

## VASARINIŲ MIEŽIŲ FOTOSINTEZĖS INTENSYVUMO IR STRESO FAZIŲ POKYČIAI ESANT SKIRTINGAM KADMIO POVEIKIUI

Irena JANUŠKAITIENĖ, Romualdas JUKNYS, Asta PIPIRAITĖ

Vytauto Didžiojo universitetas

Daukanto g. 28, Kaunas

El. paštas: I.Januskaitiene@gmf.vdu.lt; R.Juknys@gmf.vdu.lt

### Santrauka

Šio darbo tikslas – ištirti sunkiojo metalo kadmio poveikį vasarinių miežių (*Hordeum vulgare* L.) fotosintezės intensyvumui bei augimui ir nustatyti pagrindinių streso fazių pokyčius, esant skirtingam šio metalo poveikio stiprumui. Vasariniai miežiai buvo sėjami į vegetacinius indus su paruoštu neutralaus rūgštumo durpių substratu, o po sudygimo praėjus 7 dienoms palaistyti skirtingų Cd koncentracijų tirpalais. Keičiantis kadmio koncentracijai, keičiasi ir streso fazių eiga. Esant labai silpnam (1 mM Cd) poveikiui, aliarmo fazė nepasireiškia, ir jau 1-ąją bei 2-ąją dienomis matyti fotosintezės intensyvumo stimuliavimas ( $p < 0,05$ ), būdingas pasipriešinimo fazei. Esant silpnam poveikiui (2 mM Cd), jau pirmą poveikio dieną pasireiškia aliarmo fazė (paveiktų miežių fotosintezės intensyvumas mažesnis už kontrolinio varianto;  $p < 0,05$ ). Antrąją dieną fotosintezės intensyvumas labai smarkiai aktyvinamas (28 % daugiau, palyginti su kontroliniu variantu) – augalas priešinasis stresoriui. Miežių prisitaikymo laikotarpis, esant labai silpnam, silpnam ir vidutiniam poveikiui, trunka apytiksliai savaitę. Didžiausi fotosintezės intensyvumo skirtumai tarp kontrolinių ir paveiktų kadmio augalų išryškėja esant labai stipriam 20 mM Cd poveikiui ( $p < 0,05$ ), kada jau nuo 3-ios poveikio dienos galima pastebėti išsekimo fazę – fotosintezės intensyvumas svyruoja apie nulį.

Reikšminiai žodžiai: fotosintezės intensyvumas, kadmio, sausoji biomasa, streso fazės.

### Įvadas

Nors nemaža dalis sunkiųjų metalų (varis, cinkas, geležis ir kt.) yra būtini mikroelementai augalų augimui ir vystymuisi, tačiau jų perteklius sukelia toksinius simptomus: stabdo augimą, slopina fotosintezę, keičia žiotelių veikimą, vandens balansą, slopina medžiagų apykaitą ir trikdo augalų augimą bei vystymąsi /Aidid, Okamoto, 1992; Prasad et al., 2001/. Vienas iš toksiškiausių sunkiųjų metalų yra kadmio (Cd). Maždaug 70 % kadmio žmogus suvartoja su augaliniu maistu /Wagner, 1993; Ouzounidou et al., 1997/. Ši metalą augalai absorbuoja iš dirvos vandens. Kadmio taršos šaltiniai yra fosfatinės trąšos, kuriose visada kaip natūralios priemaišos yra kadmio jonų ir tręšimui naudojamas pramonės nuotekų dumblas /Prasad, 1995; Salt et al., 1995; Baryla et al., 2001/. Su nutekamųjų vandenų 1 kg sausųjų medžiagų kadmio patenka 2–1500 mg, su fosforo trąšomis – 0,1–170 mg, kalkinėmis medžiagomis – 0,04–0,1 mg, azoto trąšomis – 0,05–8,5 mg, organinėmis trąšomis – 0,3–0,8 mg /Mažvila, 2001/. Į dirvą kadmio patenka ir iš atmosferos nuosėdų. Kadangi augalai daugiau kadmio pasi-

savina tada, kai dirvos pH yra mažesnis, rūgštieji lietūs netiesiogiai didina kadmio koncentraciją maiste.

Kadmio jonai lapuose akumuliuojami daug labiau nei kitose augalo dalyse /Marschner, 1983/. Daugiausia kadmio sukkelto fitotoksinio poveikio tyrimų yra sutelkta į fotosintezės slopinimo mechanizmą. Įvairių eksperimentų metu nustatyta, kad Cd neigiamai veikia žiotelių funkciją /Costa, Morel, 1994/, elektronų transportą /Krupa, Baszynski, 1995; Mysliwa-Kurdziel et al., 2002/ ir Kalvino ciklą /Sheoran et al., 1990/. Ilgalaikė Cd ekspozicija visam augalui gali paveikti chlorofilo sintezę ir tokiu būdu daro didelę įtaką chloroplasto vystymuisi jaunuose lapeliuose ir fotosintezės slopinimui /Padmaja et al., 1990; Boddi et al., 1995; Molas, 2002; Burzynski, Klobus, 2004/. Fotosintezės slopinimas vyksta netiesiogiai dėl chlorofilo kiekio sumažėjimo arba kaip sumažėjusio žiotelių laidumo rezultatas /Sheoran ir kt., 1990/. Vis dėlto panašu, kad  $Cd^{2+}$  jonai slopina FS II pakeisdami  $Ca^{2+}$  jonus, kurie taip pat reikalingi elektronų srautui /Ouzounidou et al., 1997/. Be to, Cd ryškiai keičia vandens balansą /Barcelo, Poschenrieder, 1990; Costa, Morel, 1993; Burzynski, Klobus, 2004/. Šio toksinio metalo poveikis gali sukelti vandens deficito stresą. Patekęs į augalus kadmio veikia transpiracijos procesus, keisdamas ne tik vandens balansą, bet ir nitratų pasisavinimo galimybes /Hernandez et al., 1997; Poschenrieder, Barcelo, 1999; Burzynski, Klobus, 2004/.

Dėl toksinio kadmio poveikio mažėja sausosios biomasės kiekis. Tai patvirtina augimo parametrų sumažėjimas /Zornoza et al., 2002; Burzynski, Klobus, 2004/. Tačiau esama duomenų, kad mažos Cd koncentracijos skatina augalų augimą: didėja šaknų tankis, sukauptos biomasės kiekis, lapų plotas /Breckle, 1991; Arduini et al., 1994; Ivanov et al., 2001; Wu et al., 2003/. Matyti, kad ne visi autoriai yra vienodos nuomonės apie kadmio poveikį augalų augimui bei fotosintezės intensyvumui.

Keičiantis aplinkos sąlygoms, augalai stengiasi prisitaikyti ar kitaip įveikti stresą. Pagal H. Selye streso koncepciją /Selye, 1936; Lichtenthaler, 1996/, stresoriui paveikus augalą, eina trys streso fazės: aliarmo, pasipriešinimo bei išsekimo. Jei stresorius ar jų kompleksas yra pašalinami, o jų pažeidimas nebuvo per stiprus, vėliau eina regeneracinė (atsinaujinimo) fazė /Larcher, 1995; Lichtenthaler, 1996/. Nagrinėjant gamtinių ir antropogeninių veiksnių poveikio gyviesiems organizmams dėsningumus, labai svarbi yra streso sąvoka bei jo eiga. Augalų tolerancija stresui priklauso ne tik nuo augalo rūšies, bet ir nuo stresoriaus poveikio stiprumo ar veikimo trukmės. Vieni autoriai teigia, kad augalai fiziologiškai prisitaiko prie stresorių poveikio labai greitai, per kelias minutes /Kuznetsov, 2001; Talanova et al., 2001/, kiti teigia, jog turi praėti kelios savaitės /Amzallag, 1999/. Tyrimų apie augalų streso fazių eigą, esant sunkiuju metalų poveikiui, ligi šiol yra atlikta labai nedaug, o streso eigos mechanizmas nėra galutinai išaiškintas.

Darbo tikslas – ištirti sunkiojo metalo kadmio poveikį vasarinių miežių fotosintezės intensyvumui bei augimui ir nustatyti pagrindinių streso fazių pokyčius, esant skirtingam šio metalo poveikio stiprumui.

### **Tyrimų metodai ir sąlygos**

Buvo pasirinkta vasarinių miežių (*Hordeum vulgare* L.) veislė 'Aura', pasižyminti jautrumu sunkiesiems metalams. Siekiant išsiaiškinti kadmio poveikį vasarinių

miežių fotosintezės intensyvumui, eksperimentai 2006–2007 metais buvo atlikti VDU Aplinkotyros katedros laboratorijoje.

Atliekant eksperimentus, vasariniai miežiai buvo sodinami po 25 sėklas į 5 l talpos vegetacinius indus su paruoštu neutralaus rūgštumo durpių substratu. Pasėti augalai viso eksperimento metu buvo auginami specialioje patalpoje (fotoperiodas – 14 val.). Siekiant nustatyti skirtingų Cd koncentracijų įtaką miežių fotosintezės intensyvumui, buvo paruošti skirtingos kadmio koncentracijos tirpalai, ir praėjus septynioms dienoms po sudygimo jais sulaistytas durpių substratas. Į 5 l talpos durpių vegetacinį indą buvo pilamas 1 litras tirpalo. Tirtas labai silpnos (1 mM), silpnos (2 mM), vidutinės (5 mM), stiprios (10 mM) ir labai stiprios (20 mM) kadmio koncentracijos poveikis. Kontroliniai augalai buvo laistomi vandeniu. Pagrindiniai tiriami augalų rodikliai – fotosintezės intensyvumas ir sausoji antžeminė biomasė.

Palaisčius miežius tam tikros koncentracijos kadmio tirpalu, fotosintezės intensyvumas (CO<sub>2</sub> asimiliavimo greitis lape) matuotas fotosintezės intensyvumo matavimo įrenginiu LI-6400 (LI-COR, JAV). Fotosintezės intensyvumas registruotas kas 30 sekundžių, o kiekvieną dieną matavimai truko 4 valandas. Iš šių duomenų buvo vedamas tos dienos momentinio fotosintezės intensyvumo vidurkis. Vieno eksperimento trukmė – 10 dienų. Atliktų eksperimentų parametrai pateikiami 1 lentelėje.

**1 lentelė.** Eksperimentų parametrai  
**Table 1.** Parameters of experiments

Cd konc. tirpale <i>Cd conc. in solution</i> mM	Oro srauto greitis <i>Air flow rate</i> μmol s <sup>-1</sup>	Bloko ir lapo temp. <i>Block and leaf temp.</i> °C	CO <sub>2</sub> konc. bandinio kameroje <i>CO<sub>2</sub> conc. in sample cell</i> μmol CO <sub>2</sub> mol <sup>-1</sup>	Vid. santykinis drėgnis mėginio kameroje <i>Relative humidity in sample cell</i> %	Apšviestumas kvantais <i>Lightness in quant</i> μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
1	350	25	300–400	30	200
2	400	25	300–400	29	199
5	400	25	300–400	22	183
10	400	25	300–400	22	180
20	400	25	300–400	25	198

Streso fazių eiga buvo vertinama pagal H. Selye'o streso koncepciją /Selye, 1936; Lichtenthaler, 1996/, teigiančią, jog, stresoriui paveikus augalą, eina trys streso fazės: aliarmo, pasipriešinimo bei išsekimo.

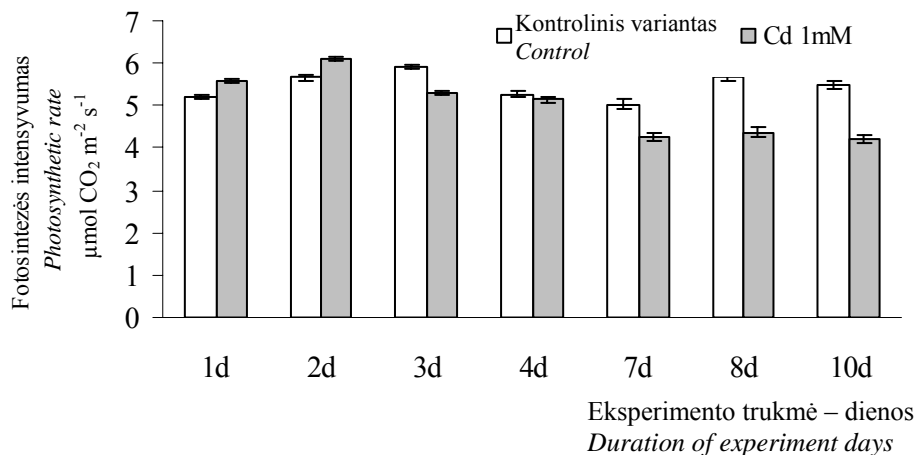
Vieno augalo sausosios biomasės vidurkis buvo skaičiuojamas iš penkių augalų. Vasariniai miežiai buvo džiovinami termostate +50 °C temperatūroje 1–3 dienas, atsižvelgiant į miežių svorį.

Matematinei duomenų analizei bei grafiniam gautų rezultatų pateikimui buvo naudojami programiniai paketai *Statistica 6.0* ir *Excel*.

### Tyrimų rezultatai ir jų aptarimas

Duomenys apie 1 mM koncentracijos kadmio tirpalo poveikį fotosintezės intensyvumui, lyginant su kontroliniu variantu, pateikti 1 paveiksle. Vasarinius miežius

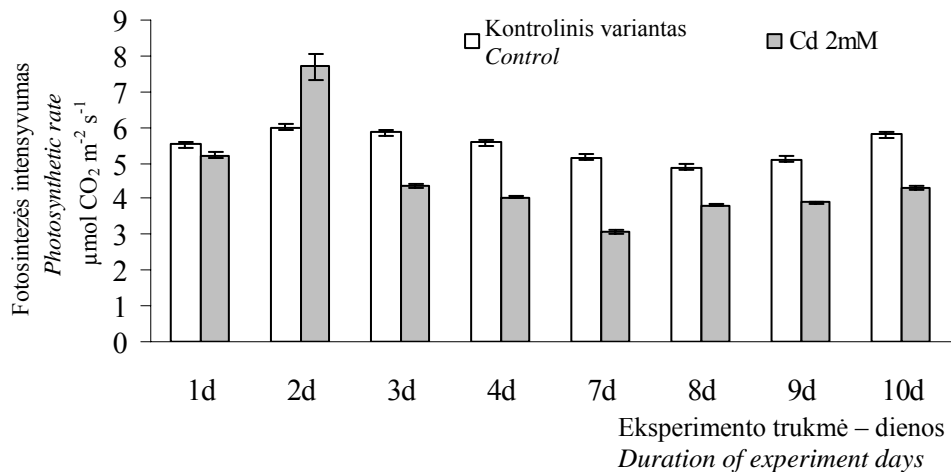
paveikus labai silpnos koncentracijos (1 mM) kadmiu, poveikio pradžioje (pirmąją ir antrąją dieną) galima pastebėti nedidelį fotosintezės intensyvumo padidėjimą – 0,36 ir 0,45  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (atitinkamai 7 ir 8 % daugiau, palyginti su kontroliniu variantu). Vidurkiai skiriasi statistiškai iš esmės ( $p < 0,05$ ). Trečią eksperimento dieną pradeda reikštis neigiamas kadmio poveikis, o fotosintezės intensyvumas tampa mažesnis nei kontrolinio varianto. Eksperimento pabaigoje (nuo 7 dienos) 1 mM koncentracijos kadmio tirpalu paveiktame variante nusistovėjo apie 4  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  fotosintezės intensyvumas, t. y. maždaug 23 % mažesnis, palyginti su kontroliniu variantu. Fotosintezės intensyvumo vidurkiai statistiškai iš esmės (išskyrus ketvirtą bandymų dieną) skyrėsi nuo kontrolinio varianto.



**1 paveikslas.** Fotosintezės intensyvumas paveikus 1 mM koncentracijos kadmio tirpalu (Cd 1mM), palyginti su kontroliniu variantu

**Figure 1.** Photosynthetic rate under impact of 1mM concentration of cadmium (Cd 1mM) compared to reference treatment (without cadmium)

Didėjant kadmio koncentracijai ne tik stiprėja jo neigiamas poveikis, bet ir keičiasi streso fazių eiga. 2 paveiksle pateiktas fotosintezės intensyvumo pokyčių, paveikus 2 mM koncentracijos kadmio tirpalu (palyginti su kontroliniu variantu), grafikas. Pirmą šio sąlygiškai silpno (2 mM) tirpalo poveikio dieną kadmio fotosintezės intensyvumą veikia šiek tiek slopinančiai – 5 % mažiau, palyginti su kontroliniu variantu. Vidurkiai skiriasi statistiškai iš esmės ( $p < 0,05$ ). Tačiau jau antrą poveikio dieną matyti ryškus fotosintezės intensyvumo stimuliavimas – 1,7  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , t. y. net 28 % daugiau, palyginti su kontroliniu variantu. Vidurkiai skiriasi statistiškai iš esmės ( $p < 0,05$ ). Nuo trečios poveikio dienos fotosintezės intensyvumas pradeda mažėti, kol septintąją dieną pasiekia minimumą – 3,06  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , – tai net 2,1  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (41 %) mažiau nei kontrolinio varianto. Vidurkiai skiriasi statistiškai iš esmės ( $p < 0,05$ ). Nuo aštuntos poveikio dienos fotosintezės intensyvumas pradeda didėti, o eksperimento pabaigoje nusistovi apie 4  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , t. y. maždaug 24 % mažiau nei kontrolinio varianto. Visi vidurkiai skiriasi statistiškai iš esmės ( $p < 0,05$ ).



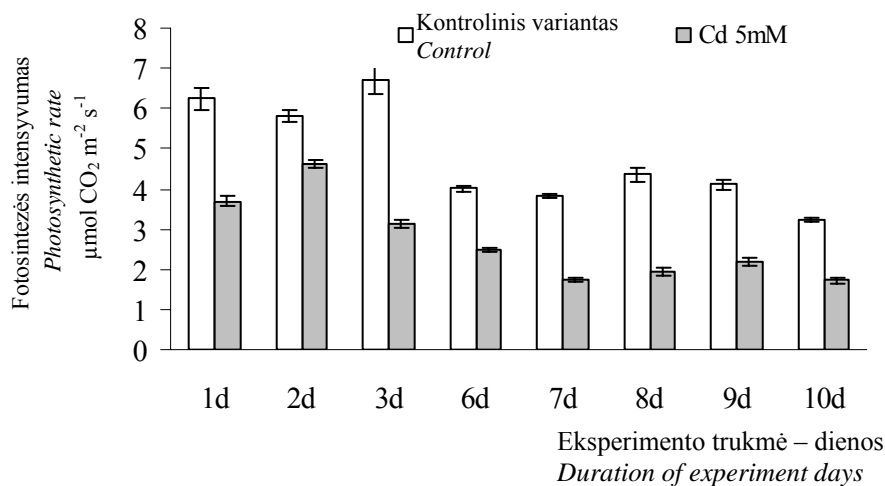
**2 paveikslas.** Fotosintezės intensyvumas paveikus 2 mM koncentracijos kadmio tirpalu (Cd 2mM), palyginti su kontroliniu variantu

**Figure 2.** Photosynthetic rate under impact of 2 mM concentration of cadmium (Cd 2mM) compared to reference treatment (without cadmium)

3 paveiksle pateiktas fotosintezės intensyvumo pokyčių, paveikus 5 mM koncentracijos kadmio tirpalu (palyginti su kontroliniu variantu), grafikas. Neigiama šios koncentracijos sunkiojo metalo įtaka fotosintezėi daug didesnė nei mažų koncentracijų (1 mM, 2 mM). Jau pirmą poveikio dieną kadmio slopinančiai veikia fotosintezės intensyvumą –  $2,55 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , t. y. net maždaug 41 % mažiau nei kontrolinio varianto. Antrą poveikio dieną galima pastebėti nedidelį fotosintezės intensyvumo padidėjimą –  $4,62 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (maždaug 20 % mažiau, palyginti su kontroliniu variantu). Kaip ir 2 mM kadmio koncentracijos poveikio atveju, 5 mM kadmio koncentracijos atveju nuo trečios poveikio dienos fotosintezės intensyvumas pradeda mažėti, kol septintą dieną pasiekia minimumą –  $1,74 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , net  $2,1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (54 %) mažiau nei kontrolinio varianto. Nuo aštuntos poveikio dienos fotosintezės intensyvumas nusistovi apie  $2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , t. y. maždaug 47 % mažiau nei kontrolinio varianto. Visi vidurkiai skiriasi statistiškai iš esmės ( $p < 0,05$ ), ir šie rodikliai yra maždaug 2 kartus mažesni nei gauti paveikus miežius 2 mM koncentracijos kadmio tirpalu.

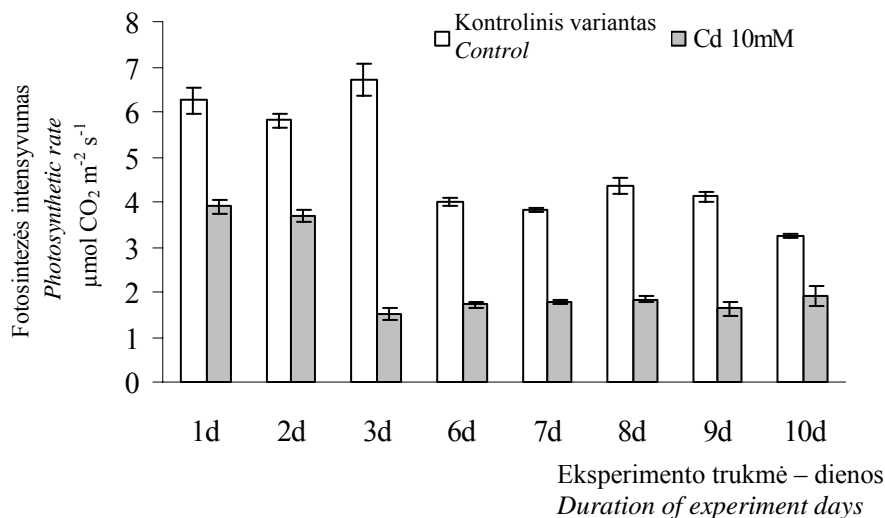
Fotosintezės intensyvumas paveikus 10 mM koncentracijos kadmio tirpalu (stiprus poveikis), lyginant su kontroliniu variantu, pavaizduotas 4 paveiksle. Veikiant miežius stipriu tirpalu, matyti daug didesnis fotosintezės slopinimas nei veikiant mažomis kadmio koncentracijomis (1 mM). Slopinimas prasideda jau pirmą poveikio dieną – fotosintezės intensyvumas 1,6 karto (38 %) mažesnis, palyginti su kontroliniu variantu, t. y. net 45 % mažesnis nei buvo veikiant 1 mM Cd koncentracijos tirpalu. Vidurkiai viso eksperimento metu gauti statistiškai iš esmės ( $p < 0,05$ ) mažesni, palyginti su kontroliniu variantu. Jau nuo trečios poveikio kadmiu dienos galima pastebėti ryškų fotosintezės intensyvumo sumažėjimą – net 4,5 karto (77 %), t. y.  $5,2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  mažiau, palyginti su kontroliniu variantu. Nuo šeštos poveikio 10 mM

koncentracijos kadmiu dienos fotosintezės intensyvumas nusistovi – maždaug 43 % mažiau nei kontrolinio varianto. Eksperimento pabaigoje, praėjus 10-čiai dienų po paveikimo kadmiu, matyti toks fotosintezės intensyvumas: maždaug  $1,8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , t. y. maždaug 1,8 karto (40 %) mažesnis, palyginti su kontroliniu variantu.



**3 paveikslas.** Fotosintezės intensyvumas paveikus 5 mM koncentracijos kadmiu tirpalu (Cd 5mM), palyginti su kontroliniu variantu

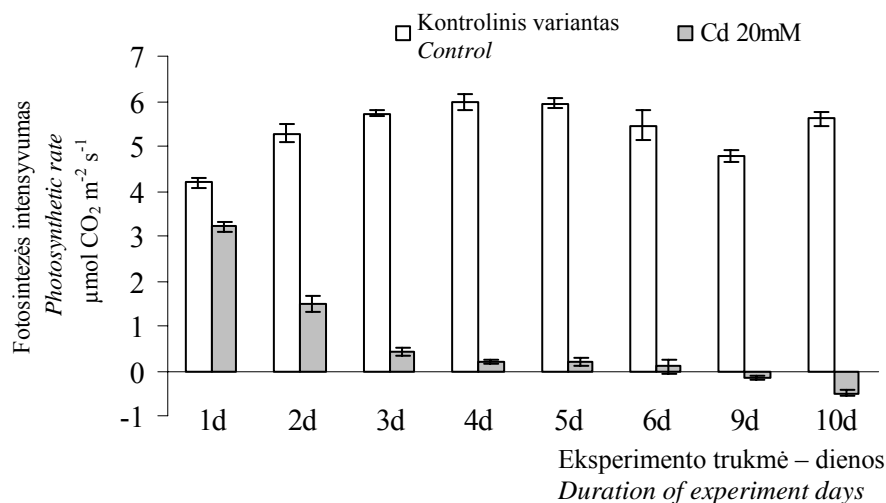
**Figure 3.** Photosynthetic rate under impact of 5 mM concentration of cadmium (Cd 5mM) compared to reference treatment (without cadmium)



**4 paveikslas.** Fotosintezės intensyvumas paveikus 10 mM koncentracijos kadmiu tirpalu (Cd 10mM), palyginti su kontroliniu variantu

**Figure 4.** Photosynthetic rate under impact of 10 mM concentration of cadmium (Cd 10mM) compared to reference treatment (without cadmium)

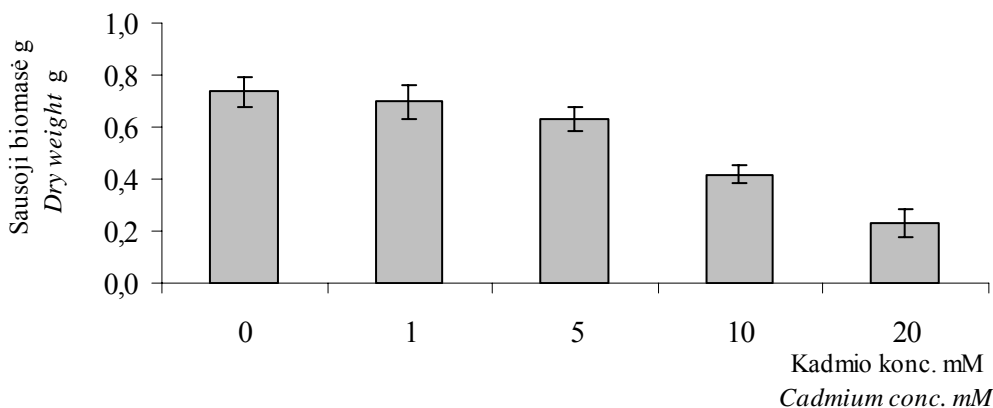
Fotosintezės intensyvumas paveikus 20 mM koncentracijos kadmio tirpalu (labai stiprus poveikis), lyginant su kontroliniu variantu, pavaizduotas 5 paveiksle. Ši kadmio koncentracija labai stipriai paveikia miežių fotosintezės intensyvumą. Jau nuo pirmos poveikio dienos pastebimas neigiamas kadmio poveikis fotosintezės intensyvumui –  $3,2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; maždaug 23 % mažiau, palyginti su kontroliniu variantu. Vidurkis statistiškai patikimai ( $p < 0,05$ ) mažesnis, palyginti su kontroliniu variantu. Nuo šios dienos fotosintezės intensyvumas dėl kadmio poveikio labai smarkiai mažėja: jau trečią dieną matyti labai ryškus neigiamas kadmio poveikis – intensyvumas nukrenta iki  $0,42 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , o tai net 14 kartų (93 %) mažiau nei kontrolinio varianto. Devintą poveikio dieną fiksuojamas neigiamas fotosintezės intensyvumas:  $-0,17 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .



**5 paveikslas.** Fotosintezės intensyvumas paveikus 20 mM koncentracijos kadmio tirpalu (Cd 20mM), palyginti su kontroliniu variantu

**Figure 5.** Photosynthetic rate under impact of 20 mM concentration of cadmium (Cd 20mM) compared to reference treatment (without cadmium)

Duomenys apie skirtingos koncentracijos kadmio poveikį vasarinių miežių sausajai biomasei palyginti 6 paveiksle. Matyti, kad didėjant kadmio koncentracijai miežių sausoji biomasa atitinkamai mažėja. Esant 1 mM Cd koncentracijai tirpale, miežių biomasė 0,04 g mažesnė, palyginti su kontroliniu variantu, tačiau šie vidurkių skirtumai nėra statistiškai esminiai ( $p > 0,05$ ). Kai kadmio koncentracija 5 mM, sausoji biomasa sumažėja maždaug 15 %, palyginti su kontroliniu variantu. Vidurkiai skiriasi statistiškai iš esmės ( $p < 0,05$ ). Dar labiau didėjant kadmio koncentracijai, matyti labai ryškus sausosios biomasės sumažėjimas: esant 10 mM kadmio koncentracijai, biomasė sumažėja 43 %, t. y. 1,8 karto mažiau nei kontrolinio varianto, o tirpale esant 20 mM kadmio koncentracijai, sumažėja net 69 % ir bandymo pabaigoje suformuoja net 3 kartus mažesnę biomasę nei kontrolinio varianto. Šie vidurkių skirtumai statistiškai esminiai ( $p < 0,05$ ).



**6 paveikslas.** Vidutinė vieno augalo antžeminės dalies sausoji biomasė, esant skirtingai kadmio koncentracijai tirpale

**Figure 6.** One plant dry weight of over ground biomass under impact of different cadmium concentrations

Vasarinių miežių, veiktų skirtingomis kadmio koncentracijomis, fotosintezės intensyvumo bei sausosios biomasės sumažėjimas, lyginant su kontroliniais augalais (100 %), pateiktas 2 lentelėje. Didėjant kadmio koncentracijai vidutinis fotosintezės intensyvumo bei sausosios biomasės sumažėjimas, palyginti su kontroliniu variantu, atitinkamai didėja. Tačiau palyginus abu šiuos pokyčius matyti, kad vidutinis fotosintezės intensyvumas, didėjant Cd koncentracijai tirpale, mažėja labiau nei sausoji biomasė.

**2 lentelė.** Fotosintezės intensyvumo bei sausosios biomasės sumažėjimas, lyginant su kontroliniais augalais, esant skirtingų kadmio koncentracijų poveikiui

**Table 2.** Comparison of photosynthetic rate and dry weight differences from control under impact of different cadmium concentrations

Rodiklis / Indicator	Kadmio koncentracija Concentration of cadmium			
	1 mM	5 mM	10 mM	20 mM
	Sumažėjimas, palyginti su kontroliniu variantu % Decrease from control %			
Vidutinis fotosintezės intensyvumas Average of photosynthetic rate	8,5	44,5	53	86,5
Sausoji biomasė / Dry weight	5,4	15	44	69

Kadmio bei kitų sunkiųjų metalų poveikis fotosintezei yra labai įvairiapusis /Krupa, Baszynski, 1995; Burzynski, Klobus, 2004/; tai patvirtina ir mūsų eksperimentų metu gauti duomenys (1–5 paveikslai). Įvairių tyrimų metu nustatyta, jog kadmio veikia chlorofilų sintezės procesus /Padmaja et al., 1990; Boddi et al., 1995; Barylą et al., 2001/, sukeldamas oksidacinį stresą /Somashekaraiyah et al., 1992/ ar net sąlygoja tokių elementų



kaip Fe ir Mg deficitą /Siedlecka, Krupa, 1999/. Toks atsako įvairumas gali būti aiškinamas didele tyrimuose naudotų augalų įvairove ir skirtingomis eksperimentų sąlygomis.

Mūsų eksperimentų metu nustatyta, jog mažos (1 ir 2 mM) kadmio koncentracijos stimuliuoja miežių fotosintezės intensyvumą pirmą (tik 1 mM koncentracija) ir antrą (abi koncentracijos) dieną (1 ir 2 pav.). Kiti autoriai taip pat yra nustatę, kad mažos Cd koncentracijos skatina augalų augimą /Breckle, 1991; Arduini ir kt., 1994; Wu ir kt. (2002; 2003)/ yra gavę panašių duomenų: augalus veikiant mažomis (apie 0,1  $\mu$ M) kadmio koncentracijomis, padidėja augalų biomasė, lapų plotas ir chlorofilų kiekis, o esant didesnėms kadmio koncentracijoms pastebėtas ryškus biomasės sumažėjimas ir akivaizdūs chlorofilo sudėties pokyčiai. Papazoglou ir kt. /2005/ tyrė 0,05–0,5 mM kadmio poveikį nendrių (*Arundo donax* L.) fotosintezei bei augimui. Jie irgi nustatė teigiamą mažų kadmio koncentracijų poveikį fotosintezės eigai bei augalų augimui, tačiau gauti skirtumai statistiškai nėra esminiai. Fotosintezės slopinimas ar oksidacinis stresas taip pat nebuvo nustatytas tiriant 0,1 mM kadmio koncentracijos poveikį tabako (*Nicotia tabacum* L.) augalams, o didesnė koncentracija jau neigiamai veikė ir fotosintezę, ir augalų augimą /Gorinova ir kt., 2007/.

Esant didesnei Cd koncentracijai (5 mM ir daugiau), jau nuo pirmos poveikio dienos fiksuojamas neigiamas poveikis fotosintezės intensyvumui (3–5 pav.), ir jis stiprėja tirpale didėjant toksinio metalo kiekiui. Kaip jau minėta anksčiau, toksinis šio metalo poveikis slopina daugybę fiziologinių procesų, kurių indikatorius yra fotosintezės intensyvumo ir augimo sumažėjimas /Padmaja ir kt., 1990; Boddi ir kt., 1995; Molas, 2002; Burzynski, Klobus, 2004/.

Pradėjus veikti stresoriui, sutrinka augalų biocheminės ir fiziologinės reakcijos, sumažėja fotosintezės ir fermentų aktyvumas, sutrinka medžiagų apykaita /McKersie, Lesiem, 1994; Lichtenthaler, 1996/. Mūsų eksperimentų rezultatai rodo (1–5 pav.), kad keičiantis kadmio koncentracijai keičiasi ir poveikis streso fazių eigai. Esant labai silpnam (1 mM Cd) poveikiui (1 pav.), aliarmo fazė praktiškai nepasireiškia, ir jau 1-ąją ir 2-ąją dienomis galima pastebėti fotosintezės intensyvumo stimuliavimą, būdingą pasipriešinimo fazei. Šios fazės metu vyksta pažeistų procesų atstatymas – streso baltymų bei antioksidantų sintezė ir fermentų veiklos suaktyvėjimas. Tolesni atstatomieji procesai ir adaptacija ne tik lemia fiziologinių būsenų atsistatymą, bet ir užgrūdina augalus, kurie pereina į naują fiziologinę būseną, atitinkančią augalų atsparumo maksimumą. Padidėjus atsparumui, net ir toliau veikiant stresoriui, augalo būseną normalizuoja /Larcher, 1995; Lichtenthaler, 1996/. Per septynias dienas miežiai prisitaikė prie labai silpno kadmio poveikio (1 pav.). Kai poveikis silpnas, jau pirmą poveikio dieną pasireiškia aliarmo fazė (paveiktų miežių fotosintezės intensyvumas mažesnis už kontrolinio varianto) (2 pav.). Po to eina pasipriešinimo fazė: antrąją dieną fotosintezės intensyvumas labai stipriai aktyvinamas – augalas priešinasis stresoriui. Nuo aštuntosios dienos fotosintezės intensyvumas pradeda nežymiai didėti ir vėl, kaip ir labai silpno poveikio atveju, nusistovi maždaug 75 % lygyje, palyginti su kontroliniu variantu. Panaši streso fazių eiga ir esant vidutinio stiprumo (5 mM) poveikiui, bet neigiama kadmio įtaka labiau jaučiama (3 pav.). Esant stipriam poveikiui (10 mM), fotosintezės slopinimas dar didesnis (4 pav.). Fotosintezės intensyvumas eksperimento pabaigoje nusistovi tik 40 % lygyje, palyginti su kontroliniu variantu. Taigi streso poveikio pra-

džioje vyksta ląstelių metabolizmo procesų pakitimai /Alexieva et al., 2003/, o vėliau eina prisitaikymas. Prisitaikymo laikotarpis labai silpno, silpno ir vidutinio poveikio atvejais trunka apie savaitę. Kiti autoriai teigia, jog augalui prisitaikyti prie stresoriaus pakanka tik kelių minučių /Kuznetsov, 2001; Talanova et al., 2001/. Taip pat yra manoma, kad turi praeiti net kelios savaitės, kol augalas prisitaikys prie naujų aplinkos sąlygų /Amzallag, 1999/.

Didžiausi fotosintezės intensyvumo skirtumai tarp kontrolinio varianto ir miežių, paveiktų kadmio, išryškėja esant labai stipriam 20 mM poveikiui (5 pav.). Šiuo atveju stresoriaus intensyvumas viršija augalų pajėgumą ištvirti stresą, gana greitai prasideda išsekimo fazė, kurios metu augalų fiziologinė būseną ir gyvybingumas regresuoja /Larcher, 1995; Lichtenthaler, 1996/. Kadangi stresoriaus poveikis per daug stiprus, nuo trečios poveikio dienos stebima išsekimo fazė ir per septynias dienas fotosintezės intensyvumas pasiekia nulinę žymą. Devintą ir dešimtą poveikio dieną fotosintezė yra neigiama (6 pav.).

Neigiamo kadmio poveikio visiems fiziologiniams procesams rezultatas yra bendras augimo sumažėjimas. Ši netiesiogė poveikį sąlygoja būtinų mineralinių maisto medžiagų pasisavinimo pokyčiai, fotosintezės sumažėjimas, chlorofilo kiekio sumažėjimas ar žiotelių užsidarymas /Van Assche, Clijsters, 1990; Murthy et al., 1990; Alia, Saradhi, 1991; Ouzounidou et al., 1997/. Mūsų eksperimentų metu nustatyta, kad sausoji biomasė sumažėja mažiau (ypač esant stipresniam poveikiui) nei fotosintezės intensyvumas (2 lentelė). Tai leidžia daryti išvadą, kad dalį fotosintezės metu pagamintos energijos augalas eikvoja stresui įveikti. Ypatingai didelis energijos kiekis prarandamas stresoriaus (šiuo atveju kadmio) poveikio pradžioje, kai vyksta įvairių baltymų arba apsauginių medžiagų sintezė /Larcher, 1995; Lichtenthaler, 1996/.

### **Išvados**

1. Keičiantis kadmio koncentracijai, keičiasi ir streso fazių eiga. Esant labai silpnam (1 mM) Cd poveikiui, aliarmo fazė nepasireiškia, ir jau pirmąją bei antrąją dienomis galima pastebėti statistiškai esminį ( $p < 0,05$ ) fotosintezės intensyvumo stimuliavimą, būdingą pasipriešinimo fazei.

2. Esant silpnam (2 mM) Cd poveikiui, jau pirmą poveikio dieną pasireiškia aliarmo fazė (paveiktų miežių fotosintezės intensyvumas mažesnis už kontrolinio varianto;  $p < 0,05$ ). Antrąją dieną fotosintezės intensyvumas labai stipriai aktyvinamas – augalas priešinasis stresoriui.

3. Miežių prisitaikymo laikotarpis esant labai silpnam, silpnam ir vidutiniam poveikiui trunka maždaug savaitę.

4. Didžiausi fotosintezės intensyvumo skirtumai tarp kontrolinio varianto ir miežių, paveiktų kadmio, išryškėja esant labai stipriam (20 mM) Cd poveikiui ( $p < 0,05$ ), kada jau nuo trečios poveikio dienos stebima išsekimo fazė – fotosintezės intensyvumas svyruoja apie nulį.

Sausoji biomasė sumažėja mažiau (ypač esant stipresniam poveikiui) nei fotosintezės intensyvumas.

Gauta 2007 10 08

Pasirašyta spaudai 2007 11 28

## LITERATŪRA

1. Aidid S. B., Okamoto H. Effects of lead, cadmium and zinc on the electric membrane potential at the xylem/symplast interface and cell elongation of *Impatiens balsamina* // Environmental and Experimental Botany. – 1992, vol. 32, iss. 4, p. 439–448
2. Alexieva V., Ivanov S., Sergiev I., Karanov E. Interaction between stresses // Bulgarian Journal of plant physiology / Special Issue. – 2003, p. 1–17
3. Alia, Saradhi P. P. Proline accumulation under heavy metal stress // Journal of Plant Physiology. – 1991, vol. 138, p. 554–558
4. Amzallag G. N. Plant evolution: Toward an adaptive theory // Plant responses to environmental stresses from phytohormones to genome reorganization. – New York, 1999, p. 171–245
5. Arduini I., Godbold D. L., Onnis A. Cadmium and copper change root growth and morphology of *Pinus pinea* and *Pinus pinaster* seedlings // Physiologia Plantarum. – 1994, vol. 92, p. 675–680
6. Barcelo J., Poschenrieder C. Plant water relation as affected by heavy metal stress: a review // Journal of Plant Nutrition. – 1990, vol. 13, p. 1–17
7. Baryla A., Carrier P., Franck F. et al. Leaf chlorosis in oilseed rape plants (*Brassica napus*) grown on cadmium-polluted soil: causes and consequences for photosynthesis and growth // Planta. – 2001, vol. 212, p. 696–709
8. Boddi B., Oravez A. R., Lehoczeki E. Effect of cadmium on organization and photoreduction of protochlorophyllide in dark-grown leaves and etioplast inner membrane preparations of wheat // Photosynthetica. – 1995, vol. 31, p. 411–420
9. Breckle C. W. Growth under heavy metals // In: Plant roots: the hidden half (eds. Y. Waisel, A. Eshel, U. Kafkafi). – New York, NY: Marcel Dekker. – 1991, p. 351–373
10. Burzynski M., Kłobus G. Changes of photosynthetic parameters in cucumber leaves under Cu, Cd, and Pb stress // Photosynthetica. – 2004, vol. 42, iss. 4, p. 505–510
11. Costa G., Morel J. L. Cadmium uptake by *Lupinus albus* L.: cadmium extraction, a possible mechanism of cadmium tolerance // Journal of Plant Nutrition. – 1993, vol. 16, p. 1921–1629
12. Costa G., Morel J. L. Water relations, gas exchange and amino acid content in Cd-treated lettuce // Plant Physiol Biochem. – 1994, vol. 32, p. 561–570
13. Gorinova N., Nedkovska M., Todorovska E. et al. Improved phytoaccumulation of cadmium by genetically modified tobacco plants (*Nicotiana tabacum* L.). Physiological and biochemical response of the transformants to cadmium toxicity // Environmental Pollution. – 2007, vol. 145, p. 161–170
14. Hernandez L. E., Garate A., Carpena-Ruiz R. Effects of cadmium on the uptake, distribution and assimilation of nitrate in *Pisum sativum* // Plant and Soil. – 1997, vol. 189, p. 97–106
15. Ivanov V. B., Bystrova E. I., Seregin I. V. Selectivity and specificity of heavy metal toxic effect on root growth // Plant under Environmental stress / International symposium. – Moscow, 2001, p. 104–105
16. Krupa Z., Baszynski T. Some aspects of heavy metals toxicity towards photosynthetic apparatus – direct and indirect effects on light and dark reactions // Acta Physiologia of Plant. – 1995, vol. 17, p. 177–190
17. Kuznetsov V. V. General resistance of plants to abiotic stress factors: possible mechanisms and signals. Plant under environmental stress. – Moscow, 2001, p. 150–151
18. Larcher W. Physiological plant ecology. – Springer-Verlag, New York, 1995. – 506 p.
19. Lichtenthaler H. K. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants // Plant Physiology. – 1996, vol. 148, p. 4–46

20. Marschner H. General introduction to the mineral nutrition of plants // Inorganic plant nutrition. (ed. A. Lauchli, R. I. Bielecki). – Springer-Verlag, New York, 1983, p. 5–60
21. Mažvila J. Sunkieji metalai Lietuvos dirvožemiuose ir augaluose. – Kaunas, 2001. – 343 p.
22. Mckersie B. D., Lesiem Y. Y. Stress and stress coping in cultivated plants. – Kluwer Academic Publishers, Netherland, 1994. – 256 p.
23. Mysliwa-Kurdziel B., Prasad M. N. V., Strzałka K. Heavy metal influence on the light phase of photosynthesis. (ed. M. N. V. Prasad, K. Strzałka) // Physiology and Biochemistry of Metal Toxicity and Tolerance in Plants. – Kluwer Academic Publ., Dordrecht, 2002, p. 229–257
24. Molas J. Changes of chloroplast ultrastructure and total chlorophyll concentration in cabbage leaves caused by excess of organic Ni(II) complex // Environmental and Experimental Botany. – 2002, vol. 47, p. 115–126
25. Murthy S. D. S., Bukhov N. G., Mohanty P. Mercury-induced alterations of chlorophyll a fluorescence kinetics in cyanobacteria: multiple effects of mercury on electron transport // J Photochem Photobiol. – 1990, vol. 6, p. 373–380
26. Ouzounidou G., Moustakas M., Eleftheriou E. P. Physiological and Ultrastructural Effects of Cadmium on Wheat (*Triticum aestivum* L.) Leaves // Archives of environmental contamination and toxicology. – 1997, vol. 32, p. 154–160
27. Padmaja K., Prasad D. D. K., Prasad A. R. K. Inhibition of chlorophyll synthesis in *Phaseolus vulgaris* L. seedlings by cadmium acetate // Photosynthetica. – 1990, vol. 24, p. 339–405
28. Papazoglou E. G., Karantounias G. A., Vemmos S. N., Bouranis D. L. Photosynthesis and growth responses of giant reed (*Arundo donax* L.) to the heavy metals Cd and Ni // Environmental International. – 2005, vol. 31, p. 243–249
29. Poschenrieder C., Barcelo J. Water relation in heavy metals stressed plants // Heavy Metal Stress in Plants. From Molecules to Ecosystems. (ed. M. N. V. Prasad, J. Hagemayer). – Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 1999, p. 207–231
30. Prasad M. N. V. Cadmium toxicity and tolerance in vascular plants // Environmental and Experimental Botany. – 1995, vol. 35, p. 525–545
31. Prasad M. N. V., Malec P., Waloszek A. et al. Physiological responses of *Lemna trisulca* L. to cadmium and copper bioaccumulation // Plant Science. – 2001, vol. 161, p. 881–889
32. Salt D. E., Prince R. C., Pickering I. J., Raskin I. Mechanisms of cadmium mobility and accumulation in indian mustard // Plant Physiology. – 1995, vol. 109, iss. 4, p. 1427–1433
33. Selye H. A syndrom produced by varios nocuous agents // Nature. – 1936. vol. 138, p. 32–34
34. Sheoran I. S., Singal H. R., Singh R. Effect of cadmium and nickel on photosynthesis and the enzymes of the photosynthetic carbon reduction cycle in pigeonpea (*Cajanus cajan* L.) // Photosynthesis Response. – 1990, vol. 23, p. 345–351
35. Siedlecka A., Krupa Z. Cd/Fe interaction in higher plants – its consequence for the photosynthetic apparatus // Photosynthetica. – 1999, vol. 36, p. 321–331
36. Sieghardt H. heavy metal uptake and distribution in *Silene vulgaris* and *Minuartia verna* growing on mining-dump material containing lead and zinc // Plant and Soil. – 1990, vol. 123, p. 107–111
37. Skorzynska-Polit E., Baszynski T. Differences in sensitivity of the photosynthetic aparatus in cd-stressed runner bean plants in relation to their age // Plant science. – 1997, vol. 128, iss. 1, p. 11–21

38. Somashekaraiah B. V., Padmaja K., Prasad A. R. K. Phytotoxicity of cadmium ions on germinating seedlings of mung bean (*Phaseolus vulgaris*): involment of lipid peroxides in chlorophyll degradation // *Physiology of Plant*. – 1992, vol. 85, p. 85–89
39. Talanova V. V., Titov A. F., Boeva N. P. Effect of increasing concentration of heavy metals on the growth of barley and wheat seedlings // *Russian Journal of Plant Physiology*. – 2001, vol. 48, iss. 1, p. 119–123
40. Van Assche F., Clijsters H. Effects of metals on enzyme activity in plants // *Plant Cell Environment*. – 1990, vol. 13, p. 195–206
41. Wagner G. J. Accumulation of cadmium in crop plants and its consequences to human health // *Advanced Agronomy*. – 1993, vol. 51, p. 173–212
42. Wu F., Zhang G., Dominy P. Four barley genotypes respond differently to cadmium: lipid peroxidation and activities of antioxidant capacity // *Environmental and Experimental Botany*. – 2003, vol. 50, iss. 1, p. 67–78
43. Wu F. B., Zhang G. P. Genotypic differences in effect of Cd on growth and mineral concentrations in barley seedling // *Bulleten Of Environmental Contamination Toxicology*. – 2002, vol. 69, p. 219–227
44. Zornoza P., Vázquez S., Esteban E. et al. Cadmium-stress in nodulated white lupin: strategies to avoid toxicity // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2002, vol. 40, p. 1003–1009

ISSN 1392-3196

Žemdirbystė / Zemdirbyste / Agriculture, vol. 95, No. 1 (2008), p. 73–85

UDK 633.16"321":633.1:581.132]:631.416.848

## **SPRING BARELY PHOTOSYNTHETIC RATE AND CHANGES IN STRESS PHASES UNDER DIFFERENT CADMIUM IMPACT**

I. Januškaitienė, R. Juknys, A. Pipiraitė

### **Summary**

The aim of this work is to investigate the impact of heavy metal cadmium on barely (*Hordeum Vulgare* L.) photosynthetic rate, growth and stress phases under different cadmium impact intensity. There was observed larger negative cadmium impact and changes in stress phases with the increase of the concentration of cadmium. When the impact is very weak (1 mM Cd), the alarm phase does not occur. On the contrary, a statistically significant ( $p < 0.05$ ) stimulation of photosynthetic rate is noticeable on the first and second day, which is appropriate for resistance phase. When the impact is weak (2 mM Cd), alarm phase occurs on the first day – the photosynthetic rate of impacted barely leaves is lower than control ( $p < 0,05$ ). Then, on the second day after the impact follows resistance phase – the photosynthetic rate is strongly enlarged (28 % higher as compared to reference treatment). Adaptation of barley to a very weak, weak and medium intensity of Cd impact appears after approximately one week. The maximum photosynthetic rate differences between control and barley treated with cadmium, show up when the impact is very strong (20 mM Cd). Since the impact of the stressor is too strong, the exhaustion phase occurs after tree days of impact, and after seven days photosynthetic rate reaches zero point.

Key words: photosynthetic rate, cadmium, dry weight, stress process.