A., Atabayeva S.D., Asrandina S.S., Kruzhaeva V.I.

Al-Farabi Kazakh national university, Kazakhstan, Almaty

*e-mail: raya_aa@mail.ru

Tolerant to heavy metals plants as a component of environmentally friendly technologies

Industrial centers are areas of greatest pollution of various media with heavy metals. Near large industrial centers, large number of heavy metals enter the soil, wherein soils of agrocenoses and cultivated crops can be polluted. A long period of self-cleaning of soils and the high cost of their artificial cleaning make mankind seek for new ways to solve the problem associated with the contamination of soils with heavy metals. The most promising direction in this area is the study of the genetic potential of plants and the identification of plant objects characterized by a minimum accumulation of heavy metals.

The review presents data on the genotypic specificity of the adaptive potential of plants. Different types of plants have different biological characteristics that determine the availability of heavy metals. The flow of heavy metals into plants depends on the characteristics of the absorption of an element by different plant species. Soils characterized by a high polymetallic content of metals are distinguished by the formation of specific communities.

Not only different species, but also varieties of one species differ in ability to accumulate ions of heavy metals, even with the same concentration in the soil. It is known that the ability to absorb, accumulate, and use chemical elements in plants is genetically determined. The physiological causes of the genotypic specificity of the absorption of elements of mineral nutrition by plants are ambiguous: they can be caused by differences, both in the primary mechanisms of ion uptake, and in their subsequent transport and metabolism.

Researchers identify selectively important indicators of technologically resistant varieties: plasticity, duration of vegetation period, yield, size and selectivity of root systems, detoxification and localization of ecotoxicants in certain parts of the plant. An effective strategy to reduce yield losses is the use of varieties that have genes of tolerance or resistance to biotic and abiotic influences.

Key words: heavy metals, plants, species, variety, adaptive potential, genetic specificity, technogenously resistant varieties.

Введение

В результате усиления техногенных потоков происходит избыточная аккумуляция загрязнителей в хозяйственно полезных частях продукции растениеводства. Значительное количество загрязняющих веществ, в том числе тяжелых металлов (ТМ), поступает в растения из почвы, а также выпадает из атмосферы (Ильин В.Б., 1991:15). В основе токсического влияния тяжелых металлов лежит их денатурирующее действие на

метаболически важные белки. Эти поллютанты нарушают нормальный ход биохимических процессов, влияют на синтез и функции многих активных соединений: ферментов, витаминов, пигментов. Тяжелые металлы снижают поступление железа, фосфора, кальция, магния в растения. Под их действием происходит изменение мембран, что приводит к нарушению ближнего и дальнего транспорта (Алексеев, 1987:33-35, Барсукова, 1997:25, Дмитриева, 2002:56).

Проблема получения безопасной пищевой продукции остается актуальной уже очень долгое время. Даже при безупречном биохимическом составе, заслуживающем самой высокой оценки физиологов по пищевой и биологической ценности, растительная продукция может быть признана опасной для здоровья человека, если в золе ее будут содержаться недопустимые количества свинца, кадмия и других металлов. Большой период самоочищения почв и дороговизна их искусственной очистки заставляют человечество искать новые пути решения проблемы, связанной с загрязнением почв тяжелыми металлами. Наиболее перспективным направлением в данной области является изучение генетического потенциала растений и выявление растительных объектов, характеризующихся минимальным накоплением тяжелых металлов. Подбирая наиболее металлоустойчивые культуры, накапливающие минимальное количество поллютантов, можно получать экологически безопасную продукцию (Лукин, 1999:81). Металлоустойчивые формы, также могут использоваться в селекции (Clarke J.M., 2002:31, Ozkutlu, 2007:327) и служить донорами при создании толерантных к загрязнителям сортов растений (Молчан, 1996:56).

Особенности накопления тяжелых металлов растениями. Следующие биологические особенности растений обуславливают доступность тяжелых металлов для растений:

- видовые особенности аккумуляции различных ТМ растениями (одни растения накапливают больше одних тяжелых металлов, другие – других);

- видовые и сортовые отличия сельскохозяйственных культур в количестве накопления тяжелых металлов (в одних и тех же почвенных условиях они будут поглощать разное количество ТМ);

- у каждого вида растений различные его части, и органы концентрируют разное количество ТМ;

- возрастные различия в накоплении ТМ (Будин, 1975:126).

Существует мнение, что накопление металла в растениях изменяется в зависимости от вида и генетического состава растений. Генетические вариации могут быть выражены в морфологических и физиологических характеристиках генотипов (Yoon, 2006:461). Растения, относящиеся к разным семействам, отличаются по способности накапливать тяжелые металлы (Гиниятулин, 2010:23).

Лиственные породы растений более активно накапливают тяжелые металлы, чем представители хвойных (Маракаев, 2011:94). Исследования содержания тяжелых металлов (Cu, Zn, Pb, Cd) в сосне, березе, полыни, ковыле также показали, что интенсивность процессов аккумуляции металлов зависит от вида растений. Авторы объясняют это тем, что количественный и качественный состав экзометаболитов специфичен для каждого вида. Кроме того, видовой состав и численность ризосферных микроорганизмов являются видоспецифичной характеристикой (Панин, 2003:330).

Почвы, характеризующиеся высоким полиметаллическим содержанием металлов, отличаются образованием специфических сообществ. Например, при выявлении видового состава растений, растущих в зонах, загрязненных тяжелыми металлами, было показано преобладание рудеральных и сорных видов (Башмаков, 2004:211). Отмечено, что в сорных растениях количественное содержание тяжелых металлов выше, по сравнению с зерновыми культурами (Ряховский, 2004:29).

Устойчивость растений к металлу является генетически закрепленным признаком, который можно использовать в различных технологиях очистки окружающей среды при помощи растений (Буравцев, 2005:70). По отношению к металлам растения делятся на две основные группы: «исключители», накапливающие тяжелые металлы большей частью в корнях, и «аккумуляторы», накапливающие тяжелые металлы в побегах. Способность к сверхаккумуляции обусловлена высокой эффективностью механизмов обезвреживания металлов. Сверхаккумуляторы металлов по сравнению с исключителями обладают:

- 1) высокой скоростью поглощения тяжелых металлов из окружающей среды, что обусловлено интенсивной высокой экспрессией в их корнях генов транспортеров;

- 2) эффективными механизмами их обезвреживания и компартментации в вакуолях клеток эпидермов листа, что согласуется с более высоким уровнем экспрессии гена, кодирующего тонопластный Zn^{2+}/H^{+} антипортер МТР1;

- 3) большей их мобильностью по тканям корня в результате пониженного накопления в вакуолях клеток корня и отсутствия барьерных тканей, а также повышенной скоростью загрузки тяжелых металлов в ксилему (Серегин, 2011:31).

Среди представителей лиственных древесных пород (береза, липа, рябина, тополь), кото-

рые чаще всего используются для озеленения северных городов, наибольшей способностью к аккумуляции тяжелых металлов обладает береза, к тому же она накапливает наиболее токсичные тяжелые металлы: кадмий, свинец, никель, а также марганец. Значительные количества меди и железа накапливает рябина. Цинк и кадмий аккумулируются в основном в листьях тополя. Таким образом, несмотря на то, что береза оказалась аккумулятором тяжелых металлов, надо учитывать, что разные виды растений преимущественно накапливают различные металлы. Авторы делают вывод, что при значительной антропогенной нагрузке для наибольшего изъятия тяжелых металлов из биогеохимического круговорота, лучшим решением является формирование посадок со смешанным видовым составом древесных растений (Ветчинникова, 2013:72).

Различные сельскохозяйственные культуры, а также гибриды и отдельные сорта обладают способностью, избирательно относиться к поглощению различных металлов. Это свойство растений необходимо использовать для выращивания на территориях с повышенным содержанием тяжелых металлов. Защитные механизмы растений, неодинаковы у разных культур, например, многие злаки (за исключением овса) и корнеплоды относительно устойчивы как к почвенному, так и аэральному загрязнению тяжелыми металлами.

Исследование влияния загрязнения серой лесной почвы на сельскохозяйственные культуры выявило их разную адаптированность: наиболее сильно реагируют на техногенное полиметаллическое загрязнение яровая пшеница и картофель, относительно устойчива озимая рожь. Вико-овес отличается повышенным накоплением свинца и кадмия, картофель – мышьяка (Глазкова, 2004:9). Растения семейства бобовых (*Fabaceae*) отличаются способностью аккумулировать значительные количества элементов, в том числе опасных для живых организмов тяжелых металлов (Зудилин, 2006:25). Показано усиленное накопление никеля бобовыми растениями (Фатеев, 2007:225). Видовые особенности накопления хрома сохраняются независимо от места произрастания: кукуруза и подсолнечник накапливают меньше металла, а ячмень больше, чем пшеница (Заболотная, 2004:181).

Исследователи считают, что способность перераспределять кадмий и/или ограничивать его поглощение сельскохозяйственными культурами для уменьшения неблагоприятного воздей-

ствия на растение и здоровье человека являются важными стратегиями, применяемыми для накапливающих кадмий листьев табака (Wagner, 1986:277) и зерна пшеницы (McLaughlin, 1998:161, Ozkutlu, 2007:330).

Особенности накопления тяжелых металлов зерновыми культурами. У злаков выявлен целый ряд механизмов, как имеющихся у других видов растений, так и характерных только для видов этого семейства, препятствующих поступлению тяжелых металлов в растение. В частности, клетки корня выделяют слизи, способные связывать металл в почве, ограничивая тем самым его проникновение в растение. Кроме того, у злаков, в отличие от представителей других семейств, синтезируются фитосидерофоры – низкомолекулярные соединения, участвующие в хелатировании Fe^{3+} (Hall, 2003:2611), которые, как показывают исследования, могут способствовать еще и связыванию некоторых ионов металлов, например кадмия, в ризосфере (Hall, 2002:9).

Среди зерновых культур ячмень, в отличие от пшеницы и овса, относится к культурам, весьма устойчивым по отношению к воздействию соединений кадмия (Гамзикова, 1996:13). Выявлена видовая специфичность накопления металлов в надземной части проростков двух исследуемых видов – *Hordeum vulgare* и *Avena sativa*. Наибольшее содержание марганца по сравнению с другими металлами накапливается в надземных частях проростков обоих видов, особенно у ячменя – в среднем в 70 раз выше, чем в контроле. У *Avena sativa* в отличие от *Hordeum vulgare* концентрация меди в надземных частях проростков достоверно увеличивается при обеих дозах меди в среде. Показана относительная стабильность уровня макроэлементов у ячменя (Калимова, 2009:14).

Показано, что существуют значительные генотипические различия в накоплении кадмия в листьях и зерне кукурузы, в их основе могут лежать генетические факторы (Zhang, 2008:1523). Есть сведения о различиях между сортами ячменя по их устойчивости к тяжелым металлам. Выявлены сорта, которые достаточно успешно приспосабливаются к наличию в среде поллютанта и чувствительные сорта, плохо адаптирующиеся к действию загрязнителя. Показано, что устойчивость или чувствительность к воздействию тяжелых металлов определяется генетическими особенностями организма, которые можно считать сортовым признаком. Сорта устойчивые к свинцу имеют изоформы

ферментов, более эффективных в защите от стрессов. Чувствительные сорта характеризуются более высоким выходом цитогенетических нарушений, по сравнению с устойчивыми сортами. Это говорит о меньшей надежности хромосомного аппарата чувствительных сортов (Дикарев, 2016:21).

Также исследовались различия в устойчивости к тяжелым металлам сортов яровой пшеницы. Так, определено, что сорт яровой пшеницы МИС был более устойчив к воздействию цинка, чем сорт Лада, в условиях его воздействия в концентрации 250 мг/кг почвы. При увеличении концентрации цинка до 500 мг/кг почвы снижение продуктивности наблюдалось у всех сортов, но у сорта МИС показатели снижались в меньшей степени, чем у сорта Лада (Чурсина, 2012:25). Изучение содержания тяжелых металлов в четырнадцати сортах яровой пшеницы трех зон произрастания Оренбургской области позволило выявить преобладание их аккумуляции у образцов преимущественно Восточной и Центральной зон районирования. Сорта яровой пшеницы «Харьковская-3», «Оренбургская-21» и «Саратовская-42» оказали значительные накопительные свойства по отношению к практически всем исследованным элементам. «Безенчугская Янтарь» и «Учитель» оказались сортами с наиболее низким содержанием тяжелых металлов. Они менее чувствительны к промышленным загрязнениям и сельскохозяйственным металлосодержащим удобрениям. Особенно, это характерно для наиболее токсичных металлов – кадмия и свинца (Медведев, 2009:225).

Адаптивная селекция на металлоустойчивость. Загрязнение окружающей среды и ухудшение качества жизни человека вызывают необходимость развития и широкого использования способов регулирования окружающей среды. Необходима разработка систем земледелия, с одной стороны, обеспечивающих повышение продуктивности агроценозов, сохранения плодородия почв, снижение уровня загрязнения получаемой продукции тяжелыми металлами и другими химическими токсикантами, а с другой, гарантирующих экологически безопасное функционирование сельскохозяйственного производства (Хоботов, 2003:320). Для решения этой проблемы можно использовать адаптивную селекцию на металлоустойчивость.

Свойства растений, обуславливающие полную или частичную устойчивость к патогенам и к неблагоприятным условиям среды, являются традиционной целью генетического улуч-

шения. Значительная часть урожая ежегодно погибает из-за болезней, а также абиотических стрессов. Эффективной стратегией по снижению этих потерь является использование сортов, обладающих генами толерантности или устойчивости к биотическим и абиотическим воздействиям. Последние десятилетия характеризуются значительными достижениями в создании новых сортов растений, обладающих устойчивостью к болезням и вредителям, а также к неблагоприятным условиям среды (Motto, 2001:443).

Наиболее острая проблема, решение которой имеет практическое значение, является загрязнение тяжелыми металлами агроценозов вблизи крупных промышленных центров. Поскольку тяжелые металлы поступают в организм человека и травоядных животных в основном с растительной пищей, а обогащение последней происходит главным образом из почвы, то почвенно-агрохимические и селекционно-генетические исследования приобретают особое значение.

Согласно геохимической экологии, не только между отдельными видами и популяциями в пределах вида, но и внутри каждой естественной популяции существует фенотипическая и генотипическая гетерогенность по пороговой чувствительности организмов к необычным концентрациям химических элементов (Ковальский, 1974:25). Селекционно-генетическое изучение культурных растений подтверждает это положение (Гамзикова, 1994:250). Следовательно, мировой растительный генофонд располагает большим разнообразием форм по устойчивости к почвенным загрязнителям.

Известно, что способность к поглощению, накоплению, и использованию химических элементов у растений генетически детерминирована (Zhang, 2008:1525). Отдельные сорта различных видов продовольственных культур проявляют существенные различия по устойчивости к действию почвенных загрязнителей (Yang, 2000:1023). Например, видовая и сортовая вариабельность устойчивости *Triticum* к тяжелым металлам была показана Гамзиковой и Барсуковой (Гамзикова, 1994:249). Авторы рассматривали генетические резервы рода *Triticum* по устойчивости к воздействию Ni и Cd. Ими экспериментально доказан и количественно оценен широкий спектр межвидового и внутривидового полиморфизма по устойчивости *Triticum* к Ni и Cd. Установлено, что наиболее устойчивыми к никелю и кадмию являются виды: *Tr. compactum*, *Tr. turanicum*, *Tr. durum*, *Tr. aestivum*. Выявлена значительная вариабельность устой-

чивости *Triticum* к тяжелым металлам на видовом и сортовом уровнях, что свидетельствует о возможно более широких ее внутривидовых колебаниях на уровне сорта. Способность видов формировать металлоустойчивые популяции определяется их генетической изменчивостью (Wu, 1975:235). На основании материала, полученного при скрининге генофонда пшеницы и использовании генетических моделей, Гамзикова О.И. развивает представления о возможности управления признаками эдафической устойчивости селекционным методом (Гамзикова, 1994:249).

Главное направление деятельности в повышении устойчивости генотипов растений к загрязняющим веществам – снижение накопления загрязнителей в товарной части урожая. Этого можно достичь при использовании различных генетических механизмов. Расшифровка последних, необходима для получения сорта способного давать высокий урожай и относительно чистую продукцию в условиях загрязнения. Изучение биологических особенностей сортов, накапливающих минимальное количество загрязнителей, позволит вести целенаправленный отбор образцов при изучении мирового генофонда для последующей селекционной работы. Имеющиеся в литературе сведения свидетельствуют, что выявлена существенная положительная корреляция между концентрацией тяжелых металлов в зерне и генотипом, показывающая возможность выведения сортов с низким потенциалом накопления тяжелых металлов (Wu, 2002:1170).

Сейчас, когда загрязнение окультуренных почв стало сравнительно обычным явлением, и вероятно будет продолжаться, выявление и создание сортов, обладающих способностью не накапливать тяжелые металлы, для загрязненных территорий, становится практически единственным, реальным решением возникающих экологических проблем (Yang, 2000:1023, Wu, 2002:1170, Жученко, 2003:313, Ishikawa, 2012:19169, Zhan, 2013:2647). В связи с постоянно растущим загрязнением почв и сельскохозяйственной продукции, возникло новое научное направление в селекции по созданию и использованию (в системе экологически безопасных технологий возделывания культур) сортов, характеризующихся минимальным накоплением загрязнителей. Теоретической основой создания сортов, обеспечивающих получение относительно чистой продукции на загрязненных территориях, служит генетика ми-

нерального питания. Таким образом, одной из составляющей экологически чистых технологий является создание и использование техногенно – устойчивых сортов сельскохозяйственных культур, которые минимально накапливают экотоксиканты в товарной части урожая.

Для этого необходимо изучение генофонда культурных, дикорастущих и мутантных образцов растений и выделение форм, накапливающих минимальное количество экотоксикантов в товарной части урожая (Молчан, 1996:55, Yang, 2000:1023, Al-Khateeb, 2014: 33, Wu & Zhang, 2002:1165).

Генетическое разнообразие растений в поглощении элементов минерального питания формируется в ходе эволюционной адаптации растений к различным уровням их содержания в питающей среде. Есть мнение, что развитие толерантности к металлам происходит довольно быстро и имеет генетическую основу (Ковалевский, 1969:12).

Генетический контроль устойчивости растений к тяжелым металлам. Физиологические причины генотипической специфики поглощения элементов минерального питания растениями неоднозначны: они могут быть обусловлены различиями, как в первичных механизмах поглощения ионов, так и в последующем их транспорте и метаболизме. Экспериментально доказан вклад генофонда цитоплазмы в контроль устойчивости мягкой пшеницы к присутствию тяжелых металлов в среде (Hemphill, 1972:56). В отношении генетического контроля устойчивости к отдельным тяжелым металлам нет определенного мнения, сведения, имеющиеся в литературе довольно противоречивы. Высказывается предположение, что требования растений к каждому элементу определяется отдельным геном (Гамзикова, 1997:56). Генетический анализ популяций ряда высших растений показал, что основная устойчивость к некоторым металлам (мышьяк, медь, цинк) скорее всего, определяется одним или двумя основными генами и работой генов – модификаторов, определяющих уровень устойчивости. Устойчивость к определенному металлу обычно контролируется геном (или генами), отличными от генов, определяющих устойчивость к другому металлу (Кулаева, 2010:11).

Генетические исследования растений, устойчивых к солям тяжелых металлов, показали, что толерантность к цинку контролируется доминантными генами, проявляющими аддитивный эффект (Willems, 2007:670). Устойчивость

кукурузы, пшеницы и сорго к алюминию контролируется одним доминантным ядерным геном, имеющим несколько аллелей, то есть находится под сложным генетическим контролем и в различных условиях определяется различными генетическими факторами (Berzonsky, 1992:691, Gourley, 1990:213). Есть мнение, что выносливость к алюминию является сложным мультигенным признаком. Определен целый ряд генов, реагирующих на присутствие Al, сверхэкспрессия некоторых из них приводит к увеличению выносливости к Al (Samac, 2003:191). У ржи устойчивость к алюминию контролируется 3 большими генами, локализованными на хромосомах 3RL, 4 RL и 6RL (Miftahudin, 2003:629). Устойчивость кукурузы, пшеницы и сорго к алюминию контролируется одним доминантным ядерным геном, имеющим несколько аллелей, то есть находится под сложным генетическим контролем и в различных условиях определяется различными генетическими факторами (Berzonsky, 1992:691). Исследования показали, что большой locus, ответственный за толерантность к алюминию у ржи локализован в коротком плече хромосомы 3R (Aniol, 2004:133). Таким образом, генетический контроль за поглощением ионов может быть моно-, дигенным, а также осуществляться сложными генетическими системами, включающими блоки коадаптированных генов.

Доминирующей основной ген, участвующий в контроле поглощения Cd, был выявлен у пшеницы (*Triticum aestivum*) (Clarke, 1997:1723). Есть сведения о единственном локусе (QTL) для накопления Cd в зерне у овса *A. sativa* L. (Tanhuanpää, 2007:589).

Было проведено несколько исследований локусов количественных признаков риса (*Oryza sativa* L.) для определения генов, детерминирующих накопление металлов и толерантность к ним. Три локуса, предположительно определяющих накопление кадмия были обнаружены на хромосомах 3, 6 и 8 (Ishikawa, 2010:927; Ishikawa, 2005:347). Был определен еще один крупный locus, детерминирующий накопление кадмия в *Oryza sativa* L., который был отображен на коротком плече хромосомы 7 (Ueno, 2009:2225). Locus, детерминирующий транслокацию кадмия от корней до зоны поглощения, был зарегистрирован в *O. sativa* (Xu, 2012:671; Tezuka, 2010:1177). Также выявлен основной locus (qCdT7), картированный на хромосоме 7, который определяет транслокацию кадмия от корней до побегов (Tezuka, 2010:1179). Этот locus объяснил 88% фенотипической вариации

и указывает, что низкое накопление кадмия является доминантным признаком.

Используя рекомбинантные инбредные линии, у *O. sativa* идентифицировали 24 локуса, предположительно определяющих участие в переносе Fe, которые были отображены на хромосомах 1, 2, 3, 4, 7 и 11 (Dufey, 2009:147). Кроме того, два локуса, расположенных на хромосомах 2 и 3, детерминируют участие в концентрации As в побегах и в корнях соответственно.

У *T. aestivum* охарактеризованы 26 локусов, определяющих толерантность к кадмию или его накопление. Из них 16 детерминируют контроль кадмиевого стресса, 8 – участие в толерантности к кадмию и 2 – участие в накоплении кадмия в корнях (Ci, 2012:193). В твердой пшенице (*Triticum durum*, L.) накопление Cd контролируется основным геном, названным Cdu1, и локализован он на хромосоме 5BL (Knox, 2009:743; Clarke et al., 1997:1725).

В пшенице (*T. aestivum* L.), выявлены локусы, детерминирующие как толерантность к меди, так и ее накопление, которые были отображены на хромосомах 5A, 4D, 7A, 7B, 7D (Mayowa, 1991:177). Другие авторы характеризовали локусы для *T. aestivum* на хромосомах 1A, 1D, 3A, 3B, 4A и 7D (Ganeva, 2003:622). Также определены локусы, связанные с толерантностью к меди, расположенные на хромосомах *T. aestivum* 3D, 5A, 5B, 5D, 6B и 7D (Bálint et al. 2003:399). Кроме того, Bálint et al. (2007:131) дополнительно определили у *T. aestivum* локусы, определяющие толерантность к меди. Авторы сообщили об одном крупном локусе в хромосоме 5D и минорных локусах на хромосомах 1A, 2D, 4A, 5B и 7D, определяющих толерантность к меди. Локусы, влияющие на содержание меди в побегах в условиях медного стресса, были картированы на хромосоме 1BL, а на хромосоме 5AL был обнаружен дополнительный locus, детерминирующий накопление меди.

Роль этих генов, расположенных на различных хромосомах в этих разных исследованиях показывает, что переносимость стресса от токсичных концентраций меди имеет полигенный характер. Также эти исследования показали возможность различной экспрессии генов в разных популяциях. На накопление меди в побегах влияют различные локусы, предполагающие сильное поглощение металла и/или его транслокацию. Авторы указывают на отрицательную корреляцию между устойчивостью к меди и накоплением в побегах, что указывает на то, что ключевым механизмом допуска этого металла в

пшеницу может быть ограничение поглощения меди в корнях или уменьшение транслокации от корня до побега.

Исследователи приходят к выводу о существовании многосторонней толерантности к определенным комбинациям стрессов (Quijano-Guerra, 2002:113).

Важные показатели техногенно устойчивых сортов. Молчан И.М. (1996:57) выделяет селекционно важные показатели техногенно устойчивых сортов: пластичность, продолжительность вегетационного периода, урожайность, размер и избирательность корневых систем, детоксикация и локализация экотоксикантов в определенных частях растения.

Различают биологическую устойчивость и агрономическую (Строгонов, 1962:37). Биологическая устойчивость – способность растений выживать в условиях сильного загрязнения, при значительном подавлении процессов роста, развития и формирования урожая. Агрономическая – способность растений в условиях умеренного загрязнения давать удовлетворительный урожай. Более пластичные сорта могут давать стабильную по годам урожайность не за счет устойчивости к стрессовым факторам, а за счет выносливости (толерантности). Зачастую доминирующей проблемой является (при загрязнении сельскохозяйственной продукции в условиях относительно низкого содержания токсических веществ в окружающей среде) не выживаемость, а толерантность, связанная с нарушением систем неспецифической защиты и иммунитета (Молчан, 1996:61).

Скороспелые сорта накапливают меньше загрязнителей по сравнению с позднеспелыми (Vitoria, 2001:703). Это обусловлено не только более коротким периодом поглощения и накопления минеральных питательных веществ на ранних этапах онтогенеза, но и относительно более продолжительным сохранением биосинтетической направленности метаболизма, в результате чего уменьшается концентрация загрязнителей в биомассе растений (Пристер, 1991:299). У скороспелых сортов зерновых культур сокращение срока вегетации происходит за счет уменьшения периода всходы – колошение, тогда как фаза налива зерна у них часто бывает продолжительнее, чем у среднеспелых и среднепоздних сортов (Кумаков, 1985: 75). Важной отличительной биологической особенностью скороспелых сортов, способствующей получению относительно чистой продукции, является меньшее потребление и рациональное исполь-

зование ими элементов питания. Эти сорта более отзывчивы на внесение минеральных удобрений и считаются энергетически рациональными и агрохимически эффективными (Климашевский, 1991:95).

Получение относительно чистой растениеводческой продукции в загрязненной зоне может быть достигнуто увеличением биомассы растений. При этом уменьшение загрязнения продукции связано, как со снижением содержания загрязнителей в растении, так и с меньшим поступлением его из почвы в растение (Молчан, 1996:63).

Загрязнители накапливаются в основном в верхних слоях почвы, чем с большей глубины растение поглощает минеральные соли, тем меньшее количество загрязняющих веществ перейдет в него из почвы. Создание и использование сортов с глубоко проникающей корневой системой позволит уменьшить поступление экотоксикантов в растения. Одной из существенных характеристик растений, влияющих на поглощение загрязнителей, является катионнообменная емкость корней (КЕК). Повышенная КЕК определяет большее поглощение растениями загрязняющих веществ (Колосов, 1962:116).

При снижении избирательности корневых систем по отношению к загрязнителям большое значение приобретает регулирование их аккумуляции в пределах растения, чтобы не допустить накопления избыточного количества загрязнителей в жизненно важных органах. Как уже указывалось ранее, корни способны удерживать поглощенные загрязнители и тем самым предотвращать их передвижение в побеги (Jacoby, 1964:447). В других исследованиях также показано большее накопление тяжелых металлов в корнях растений по сравнению с надземными органами, например, меди в кукурузе (Liu, 2001:229), хрома в пшенице (Srivastava, 1999:525). При попадании загрязнителей в надземную часть растения, ионы поглощаются элементами флоэмы, по которой активно отводятся обратно в корни. Поэтому избыток поглощенных солей локализуется в корнях при довольно низком их содержании в побегах и особенно листьях. В этом состоит важнейшая санитарная функция сосудистой системы растений. В плодах содержание солей подвержено наименьшим колебаниям и составляет минимальную величину (Соловьев, 1967:1095). Показано, что семена и плоды слабо реагируют на геохимические условия среды (Церлинг, 1978:123).

Исследования загрязненных территорий обнаружили наличие у растений системы детоксикации некоторых чужеродных соединений. Растения могут обезвредить в своих клетках токсины, модифицировав их в нетоксичную форму. Например, механизм инактивации алюминия состоит в связывании его гидроксильными и фосфатными ионами, выделяемыми протопластом клеток корня (Корнеев, 1977:114). Большую роль у растений – гипераккумуляторов тяжелых металлов играют вакуолярная компартментация или связывание токсикантов клеточными стенками в листьях. Частью системы детоксикации тяжелых металлов являются фитохелатины – металлосвязывающие пептиды. Кадмий координирован с S-лигандами, а Zn – гистидином (Куррег, 2004:751). Детоксикация загрязнителей может осуществляться и вне растения. Корни устойчивых растений выделяют в субстрат вещества, положительно влияющие на окружающую среду и рост чувствительных генотипов (Колосов, 1962:119). Например, исследованиями установлено снижение уровня водородного показателя почв в ризосфере растений риса и выявлено, что экстрагирование кадмия растениями риса из почв за пределами ризосферы изменяется по мере удаления от места расположения в почве корневой системы растений, особенно на расстоянии 1 мм (Lin, 2003:759). В процессах детоксикации загрязнителей важная роль принадлежит микроорганизмам деструкторам, являющимся естественными компонентами агробиоценоза сорта (Постнов, 1993:103). Исследованиями установлено, что видовой состав и численность ризосферных микроорганизмов является видоспецифичной характеристикой.

Проблема биохимической стабильности и создания толерантных к загрязнителям сортов является составной частью проблемы повышения общего гомеостаза сорта и адаптивной превентивной селекции (Вагнер, 1958:127). Пластичные (адаптивные) сорта со стабильной урожайностью, метаболизмом, качеством продукции, генетическими системами, а также повышенной избирательностью корневых систем, отзывчивостью на удобрения и более эффективным использованием минеральных удобрений будут отличаться минимальным накоплением загрязнителей в товарной части урожая (Щербаков, 1981:61).

В последнее время получило развитие индустрирование устойчивости растений с применением молекулярно – биологических и генно-инженерных методов. Например, одним из

подходов, который может использоваться для решения проблем фитостабилизации, является технология создания трансгенных растений, эффективно восстанавливающих загрязненные территории. При помощи гена *ghlA*, который вовлечен в биосинтез рамнолипидов, созданы трансгенные растения *Nicotiana tabacum*, обладающие устойчивостью к тяжелым металлам. Растения могут расти и плодоносить на почвах, содержащих > 1г меди на 1 кг влажной почвы. При этом растения с геном *ghlA* не накапливают в тканях тяжелые металлы. Следовательно, подобные растения могут быть использованы для фитостабилизации почв (Бричкова, 2003:82).

Нашими исследованиями показано, что сорта озимой пшеницы Минг-2 и Мироновская-808 можно рекомендовать для выращивания при загрязнении почвы тяжелыми металлами, так как они мало накапливают тяжелые металлы, имеют хорошие показатели развития, перезимовки, урожайности. Металлоустойчивые растения характеризуются более ранним вхождением в фазу кущения, лучшей способностью переживать зимовку и неблагоприятные условия летней вегетации. Показатели даты вхождения в фазу кущения, процента перезимовки, сохранности перед уборкой, накопления тяжелых металлов в зерне можно использовать для оценки металлоустойчивости при отборе сортов пшеницы для выращивания в загрязненных тяжелыми металлами агроценозах. Скрининг генотипов на металлоустойчивость можно проводить на стадии проростков. Определение ростовых параметров проростков и проницаемости мембран клеток для электролитов можно использовать в качестве экспресс методов для отбора металлоустойчивых форм растений пшеницы.

Заключение

Предложенные нами методологические подходы к фитостабилизации почв, загрязненных тяжелыми металлами, на основе скрининга сортов культурных растений на металлоустойчивость могут быть применены для идентификации генотипов устойчивых к накоплению тяжелых металлов в товарной части урожая и выделения доноров для селекции форм перспективных для выращивания на почвах, загрязненных тяжелыми металлами.

В условиях усиления техногенной нагрузки на окружающую среду и загрязнения сред тяжелыми металлами, зерновую и не только, продукцию необходимо проверять на содержание приоритетных для региона тяжелых металлов.

Литература

- 1 Алексеев Ю.В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. -Л.: Агропромиздат, 1987. -142 с.
- 2 Барсукова В.С. Устойчивость растений к тяжелым металлам Аналитический обзор. Новосибирск, Институт почвоведения и агрохимии. -1997. – 63 с. ISBN 5-7623-1242-9.
- 3 Д.И. Башмаков, А.С. Лукаткин, Л.А. Чернышова Поглощение и накопление тяжелых металлов растениями загрязненных местообитаний // Пищевые ресурсы дикой природы и экологическая безопасность населения: материалы Международ. конф., 16-18 ноября 2004 г. – Киров: ВНИИОЗ, 2004. – 221с.
- 4 Бричкова Г.Г., Манешина Т.В., Зуй С.И., Красовская Л.И., Хилз М., Хилл Л., Спивак С.Г., Кисель М.А., Джонс Дж.Дж., Сорокин А.П., Картель Н.А. Трансгенные растения для фитостабилизации почв, загрязненных тяжелыми металлами // Докл. Нац. АН Беларуси. – 2003. – Т. 47, № 4. – С. 81-83.
- 5 Будин А.С. Химические элементы – токсиканты почв // Почвоведение. – 1975. – № 11. – С. 125-127.
- 6 Буравцев, В.Н. Крылова Н.П. Современные технологические схемы фиторемедиации загрязненных почв // Сельскохозяйственная биология. – 2005. – № 5. – С.67-74.
- 7 Вагнер Р., Митчелл Г. Генетика и обмен веществ. – М.: Наука, 1958. – 314 с.
- 8 Л. В. Ветчинникова, Т. Ю. Кузнецова, А. Ф. Титов Особенности накопления тяжелых металлов в листьях древесных растений на урбанизированных территориях в условиях севера // Труды Карельского научного центра РАН. – 2013. – № 3. – С. 68–73.
- 9 Дикарев А.В. Анализ внутривидового полиморфизма ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) по устойчивости к действию свинца: автореф. дис... канд. биол. наук. – Москва, 2016. – 24 с.
- 10 Дмитриева А.Г., Кожанова О.Н., Дронина Н.Л. Физиология растительных организмов и роль металлов. М. : Изд-во Моск. ун-та, 2002. – 159 с. ISBN 5-211-04671-4
- 11 Гамзикова О.И., Барсукова В.С. Потенциал пшеницы по устойчивости к тяжелым металлам // Сиб. эколог. журн. – 1994. – № 3. -С. 245-251.
- 12 Гамзикова О.И., Барсукова В.С. Изменение устойчивости пшеницы к тяжелым металлам // Доклады РАНСХ. – 1996. – № 2, – С. 13-15.
- 13 Гамзикова О.И., Барсукова В.С., Коваль С.Ф. Возможность регулирования устойчивости пшеницы к присутствию кадмия и никеля в среде // Соверш. методол. агрохим. исслед.: матер. науч. конф. Белгород, сент., 1995. – Москва, 1997. – С. 166-170.
- 14 Р.Х. Гиниятуллин, А.Ю. Кулагин Оценка содержания металлов в надземных органах березы повислой в условиях полиметаллического загрязнения окружающей среды // Аграрная Россия. – 2010. – № 6. – С.21-25.
- 15 Глазкова Н.Е. Экологические аспекты регулирования подвижности тяжелых металлов и мышьяка на серой лесной почве лесостепи Среднего Поволжья: автореф. дис... канд. биол. наук. – Саратов, 2004. – 20 с.
- 16 Жученко А.А. Проблемы адаптации в селекции и растениеводстве // Материалы конференции «Актуальные проблемы генетики». – Москва, 2003. Т.1. – С. 312-315.
- 17 Заболотная О.Н. Хром в почвах и сельскохозяйственной растительности Ростовской области // Проблемы геологии, полезных ископаемых и экологии Юга России и Кавказа: Материалы 4 Межд. науч. конф. Новочеркасск, 4-6 февр., 2004. Инженерная геология, гидрогеология, проблемы развития гидроминеральных ресурсов и экология. – Новочеркасск: Изд-во НПО «ТЕМП», 2004. – Т.3. – С.178-184.
- 18 Зудилин, С.Н. Толпекин А.А. Накопление травами тяжелых металлов // Кормление сельскохозяйственных животных и кормопроизводство. – 2006. – №3. – С.24-26.
- 19 Ильин В.Б. Тяжелые металлы в системе почва-растение. – Новосибирск, 1991. -150 с.
- 20 Калимова И.Б. Токсическое действие тяжелых металлов и устойчивость к ним проростков злаков: автореф. дис... канд. биол. наук. – Санкт-Петербург, 2009. – 17с.
- 21 Климашевский Э.Л. Генетический аспект минерального питания растений. – М.: Наука, 1991. – 305 с.
- 22 Колосов И.И. Поглощительная деятельность корневых систем растений. – М.: Наука, 1962. – 327 с.
- 23 Ковалевский А.Л. Основные закономерности формирования химического состава растений // Тр. Бурятского института БФ СО АН СССР. – Улан-Удэ, 1969. – Вып. 2. – С. 6-28.
- 24 Ковальский В.В. Геохимическая экология. – М.: Наука, 1974. – 325 с.
- 25 Корнеев Н.А., Сироткин А.Н., Корнеева Н.В. Снижение радиоактивности в растениях и продуктах животноводства. – М.: Наука, 1977. -214 с.
- 26 Кулаева О.А. Цыганов В.Е. Молекулярно-генетические основы устойчивости высших растений к кадмию и его аккумуляции // Экологическая генетика. – 2010. – Т. VIII, № 3. – С. 3-15.
- 27 Кумаков В.А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. – М.: Наука, 1985. – 287 с.
- 28 Лукин С.В., Солдат С.В., Пендюрин Е.А. Закономерности накопления цинка в сельскохозяйственных растениях // Агрохимия. -1999. – № 2. – С.79-82.
- 29 Маракаев О.А., Н.С. Смирнова, Н.В. Загоскина Накопление тяжелых металлов листьями древесных растений в условиях промышленного стресса // Экология мегаполисов: фундаментальные основы и инновационные технологии: материалы Всерос. симпозиума, 21-25 ноября 2011 г. – М.: Изд-во «Лесная страна», 2011. – С.94.
- 30 Медведев П.В., Федотов В.А. Исследование влияния природно-географических и сортовых факторов на накопление тяжелых металлов яровой пшеницей // Вестник ОГУ. – 2009. – № 6 (100). – С.222-226.

- 31 Молчан И.М. Селекционно-генетические аспекты снижения содержания экотоксикантов в растениеводческой продукции // *Сельскохозяйственная биология*. -1996. -№ 1. -С.55-66.
- 32 Панин М.С., Бирюкова Е.Н. Валовое содержание и формы соединений тяжелых металлов (Cu, Zn, Pb, Cd) в ризосфере растений реликтового соснового бора Семипалатинского Прииртышья // *Материалы 4 Российской биогеохимической школы «Геохимическая экология и биогеохимической изучение таксонов биосферы»*, Москва, 3-6 сент., 2003. – М.: Наука, 2003. – С.330-331.
- 33 Постнов И.Е., Ионова Г.Б., Калачев Н.Н. Детоксикация остатков гербицидов в почве // *Мониторинг загрязнения почв ксенобиотиками и адсорбционные методы детоксикации*. – Краснодар, 1993. – С.103-106.
- 34 Пристер Б.С., Лошилов Н.А., Немец О.Ф., Поярков В.А. Основы сельскохозяйственной радиологии. – Киев: «Урожай», 1991. – С.290 – 316.
- 35 Ряховский А.В. Содержание тяжелых металлов в почвах и растениях // *Земледелие*. – 2004. – №4. – С.26-31.
- 36 Серегин И.В. Кожевникова А.Д. Механизмы гипераккумуляции и устойчивости растений к тяжелым металлам // *Экология мегаполисов: фундаментальные основы и инновационные технологии: материалы Всерос. симпозиума, 21-25 ноября 2011 г.* – М.: Изд-во «Лесная страна», 2011.- С.131.
- 37 Соловьев В.А. О путях регулирования в тканях растений содержания избыточно поглощаемых ионов // *Физиол. раст.* – 1967. – Т.14, № 6. – С.1093-1103.
- 38 Строгонов Б.П. Физиологические основы солеустойчивости растений. – М.: Наука, 1962. – 248 с.
- 39 Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М. Физиологические основы устойчивости растений к тяжелым металлам. – Петрозаводск, Карельский научный центр РАН, 2011. -77 с.
- 40 Фатеев А.И., Мирошниченко Н.Н., Пашенко Я.В., Христенко С.И., Самохвалова В.Л. Устойчивость системы почва-растение к воздействию тяжелых металлов // *Актуальные проблемы сохранения устойчивости живых систем: Материалы 8 Международной научной экологической конференции, Белгород, 27-29 сент., 2007.* – Белгород: Изд-во БелГУ, 2007. – С. 225-226.
- 41 Хоботов Д.А., Можайский Ю.А., Тобратов С.А. Миграция тяжелых металлов в техногенно загрязняемых агроландшафтах // *Влияние природ. и антропог. факторов на биоэкологические системы*. – 2003. – № 2. – С. 319-321.
- 42 Церлинг В.В. Агрохимические основы диагностики минерального питания сельскохозяйственных культур. – М.: Наука, 1978. – 216 с.
- 43 Чурсина Е.В. Действие цинка, кадмия и свинца на продуктивность различных сортов яровой пшеницы в зависимости от уровня азотного питания при применении регулятора роста: автореф. дис... канд. биол.наук. – Москва, 2012. – 29с.
- 44 Щербаков Эволюционно-генетическая теория биологических систем: гомеостаз, значение для развития теории селекции // *Вест. с.-х. науки*. – 1981. -№ 3. – С.56-67.
- 45 Al-Khateeb, W., H. Al-Qwasemeh. Cadmium, copper and zinc toxicity effects on growth, proline content and genetic stability of *Solanum nigrum* L., a crop wild relative for tomato; comparative study // *Physiol. Mol.Biol. Plants*. – 2014. – Vol. 20, N. 1. – P. 31–39.
- 46 Aniol A. Chromosomal location of aluminium tolerance genes in rye // *Plant breed.* -2004. -Vol. 123, № 2. -P.132-136.
- 47 Bálint, A. F, Kovacs, G, Börner, A, Galiba, G, & Sutka, J. Substitution analysis of seedling stage copper tolerance in wheat // *Acta agronomica hungarica*, – 2003. – Vol. 51, – P.397-404.
- 48 Bálint, A. F, Röder, M. S, Hell, R, Galiba, G, & Börner, A. (2007). Mapping of QTLs affecting copper tolerance and the Cu, Fe, Mn and Zn contents in the shoots of wheat seedlings // *Biol. Plant*. Vol.– 51. –P. 129-134.
- 49 Berzonsky W.A. The genomic inheritance of aluminium tolerance in Atlas 66 wheat // *Genome*. – 1992. – Vol. 35, № 4. – P. 689-693.
- 50 Clarke, J, Leisle, D, & Kopytko, G. Inheritance of cadmium concentration in five durum wheat crosses // *Crop Sci.* – 1997. – Vol. 37. –P. 1722-1726.
- 51 Clarke J.M., W.A. Norvell, F.R. Clarke, W.T. Buckley. Concentration of cadmium and other elements in the grain of near-isogenic durum lines // *Can. J. Plant Sci.* – 2002. – Vol. 82. – P. 27–33.
- 52 Ci, D, Jiang, D, Li, S, Wollenweber, B, Dai, T, & Cao, W. (2012). Identification of quantitative trait loci for cadmium tolerance and accumulation in wheat // *Acta Physiol. Plant.* – Vol. 34. – P.191-202.
- 53 Dufey, I, Hakizimana, P, Draye, X, Lutts, S, & Bertin, P. QTL mapping for biomass and physiological parameters linked to resistance mechanisms to ferrous iron toxicity in rice // *Euphytica*. – 2009. – Vol.167. – P.143-160.
- 54 Ganeva, G, Landjeva, S, & Merakchijaska, M. Effects of chromosome substitutions on copper toxicity tolerance in wheat seedlings // *Biol. Plant*. – 2003. – Vol. 47. – P.621-623.
- 55 Gourley L.M., Rogers S.A., Ruiz G.C. Genetic aspects of aluminium tolerance in sorghum // *Plant and Soil*. – 1990. – Vol. 123, № 2. – P.211-216.
- 56 Hall J.L., Williams L.E. Transition metal transporters in plants // *J. Exp. Bot.* – 2003. – Vol. 54. – P. 2601–2613.
- 57 Hall J.L. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance // *J. Exp. Bot.* – 2002. – Vol. 53, N 366. – P. 1–11.
- 58 Hemphill D.D. Availability of trace elements to plants with respect to soil-plant interaction // *Ann.N.Y. Acad. Sci.* -1972. – Vol. 99, № 1. – P. 46-60.
- 59 Ishikawa, S, Ae, N, & Yano, M. Chromosomal regions with quantitative trait loci controlling cadmium concentration in brown rice (*Oryza sativa*) // *New Phytol.* -2005. – Vol.168. – P. 345-350.
- 60 Ishikawa, S, Abe, T, Kuramata, M, Yamaguchi, M, Ando, T, Yamamoto, T, & Yano, M. A major quantitative trait locus for increasing cadmium-specific concentration in rice grain is located on the short arm of chromosome 7 // *J. Exp. Bot.* – 2010. – Vol. 61. – P. 923-934.

- 61 Ishikawaa, S., Y. Ishimarub, M. Iguraa, M. Kuramataa, T. Abea, T. Senourab, Y. Hased, T. Araoa, N.K. Nishizawab and H. Nakanishib. Ion-beam irradiation, gene identification, and marker-assisted breeding // PNAS. – 2012. – Vol. 109, N 47. – P. 19166-19171.
- 62 Jacoby B. Function of bean roots and stems in sodium retention // Plant Physiol. – 1964. – Vol. 39, № 3. – P. 445-449.
- 63 Knox, R. E, Pozniak, C. J, Clarke, F. R, Clarke, J. M, Houshmand, S, & Singh, A. K. Chromosomal location of the cadmium uptake gene (Cdu1) in durum wheat // Genome. – 2009. – Vol. 52. –P.741-747.
- 64 Kupper H., Mijovilovich A., Meyer-Klaucke W., Kroneck P.M.H. Tissue and age-dependent differences in the complexation of cadmium and zinc in the cadmium/zinc hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* (Ganges ecotype) revealed by X-ray absorption spectroscopy // Plant Physiol. – 2004. – Vol. 134, № 2. – P. 748-757.
- 65 Lin Q., Chen Y.X., Chen H.M., Yu Y.L., Luo Y.M., Wong M.H. Chemical behavior of Cd in rice rhizosphere // Chemosphere. – 2003. – Vol. 50, № 6. – P. 755-761.
- 66 Liu D.-H., Jiang W.-S., Hou W.-G. Uptake and accumulation of copper by roots and shoots of maize (*Zea mais* L.) // J. Environ. Sci. – 2001. – Vol.13, № 2.- P. 228-232.
- 67 Mayowa, N. M, & Miller, T. E. The Genetics of Tolerance to High Mineral Concentrations in the Tribe Triticeae- a Review and Update // Euphytica. -1991. – Vol.57. –P.175-185.
- 68 McLaughlin M.J., Parker D.R., Clarke J.M. Metals and micronutrients: food safety issues // Field Crop. Res. – 1998. – Vol. 60. – P. 143-163.
- 69 Miftahudin A., Scoles G.J., Gustafson J.P. AFLP markers tightly linked to the aluminium-tolerance gene Alt3 in rye (*Secale cereale* L.) // Theor and Appl. Genet. – 2002. – Vol. 104, № 4. – P. 626-631.
- 70 Motto M. Strategie genetiche innovative per migliorare la tolleranza delle piante agli stress // Rend Accad. Naz.sci. XL. Mem.scifisenatur. – 2001. – Vol. 25, № 1. – P. 433-445.
- 71 Ozkutlu F., Ozturk L., Erdem H., McLaughlin M., Cakmak I. Leaf-applied sodium chloride promotes cadmium accumulation in durum wheat grain // Plant Soil. – 2007. – Vol. 290. – P. 323-331.
- 72 Quijano-Guerta C., Kirk G.J.D. Tolerance of rice germplasm to salinity and other soil chemical stresses in tidal wetlands // Fuel Crops Res. – 2002. – Vol. 76, № 2-3. – P.111-121.
- 73 Samac D.A., Tesfaye M. Plant improvement for tolerance to aluminium in acid soils. A review // Plant Cell. Tissue and Organ. Cult. – 2003. – Vol. 75, № 3, – P. 189-207.
- 74 Srivastava S., Nigam R., Prakash S., Srivastava M.M. Mobilization of trivalent chromium in presence of organic acids: A hydroponic study of wheat plant (*Triticum vulgare*) // Bull. Environ. Contam. And Toxicol. -1999. – Vol. 63, № 4. – P.524-530.
- 75 Tanhuanpää, P, Kalendar, R, Schulman, A. H, & Kiviharju, E. A major gene for grain cadmium accumulation in oat (*Avena sativa* L.) // Genome. – 2007. – Vol. 50. – P. 588-594.
- 76 Tezuka, K, Miyadate, H, Katou, K, Kodama, I, Matsumoto, S, Kawamoto, T, Masaki, S, Satoh, H, Yamaguchi, M, Sakurai, K, Takahashi, H, Satoh-nagasawa, N, Watanabe, A, Fujimura, T, & Akagi, H. A single recessive gene controls cadmium translocation in the cadmium hyperaccumulating rice cultivar Cho-Ko-Koku // Theor. Appl. Genet. – 2010. – Vol.120. – P.1175-1182.
- 77 Ueno, D, Koyama, E, Kono, I, Ando, T, Yano, M, & Ma, J. F. (2009). Identification of a novel major quantitative trait locus controlling distribution of cd between roots and shoots in rice // Plant and Cell Physiology. – Vol. 50. – P. 2223-2233.
- 78 Vitoria A. P., Lea P.J., Azevedo R. A. Antioxidant enzymes responses to cadmium in radish tissues // Phytochemistry. -2001. -Vol. 57, N 5. -P. 701-710.
- 79 Wagner G.J., Yeargan R. Variation in cadmium accumulation potential and tissue distribution of cadmium in tobacco // Plant Physiology. – 1986. – Vol. 82. – P. 274-279.
- 80 Willems G., Drager D., Courbot M., Gode' C., Verbruggen N., SaumitouLaprade P. The Genetic Basis of Zinc Tolerance in the Metallophyte *Arabidopsis halleri* ssp. *halleri* (Brassicaceae): An Analysis of Quantitative Trait Loci // Genetics. – 2007. – Vol. 176, N 1. – P. 659-674.
- 81 Wu L., Antonovics J. Zink and copper uptake by *Agrostis stolonifera* tolerant to both zink and copper // New Phytol. – 1975. – № 2. – P. 231-237.
- 82 Wu F., G.P. Zhang. Genotypic variation in kernel heavy metal concentrations in barley and as affected by soil factors // J. Plant Nutr. – 2002. – Vol. 25, N 6. – P. 1163-1173.
- 83 Xu, L, Wang, L, Gong, Y, Dai, W, Wang, Y, Zhu, X, Wen, T, & Liu, L. Genetic linkage map construction and QTL mapping of cadmium accumulation in radish (*Raphanus sativus* L.) // Theoretical and Applied Genetics. – 2012. – Vol.125. – P. 659-670.
- 84 Yang Y.Y., J.Y. Jung, W.Y.Song, H.S., L.Youngsook. Identification of Rice Varieties with High Tolerance or Sensitivity to Lead and Characterization of the Mechanism of Tolerance // Plant Physiol. – 2000. – Vol. 124, N 3. – P. 1019-1026.
- 85 Yoon Y., Cao X., Zhou Q., Ma L.Q. Accumulation of Pb, Cu, and Zn in native plants growing on a contaminated Florida site // Sci. Total Environ. – 2006. – Vol. 368, N 2-3. – P. 456-464.
- 86 Zhan, J., S. Wei, R Niu, Y. Li, S. Wang and J. Zhu. Identification of rice cultivar with exclusive characteristic to Cd using a field-polluted soil and its foreground application // Environ. Sci. Pollut. Res. Int. – 2013. – Vol. 20, N 4. – P. 2645-2650.
- 87 Zhang L., Song F.B. Cadmium uptake and distribution by different maize genotypes in maturing stage // Commun. Soil Sci. Plan. – 2008. – Vol. 39. – P. 1517-1531.

References

- 1 Alekseev V (1987) Tyazhelye metally v pochve i rastenyakh [Heavy metals in soils and plants]. Agropromizdat, Leningrad, 142.

- 2 Barsukova VS (1997) Ustoychivost rasteniy k tyazhelym metallam [The resistance of plants to heavy metals]. Analytical Review. Novosibirsk, Institute of Soil Science and Agricultural Chemistry, 63.
- 3 DI Bashmakov, AS Lukatkin, LA Chernyshova (2004) Pogloshchenie i nakoplenie tyazhelykh metallov rasteniyami zagryaznennykh mest obitaniya [Absorption and accumulation of heavy metals by plants of contaminated habitats]. Food resources of wild nature and ecological safety of the population: materials Intern. Conf., November 16-18, Kirov: ASRIHF, pp. 221.
- 4 Brichkova GG, Maneshina TV, Zuy SI, Krasovskaya LI, Hills M., Hill L., Spivak SG, Kissel MA, Jones JJ, Sorokin AP, Cartel N.A (2003) Transgennye rasteniya dlya fitostabilizatsii pochv zagryaznennykh tyazhelymi metallamy [Transgenic plants for phytostabilization of soils contaminated with heavy metals] Reports of the National Academy of Sciences of Belarus, vol. 47, no. 4, pp. 81-83.
- 5 Budin A.S. (1975) Khimicheskie elementy – toksikanty pochv [Chemical elements – toxicants of soils]. Soil management, no 11, pp. 125-127.
- 6 Buravtsev, V.N. Krylova N.P. (2005) Sovremennye tekhnologicheskie shemy fitoremediatsii zagryaznennykh pochv [Modern technological schemes of phytoremediation of contaminated soils]. Agricultural Biology, no 5, pp. 67-74.
- 7 Wagner R., Mitchell G. (1958) Genetika i obmen veshchestv [Genetics and metabolism]. M.: Nauka, 314.
- 8 LV Vetchinnikova, TYu Kuznetsova, AF Titov (2013) Osobennosti nakopleniya tyazhelykh metallov v listyakh drevesnykh rasteniy na urbanizirovannykh territoriyakh v usloviyakh severa [Features of the accumulation of heavy metals in leaves of woody plants in urbanized areas in the conditions of the north]. Proceedings of the Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, no. 3, pp. 68-73.
- 9 Dikarev AV (2016) Analiz vnutrividovogo polimorfisma yarovogo yachmenya (*Hordeum vulgare* L.) po ustoychivosti k deystviyu svintsa [Analysis of intraspecific polymorphism of spring barley (*Hordeum vulgare* L.) on resistance to lead action]. Thesis PhD diss., Moscow, 24.
- 10 Dmitrieva AG, Kozhanova ON, Dronina NL (2002). Fiziologiya rastitelnykh organizmov i rol metallov [Physiology of plant organisms and the role of metals]. M.: Publishing house Mosk. University, 159.
- 11 Gamzikova Barsukova (1994) Potentsial pshenitsy po ustoychivosti k tyazhelym metallam [Potential of wheat for resistance to heavy metals] Sib. ecologist. Journal, no.3, pp. 245-251.
- 12 Gamzikova OI, Barsukova VS (1996) Izmenenie ustoychivosti pshenitsy k tyazhelym metallam [Change in the resistance of wheat to heavy metals] // Reports by the RAAE. -. – No. 2, – P. 13-15.
- 13 Gamzikova OI, Barsukova VS, Koval SF (1997) Vozmozhnost regulirovaniya ustoychivosti pshenitsy k prisutstviyu kadmia i nikelia v srede [The possibility of regulating the resistance of wheat to the presence of cadmium and nickel in the environment] Perfection of the methodology of agrochemical research: materials of scientific. Conf. Belgorod, Sept., 1995, Moscow, pp. 166-170.
- 14 RH. Giniyatullin, AYu. Kulagin (2010) Otsenka sodержaniya metallov v nadzemnykh organakh berezy povisloy v usloviyakh polimetallicheskogo zagryazneniya okruzhayushchey srede [Estimation of the metal content in the aerial organs of the birch layer in the conditions of polymetallic pollution of the environment]. Agrarian Russia, no 6, pp.21-25.
- 15 Glazkova NE (2004) Ekologicheskie aspekty regulirovaniya podvizhnosti tyazhelykh metallov i myshcheyaka na seroiy lesnoy pochve lesostepi Srednego Povolzhya [Ecological aspects of controlling the heavy metals mobility and arsenic on gray forest soils of the forest-steppe of the Middle Volga Region]. Thesis PhD diss., Saratov, 20.
- 16 Zhuchenko AA (2003) Problemy adaptatsii v selektsii i rasteniyevodstve [Problems of adaptation in breeding and plant growing]. Proceedings of the conference “Actual problems of genetics”, Moscow, vol. 1, pp. 312-315.
- 17 Zabolotnaya ON (2004) Khrom v pochvakh i selskokhozyaystvennoy rastitelnosti Rostovskoy oblasti [Chromium in Soils and Agricultural Vegetation of the Rostov Region] Problems of Geology, Minerals and Ecology of the South of Russia and the Caucasus: Materials 4 Int. sci. Conf. Novocheerkassk, February 4-6, 2004. Engineering geology, hydrogeology, problems of development of hydromineral resources and ecology, Novocheerkassk: Publishing House of Scientific Production Association “TEMP”, vol. 3. pp. 178-184.
- 18 Zudilin, SN Tolpekin AA (2006) Nakoplenie travami tyazhelykh metallov [Herbal accumulation of heavy metals]. Feeding of farm animals and fodder production, no 3, pp. 24-26.
- 19 Ilyin V.B. (1991) Tyazholye metally v sisteme pochva-rastenie [Heavy metals in the soil-plant system]. Novosibirsk: Nauka, 150.
- 20 Kalimova IB (2009) Toksicheskoe deystvie tyazhelykh metallov i ustoychivost k nim prorostkov zlakov [The toxic effect of heavy metals and the resistance of grass seedlings to them]. Thesis PhD diss., St. Petersburg, 17.
- 21 Klimashevsky EL (1991) Geneticheskiy aspekt mineralnogo pitaniya rasteniy [Genetic aspect of mineral nutrition of plants]. Moscow: Nauka, 305.
- 22 Kolosov II (1962) Poglotalnaya deyatel'nost kornevykh system rasteniy [Absorption activity of root systems of plants]. Moscow: Nauka, 327.
- 23 Kovalevsky AL (1969) Osnovnye zakonomernosti formirovaniya khimicheskogo sostava rasteniy [The main regularities in the formation of the chemical composition of plants] Proceedings of the Buryat Institute of the BB of the NB of the USSR Academy of Sciences, Ulan-Ude, no 2, pp. 6-28.
- 24 Kovalsky VV (1974) Geokhimicheskaya ekologiya [Geochemical ecology]. Moscow: Nauka, 325.
- 25 Korneev NA, Sirotkin AN, Korneeva NV (1977). Snizhenie radioaktivnosti v rasteniyakh i produktakh zhivotnovodstva [Reduction of radioactivity in plants and livestock products]. Moscow: Nauka, 214.
- 26 Kulaeva OA, Tsyganov VE (2010) Molekulyarno-geneticheskie osnovy ustoychivosti vysshykh rasteniy k kadmiiu i ego akkumulyatsii [Molecular-genetic bases of stability of higher plants to cadmium and its accumulation]. Ecological genetics, vol. VIII, no. 3, pp. 3-15.

- 27 Kumakov VA (1985) Fiziologicheskoe obosnovanie modeley sortov [Physiological substantiation of models of wheat varieties]. Moscow: Nauka, 287.
- 28 Lukin SV, Soldat SV, Penduryin EA (1999) Zakonomernosti nakopleniya tsinka v selskokhozyastvennykh rasteniyaikh [Laws of zinc accumulation in agricultural plants]. Agrochemistry, no 2, pp.79-82.
- 29 Marakayev OA, NS. Smirnova, NV, Zagoskina (2011) Nakoplenie tyazhelykh metallov listyami drevesnykh rasteniy v usloviyakh promyshlennogo stressa [Accumulation of heavy metals by leaves of woody plants under industrial stress] Ecology of megacities: fundamental foundations and innovative technologies: materials Vseros. Symposium, November 21-25, Moscow: Publishing house "Forest Country", pp.94.
- 30 Medvedev PV, Fedotov VA (2009) Issledovanie vliyaniya geograficheskikh i sortovykh faktorov na nakoplenie tyazhelykh metallov yarovoiy pshenitseiy [Investigation of the influence of natural-geographical and varietal factors on the accumulation of heavy metals by spring wheat]. Bull.OSU, no. 6 (100), pp. 222-226.
- 31 Molchan IM (1996) Selektionno – geneticheskie aspekty snizheniya sodержaniya ekotoksikantov v rasteniyevodcheskoy produkcii [Breeding – genetic aspects of reducing the content of ecotoxicants in crop production]. Agric.Bio., no 1, pp. 55-66.
- 32 Panin MS, Biryukova EN (2003) Valovoe sodержanie i formy soedineniy tyazhelykh metallov (Cu, Zn, Pb, Cd) v rizosfere rasteniy reliktoivogo osnovnogo bora Semipalatinskogo Priirtyshya [The total content and form of heavy metal compounds (Cu, Zn, Pb, Cd) in the rhizosphere of relict pine forest plants of Semipalatinsk Priirtyshje]. Materials of 4 Russian biogeochemical school "Geochemical ecology and biogeochemical study biosphere taxa", Moscow, 3-6 September, Moscow: Nauka, pp. 330-331.
- 33 Postnov IE, Ionova GB, Kalachev NN (1993) Detoksikatsiya ostatkov gerbitsidov v pochve [Detoxication of herbicides residues in soil]. Monitoring of soil contamination with xenobiotics and adsorption methods of detoxification, Krasnodar, pp.103-106.
- 34 Priester BS, Loschilov NA, Nemets OF, Poyarkov VA (1991) Osnovy selskokhozyaystvennoy radiologii [Fundamentals of Agricultural Radiology]. Kiev: "The Harvest", pp. 290 – 316.
- 35 Ryakhovsky AV. (2004) Soderzhanie tyazhelykh metallov v pochvakh i rasteniyakh [The content of heavy metals in soils and plants]. Agriculture, no 4, pp. 26-31.
- 36 Seregin IV Kozhevnikova AD (2011) Mekhanizmy giperakkumulyatsii i ustoychivosty rasteniy k tyazhelym metallam [Mechanisms of hyperaccumulation and plant resistance to heavy metals]. Ecology of megacities: the fundamental foundations and innovative technologies: materials of the All-Russian Symposium, November 21-25, M.: Publishing house "Forest Country", pp. 131.
- 37 Soloviev VA (1967) O putyakh regulirovaniya v tkanyakh rasteniy sodrzhaniya izbytochno pogloshchaemykh ionov [About regulatory pathways in the plant tissues of excess absorbed ions content]. Plant physiology, vol.14, no 6, p.1093-1103.
- 38 Strogonov BP (1962) Fiziologicheskoe osnovy soleustoychivosty rasteniy [Physiological basis of salt tolerance of plants]. Moscow: Nauka, 248.
- 39 Titov AF, Talanova VV, Kaznina NM (2011) Fiziologicheskoe osnovy ustoychivosty rasteniy k tyazhelym metallam [Physiological basis of plant resistance to heavy metals]. Petrozavodsk, Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, 77.
- 40 Fateev AI, Miroshnichenko NN, Pashchenko YaV, Khristenko SI, Samokhvalova VL (2007) Ustoychivost sistemy pochva-rastenie k vozdeystviyu tyazhelykh metallov [The stability of the soil-plant system to the effect of heavy metals]. Actual problems of preservation of the stability of living systems: Proceedings of the 8th International Scientific Ecological Conference, Belgorod, September 27-29, 2007. – Belgorod: BelSU Publishing House, 226 P.
- 41 Khobotov DA, Mozhaisky YuA, Tebratov SA (2003) Migratsiya tyazhelykh metallov v tekhnogenno zagryaznyaemykh agrolandshaftakh [Migration of heavy metals in technogeneously polluted agrolandscapes]. Influence of nature and anthropog. factors on socioecosystems, no. 2, pp. 319-321.
- 42 Tserling VV (1978) Agrokhimicheskie osnovy diagnostiki mineralnogo pitaniya selskokhozyaystvennykh kultur [Agrochemical basis of diagnostics of agricultural crops mineral nutrition]. Moscow: Nauka, 216.
- 43 Chursina EV (2012) Deystvie tsinka, kadmiya i svintsna na produktivnost razlichnykh sortov yarovoy pshenitsy v zavisimosti ot urovnya azotnogo pitaniya pri primenenii regulatora rosta [The effect of zinc, cadmium and lead on the productivity of different varieties of spring wheat, depending on the level of nitrogen nutrition when using a growth regulator]. Thesis PhD diss., Moscow, 29.
- 44 Shcherbakov EM (1981) Evolutionno-geneticheskaya teoriya biologicheskikh system: gomeostaz, znachenie dlya razvitiya selektsii [Evolutionary-genetic theory of biological systems: homeostasis, significance for the development of breeding theory]. Bulletin of Agricultural Science, no 3, pp.56-67.
- 45 Al-Khateeb W, Al-Qwasemeh H (2014) Cadmium, copper and zinc toxicity effects on growth, proline content and genetic stability of Solanum nigrum L., a crop wild relative for tomato; comparative study. Physiol. Mol.Biol. Plants., vol. 20, no 1. pp. 31–39.
- 46 Aniol A. (2004) Chromosomal location of aluminium tolerance genes in rye. Plant breed., vol. 123, no 2, pp.132-136.
- 47 Bálint A, Kovacs F, Börner A, Galiba G, & Sutka J. (2003) Substitution analysis of seedling stage copper tolerance in wheat. Acta agronomica hungarica, vol. 51, pp.397-404.
- 48 Bálint A., Röder F, Hell MSR, Galiba G, & Börner A. (2007). Mapping of QTLs affecting copper tolerance and the Cu, Fe, Mn and Zn contents in the shoots of wheat seedlings. Biol. Plant., vol. 51, pp. 129-134.
- 49 Berzonsky WA (1992) The genomic inheritance of aluminium tolerance in Atlas 66 wheat. Genome, vol. 35, no 4, pp. 689-693.
- 50 Clarke J, Leisle D, & Kopytko G. (1997) Inheritance of cadmium concentration in five durum wheat crosses. Crop Sci., vol. 37, pp. 1722-1726.

- 51 Clarke JM., Norvell WA, Clarke FR, & Buckley WT (2002) Concentration of cadmium and other elements in the grain of near-isogenic durum lines. *Can. J. Plant Sci.*, vol. 82, pp. 27–33.
- 52 Ci D, Jiang D, Li S, Wollenweber B, Dai T, & Cao W. (2012). Identification of quantitative trait loci for cadmium tolerance and accumulation in wheat. *Acta Physiol. Plant.*, vol. 34, pp.191-202.
- 53 Dufey I, Hakizimana P, Draye X, Lutts S, & Bertin P. (2009) QTL mapping for biomass and physiological parameters linked to resistance mechanisms to ferrous iron toxicity in rice. *Euphytica.*, vol.167, pp.143-160.
- 54 Ganeva G, Landjeva S, & Merakchijska M. (2003) Effects of chromosome substitutions on copper toxicity tolerance in wheat seedlings. *Biol. Plant.*, vol. 47, pp. 621-623.
- 55 Gourley LM, Rogers SA, & Ruiz GC (1990) Genetic aspects of aluminium tolerance in sorghum. *Plant and Soil.*, vol. 123, no 2, pp. 211-216.
- 56 Hall JL, Williams LE (2003) Transition metal transporters in plants. *J. Exp. Bot.*, vol. 54, pp. 2601–2613.
- 57 Hall JL. (2002) Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance. *J. Exp. Bot.*, vol. 53, no 366, pp. 1–11.
- 58 Hemphill DD (1972) Availability of trace elements to plants with respect to soil-plant interaction. *Ann.N.Y. Acad. Sci.*, vol. 99, no 1, pp. 46-60.
- 59 Ishikawa S, Ae N, & Yano M. (2005) Chromosomal regions with quantitative trait loci controlling cadmium concentration in brown rice (*Oryza sativa*). *New Phytol.*, vol.168, pp. 345-350.
- 60 Ishikawa S, Abe T, Kuramata M, Yamaguchi M, Ando T, Yamamoto T, & Yano M. (2010) A major quantitative trait locus for increasing cadmium-specific concentration in rice grain is located on the short arm of chromosome 7. *J. Exp. Bot.*, vol. 61, pp. 923-934.
- 61 Ishikawa S, Ishimaru Y, Igura M, Kuramata M, Abe T, Senourab T, Hased Y, Araoa T, Nishizawab NK, & Nakanishib H. (2012) Ion-beam irradiation, gene identification, and marker-assisted breeding. *PNAS.*, vol. 109, no 47, pp. 19166-19171.
- 62 Jacoby B. (1964) Function of bean roots and stems in sodium retention. *Plant Physiol.*, vol. 39, no 3, pp. 445-449.
- 63 Knox RE, Pozniak CJ, Clarke FR, Clarke JM, Houshmand S, & Singh AK (2009) Chromosomal location of the cadmium uptake gene (*Cdu1*) in durum wheat // *Genome.*, vol. 52, pp.741-747.
- 64 Kupper H, Mijovilovich A, Meyer-Klaucke W, & Kroneck PMH. (2004) Tissue and age-dependent differences in the complexation of cadmium and zinc in the cadmium/zinc hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens* (Ganges ecotype) revealed by X-ray absorption spectroscopy. *Plant Physiol.*, vol. 134, no 2, pp. 748-757.
- 65 Lin Q, Chen YX, Chen HM, Yu YL, Luo YM, & Wong MH (2003) Chemical behavior of Cd in rice rhizosphere. *Chemosphere*, vol. 50, no 6, pp. 755-761.
- 66 Liu D-H., Jiang W-S., Hou W-G. (2001) Uptake and accumulation of copper by roots and shoots of maize (*Zea mais* L.). *J. Environ. Sci.*, vol.13, no 2, pp. 228-232.
- 67 Mayowa, NM, Miller TE (1991) The Genetics of Tolerance to High Mineral Concentrations in the Tribe Triticeae – a Review and Update. *Euphytica*, vol. 57, pp.175-185.
- 68 McLaughlin MJ, Parker DR, & Clarke JM (1998) Metals and micronutrients: food safety issues. *Field Crop. Res.*, vol. 60, pp. 143-163.
- 69 Miftahudin A, Scoles GJ, & Gustafson JP (2002) AFLP markers tightly linked to the aluminium-tolerance gene *Alt3* in rye (*Secale cereale* L.). *Theor and Appl. Genet.*, vol. 104, no 4, pp. 626-631.
- 70 Motto M. (2001) Strategie geneticae innovative per migliorare la tolleranza delle piante agli stress. *Rend Accad. Naz. sci. XL. Mem.scifisnatur.*, vol. 25, no 1, pp. 433-445.
- 71 Ozkutlu F, Ozturk L, Erdem H, McLaughlin M, & Cakmak I. (2007) Leaf-applied sodium chloride promotes cadmium accumulation in durum wheat grain. *Plant Soil.*, vol. 290, pp. 323-331.
- 72 Quijano-Guerta C, Kirk GJD (2002) Tolerance of rice germplasm to salinity and other soil chemical stresses in tidal wetlands. *Fuel Crops Res.*, vol. 76, no 2-3, pp.111-121.
- 73 Samac DA, Tesfaye M (2003) Plant improvement for tolerance to aluminium in acid soils. A review. *Plant Cell. Tissue and Organ.Cult.*, vol. 75, no 3, pp. 189-207.
- 74 Srivastava S, Nigam R, Prakash S, & Srivastava MM (1999) Mobilization of trivalent chromium in presence of organic acids: A hydroponic study of wheat plant (*Triticum vulgare*). *Bull. Environ. Contam. And Toxicol.*, vol. 63, no 4, pp.524-530.
- 75 Tanhuanpää P, Kalendar R, Schulman AH, & Kiviharju E. (2007) A major gene for grain cadmium accumulation in oat (*Avena sativa* L.). *Genome*, vol. 50, pp. 588-594.
- 76 Tezuka K, Miyadate H, Katou K, Kodama I, Matsumoto S, Kawamoto T, Masaki S, Satoh H, Yamaguchi M, Sakurai K, Takahashi H, Satoh-nagasawa N, Watanabe A, Fujimura T, & Akagi H (2010) A single recessive gene controls cadmium translocation in the cadmium hyperaccumulating rice cultivar Cho-Ko-Koku. *Theor. Appl. Genet.*, vol.120, pp.1175-1182.
- 77 Ueno D, Koyama E, Kono I, Ando T, Yano M, & Ma, JF (2009) Identification of a novel major quantitative trait locus controlling distribution of cd between roots and shoots in rice. *Plant and Cell Physiology*. vol. 50, pp. 2223-2233.
- 78 Vitoria AP, Lea PJ, & Azevedo RA (2001) Antioxidant enzymes responses to cadmium in radish tissues. *Phytochemistry*, vol. 57, no 5, pp. 701-710.
- 79 Wagner GJ, Yeagan R. (1986) Variation in cadmium accumulation potential and tissue distribution of cadmium in tobacco. *Plant Physiology.*, vol. 82, pp. 274-279.
- 80 Willems G, Drager D, Courbot M, Gode C, Verbruggen N, & SaumitouLaprade P (2007) The Genetic Basis of Zinc Tolerance in the Metallophyte *Arabidopsis halleri* ssp. *halleri* (Brassicaceae): An Analysis of Quantitative Trait Loci. *Genetics*, vol. 176, no 1. pp. 659–674.
- 81 Wu L, Antonovics J (1975) Zinc and copper uptake by *Agrostis stolonifera* tolerant to both zinc and copper. *New Phytol.*, no 2, pp. 231-237.

- 82 Wu F., G.P. Zhang. (2002) Genotypic variation in kernel heavy metal concentrations in barley and as affected by soil factors. *J. Plant Nutr.*, vol. 25, no 6, pp. 1163-1173.
- 83 Xu L., Wang L., Gong Y., Dai W., Wang Y., Zhu X., Wen T., & Liu L. (2012) Genetic linkage map construction and QTL mapping of cadmium accumulation in radish (*Raphanus sativus* L.). *Theoretical and Applied Genetics.*, vol.125, pp. 659-670.
- 84 Yang YY, Jung JY, Song WY, Suh HS, & Lee Y. (2000) Identification of Rice Varieties with High Tolerance or Sensitivity to Lead and Characterization of the Mechanism of Tolerance. *Plant Physiol.*, vol. 124, no 3, pp. 1019-1026.
- 85 Yoon Y, Cao X, Zhou Q, & Ma LQ (2006) Accumulation of Pb, Cu, and Zn in native plants growing on a contaminated Florida site. *Sci. Total Environ.*, vol. 368, no 2–3, pp. 456-464.
- 86 Zhan J, Wei S, Niu R, Li Y, Wang S. & Zhu J (2013) Identification of rice cultivar with exclusive characteristic to Cd using a field-polluted soil and its foreground application. *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.*, vol. 20, no 4, pp. 2645-2650.
- 87 Zhang L, Song FB (2008) Cadmium uptake and distribution by different maize genotypes in maturing stage. *Commun. Soil Sci. Plan.*, vol. 39, pp. 1517-1531.