

## **ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ РОСЛИН**

---

---

УДК 581.1

### **КОМБІНОВАНИЙ ВПЛИВ АЦЕТОХЛОРУ ТА ІОНІВ КАДМІЮ НА РІСТ І АЦИДОФІКУЮЧУ АКТИВНІСТЬ ПРОРОСТКІВ КУКУРУДЗИ**

© 2007 р. С. А. Шемет, О. М. Вінниченко

*Науково-дослідний інститут біології  
Дніпропетровського національного університету  
(Дніпропетровськ, Україна)*

Досліджено комбінований вплив ацетохлору та іонів кадмію на фізіологічні параметри проростків кукурудзи з використанням плану повного факторного експерименту. Встановлено інгібування ростових показників та порушення координованого розвитку проростків, що підтверджено аналізом регресивних залежностей. Показано пригнічення ацидофікуючої активності проростків за умов комбінованої токсичної дії. Виявлено ефекти взаємодії факторів. Встановлені взаємозв'язки ростової та видільної активності дозволяють припустити участь протон-транспортних процесів у пристосуванні рослин до комбінованої дії стресових факторів.

**Ключові слова:** *Zea mays L., ацетохлор, кадмій, ріст, ацидофікуюча активність*

Комбінований вплив стресових факторів на рослини спричиняє ефекти їх взаємодії, які неможливо передбачити на основі досліджень роздільного впливу [21]. Забруднення агроєкосистем комплексом поллютантів антропогенного походження надає актуальності спеціальним дослідженням можливостей їх взаємодії. Сучасні гербіцидні препарати мають високу біологічну активність, а їх фітотоксичність залежить від комплексу факторів зовнішнього середовища [4]. Зокрема, гербіциди групи хлор-ацетанілідів ефективно використовують на посівах зернових, однак за неоптимальних умов застосування вони здатні спричинити негативний вплив на культурні рослини [4]. Серед хлор-ацетанілідів рекомендовані до використання гербіциди на основі ацетохлору – 2-хлор-N-(етоксиметил)-N-(2-етил-6-метилфеніл) ацетаміду.

Іншою групою поллютантів, що мають

---

*Адреса для кореспонденції:* Шемет Сергій Анатолійович, НДІ біології, Дніпропетровський національний університет, вул. Наукова, 13, Дніпропетровськ, 49050, Україна  
e-mail: [opticlub@ukr.net](mailto:opticlub@ukr.net)

значну фітотоксичність, є важкі метали. Кадмій належить до найбільш небезпечних токсикантів, який спричиняє значні порушення рослинного метаболізму вже у низьких концентраціях [6]. Навіть незначні концентрації металу, які характерні для природних умов зростання [6, 16], потенційно здатні модифікувати вплив препаратів захисту рослин.

Серед важливих показників фізіологічного стану рослин відзначають рівень протон-транспортної активності, оскільки трансмембранний градієнт протонів на плазматичній мембрані, який створюється протонними помпами, впливає на основні клітинні процеси і визначає загальний рівень метаболічної активності [10, 20, 24]. Водночас видільна активність коренів створює ризосферне середовище, яке забезпечує взаємодію рослини з субстратом, а також впливає на поглинання речовин коренями, зокрема, ксенобіотиків [18, 19]. Тому рівень ацидофікуючої активності може бути адекватною оцінкою фізіологічного стану рослин в стресових умовах [5, 8, 9].

У дослідженнях комбінованого впливу стресових факторів перспективним є викорис-

## КОМБІНОВАНИЙ ВПЛИВ

тання плану повного факторного експерименту (ПФЕ, [2]), згідно з яким можлива інформативна оцінка роздільного та комбінованого ефекту токсикантів на рівні регресивних залежностей.

Метою даної роботи було дослідження комбінованого впливу ацетохлору та іонів кадмію на ростову і видільну активність проростків кукурудзи з використанням планованого факторного експерименту.

### МЕТОДИКА

Комбіновану дію ацетохлору (гербіцид харнес) та іонів кадмію досліджували в умовах модельного експерименту. У досліді використовували насіння кукурудзи (*Zea mays L.*, гібрид Промінь 170 МВ). Насіння пророщували в рулонах фільтрувального паперу за температури 22-24°C і фотоперіоду 16 год на воді (контроль) та розчинах з одночасною присутністю ацетохлору і  $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$  відповідно до схеми ПФЕ 2<sup>2</sup> [2]. Нижні рівні варіювання факторів:  $18 \cdot 10^{-5}$  М ацетохлору та  $10^{-5}$  М  $\text{Cd}^{2+}$ ; верхні  $36 \cdot 10^{-5}$  М ацетохлору та  $10^{-4}$  М  $\text{Cd}^{2+}$ . Дослід проводили в триразовій повторності.

На сьому добу пророщування визначали інтегральні параметри розвитку проростків – довжину головного кореня та пагона. Вимірювали рН субстратів проростання за допомогою іон-селективного електрода на іономірі ЕВ-74. Одночасно вимірювали рН вихідних розчинів та розраховували різницю цих показників ( $\Delta\text{pH}$ ) для кожного варіанта досліду, яка дає оцінку ацидофікуючої активності проростків.

В регресивних рівняннях змінна  $x_1$  – концентрація ацетохлору,  $\times 10^{-5}$  М,  $x_2$  – концентрація іонів кадмію,  $\times 10^{-5}$  М. При розрахунку регресивних рівнянь використовували контрольний та центральний варіант досліду з проміжними рівнями факторів, що дає додаткові ступені свободи [2]. Визначали статистичні параметри рівнянь (коефіцієнт детермінації  $R^2$  та рівень значущості  $p$ ), а також достовірність кожного коефіцієнта рівняння.

Статистична обробка проведена для рівня значущості 0,05, похибка вимірювань не перевищувала 5%.

### РЕЗУЛЬТАТИ

Ацетохлор і нітрат кадмію значно пригнічували ріст коренів проростків (рис. 1). Дія кожного токсиканта у максимальній концентрації інгібувала довжину коренів більш ніж на

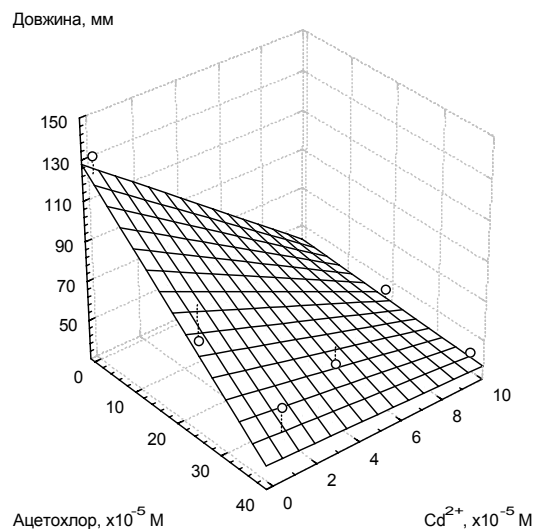


Рис. 1. Довжина коренів проростків кукурудзи (мм) за комбінованого впливу ацетохлору та іонів кадмію.

50%. Найнижче значення показника (29,8% відносно контролю) спостерігалось за комбінованого впливу максимальних рівнів факторів.

Встановлені тенденції адекватно відображаються регресивним рівнянням (1) залежності довжини коренів від концентрацій ацетохлору та іонів  $\text{Cd}^{2+}$ :

$$y = 123,35 - 2,04 \cdot x_1 - 8,08 \cdot x_2 + 0,19 \cdot x_1 \cdot x_2, \\ R^2 = 0,89, p < 0,001 \quad (1).$$

Коефіцієнти рівняння свідчать про більшій негативний ефект кадмію на ріст коренів. Існування вірогідного додатного коефіцієнта, що відображає ефект комбінованої дії за від'ємних коефіцієнтів, які характеризують роздільну дію токсикантів, свідчить про антагоністичну взаємодію факторів.

Поверхня відгуку довжини коренів на комбіновану дію факторів (рис. 1) характеризує зміни цього параметру у тривимірному просторі залежно від концентрацій токсикантів. Значення параметра в центрі досліду наближене до варіанта з максимальними концентраціями токсикантів, що зумовлює нелінійний характер поверхні відгуку.

Ріст пагонів проростків також пригнічувався в присутності ацетохлору та кадмію (рис. 2). Найбільше інгібування спричиняла комбінована дія максимальних концентрацій токсикантів.

Регресивне рівняння (2) для цього показника:

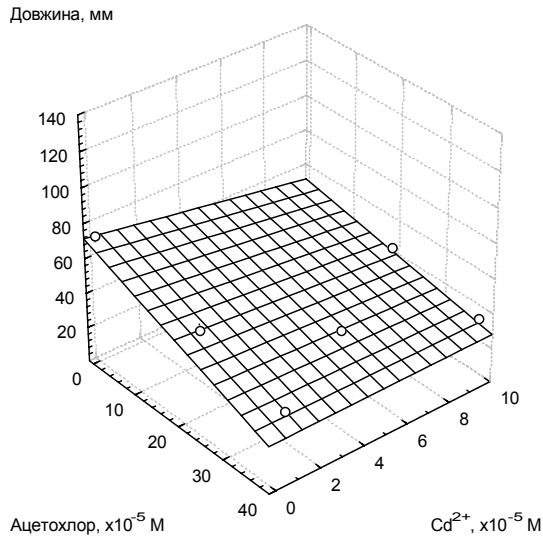


Рис. 2. Довжина пагонів проростків кукурудзи (мм) за комбінованого впливу ацетохлору та іонів кадмію.

$$y = 69,72 - 1,06 \cdot x_1 - 1,93 \cdot x_2 + 0,05 \cdot x_1 \cdot x_2, \\ R^2 = 0,85, p < 0,001 \quad (2).$$

Воно свідчить про значніший негативний вплив кадмію. Існує вірогідний антагоністичний ефект впливу токсикантів на ріст пагонів, однак незначна його величина та менший відносний вплив факторів на даний показник порівняно з коренями зумовлюють відмінне розташування поверхні відгуку у факторному просторі (рис. 2) та наближення її форми до лінійної.

Визначали вплив ксенобіотиків на відношення довжин пагона і кореня проростків як показник координаності розвитку проростків (рис. 3). В усіх дослідних варіантах значення цього показника перевищувало контрольне, досягаючи максимальних величин за комбінованого впливу  $18 \cdot 10^{-5}$  М ацетохлору та  $10^{-6}$  М  $\text{Cd}^{2+}$ . Залежність цього показника від дії токсикантів описується рівнянням (3):

$$y = 0,578 + 0,068 \cdot x_2 - 0,0016 \cdot x_1 \cdot x_2, \\ R^2 = 0,66, p < 0,001 \quad (3).$$

Кадмій збільшував даний показник. Коефіцієнт, що відображає вплив ацетохлору, виявився недостовірним. Водночас від'ємний коефіцієнт, який відображає взаємодію факторів, свідчить, що ацетохлор впливає непрямо, через зміну дії кадмію. Така особливість взаємодії факторів зумовлює характерне розташування поверхні відгуку цього показника (рис. 3). Вплив ацетохлору виявляється у зменшенні на-

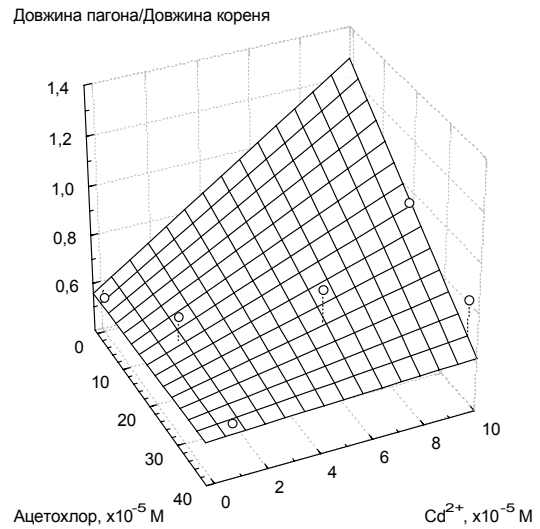


Рис. 3. Відношення довжини коренів і пагонів проростків кукурудзи за комбінованого впливу ацетохлору та іонів кадмію.

хилу перетину поверхні відгуку, що відповідає зниженню впливу кадмію за високих концентрацій гербіциду.

Іншим критерієм координаності розвитку різних частин проростка може бути взаємозв'язок довжин кореня і пагона. Дана залежність на фоні різних концентрацій токсикантів описується поліноміальним рівнянням (4):

$$y = 30,89 + 0,024 \cdot x + 0,0022 \cdot x^2, \\ R^2 = 0,91, p = 0,03 \quad (4),$$

що свідчить про складність даного зв'язку.

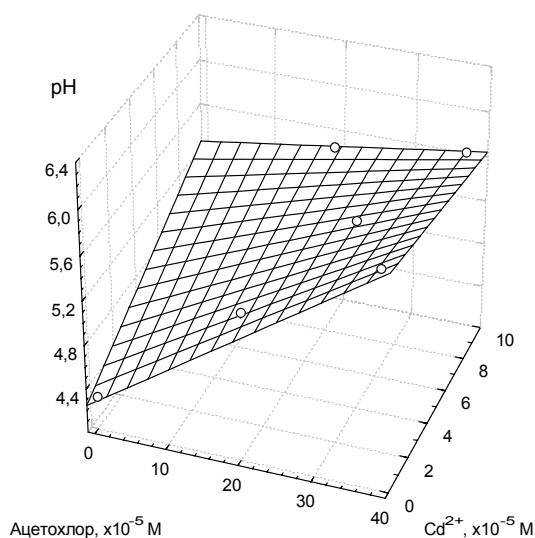
Фактори впливали на інтенсивність виділення протонів коренями рослин з відповідними змінами рН середовищ проростання (рис. 4). Значення рН в усіх дослідних варіантах підвищене порівняно з контролем. Залежність рН розчинів від концентрації токсикантів описується рівнянням (5):

$$y = 4,320 + 0,415 \cdot x_1 + 0,942 \cdot x_2 - 0,0032 \cdot x_1 \cdot x_2, \\ R^2 = 0,87, p < 0,001 \quad (5).$$

Воно свідчить про більш значний вплив кадмію. Встановлений вірогідний антагоністичний ефект взаємодії, який, однак, досить незначний за модулем. Це зумовлює форму поверхні відгуку, наближену до лінійної (рис. 4).

Розраховані значення  $\Delta\text{pH}$ , що відображують внесок ацидофікуючої активності коренів проростків у закислення субстрату за період проростання (рис. 5). Найбільшу ацидофікуючу ак-

## КОМБІНОВАНИЙ ВПЛИВ



**Рис. 4.** Величина рН середовищ проростання проростків кукурудзи за комбінованого впливу ацетохлору та іонів кадмію.

тивність відзначено у контролі (зниження рН на 1,51). Вплив токсикантів значно пригнічував виділення протонів у відповідності з рівнянням (6):

$$y = -1,418 + 0,034 \cdot x_1 + 0,061 \cdot x_2,$$

$$R^2 = 0,80, p < 0,001 \quad (6).$$

Рівняння (6) відповідає адитивній дії факторів, оскільки коефіцієнт комбінованої дії недостовірний. Це зумовлює лінійну поверхню відгуку даного параметра (рис. 5). Розташування поверхні у факторному просторі свідчить про більш інтенсивну дію кадмію на ацидофікуючу активність коренів.

Для дослідження координованості фізіологічних процесів під впливом токсикантів визначали взаємозв'язок ростових процесів коренів з протон-транспортною активністю. Регресивне рівняння (7) залежності довжини коренів від рН розчину проростання:

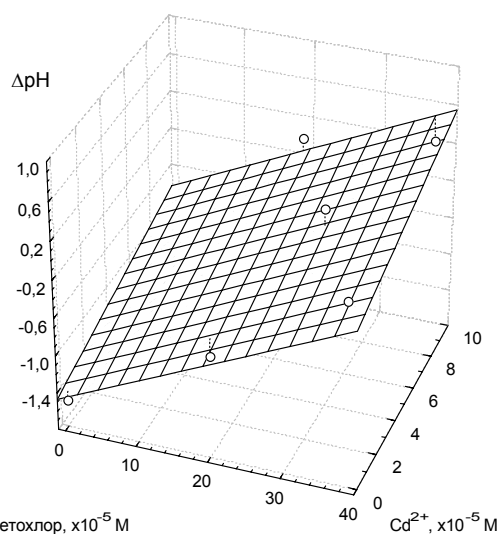
$$y = 1806,0 - 636,8 \cdot x + 57,6 \cdot x^2,$$

$$R^2 = 0,96, p = 0,007 \quad (7)$$

характеризується високим рівнем значущості. Поліноміальне рівняння адекватно описує дану залежність, у ньому враховується значна нелінійність такого зв'язку. Також встановлено вірогідну залежність (8) між довжиною коренів і величиною  $\Delta pH$  розчину проростання:

$$y = 44,37 + 13,93 \cdot x + 46,63 \cdot x^2,$$

$$R^2 = 0,94, p = 0,01 \quad (8).$$

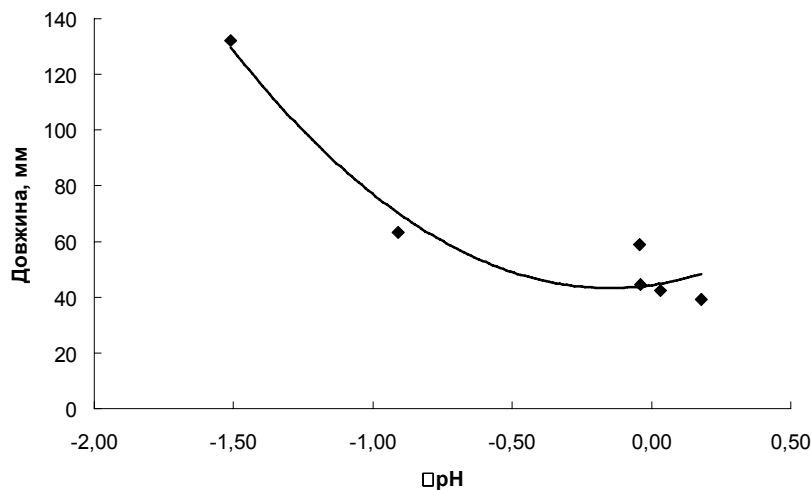


**Рис. 5.** Поверхня відгуку показника  $\Delta pH$  середовищ проростання проростків кукурудзи на комбінований вплив ацетохлору та іонів кадмію.

Вона теж є нелінійною. Відповідна діаграма сумісного варіювання цих показників (рис. 6) відображає значні і координовані їх зміни порівняно з контрольним варіантом.

## ОБГОВОРЕННЯ

Інгібування ростових параметрів, спричинене дією токсикантів, є відображенням загальних особливостей стресових реакцій рослин [21]. Для хлорацетанлідних гербіцидів, механізм молекулярної дії яких довгий час залишався нез'ясованим [4], ростові параметри є важливим критерієм фітотоксичності [14]. Вплив кадмію вже у низьких концентраціях також спричиняє інгібування росту коренів, яке опосередковане дією на основні фізіологічні процеси рослинного організму [6, 16]. Дозові ефекти роздільної дії ацетохлору [8] і кадмію [9] характеризуються значною нелінійністю: однакове зростання концентрації токсиканту за його високого рівня спричиняє менший відносний ефект порівняно з діапазоном низьких доз, що може бути проявом дії адаптивних механізмів рослини. Подібна закономірність спостерігається також за комбінованого впливу ацетохлору та кадмію і підтверджується вірогідним коефіцієнтом антагонізму факторів (рівняння (1)). Таким чином, комбінована дія токсикантів має менший ефект ніж у розрахунку сумачі їх впливів, що зумовлює увігнутість поверхні відгуку (рис. 1). Це дає підстави припустити, що адаптивні механізми, які спричиняють нелінійність дозових ефектів ацетохлору і кадмію [8,



**Рис. 6.** Залежність довжини коренів проростків кукурудзи (мм) від показника  $\Delta pH$  розчинів проростання за комбінованого впливу ацетохлору та іонів кадмію.

9], мають неспецифічний характер і реалізуються також за умов комбінованого їх впливу, що пояснює антагонізм факторів і формує характерну поверхню відгуку даного параметра.

Коефіцієнти рівняння (2) свідчать, що ацетохлор та кадмій мали менший відносний вплив на розвиток надземної частини проростків, що підтверджується зіставленням рівнянь (1) і (2). Привертають увагу схожість коефіцієнтів впливу факторів і наближення відгуку цього параметра до лінійного. Феномен меншої залежності розвитку пагонів від концентрацій ксенобіотиків і наближення її характеру до лінійного був встановлений також для роздільного впливу цих ксенобіотиків [8, 9] і може бути пояснена відсутністю безпосереднього контакту з токсикантами, а також опосередкованим їх впливом, зокрема, через порушення гормонального статусу проростків, яке спричиняє як ацетохлор [4], так і кадмій [6]. Інгібування розвитку пагонів може відбуватися за рахунок транспорту токсикантів до надземної частини проростка, зокрема, кадмій здатний транспортуватися в рослинних тканинах [7].

Відмінності у реакціях коренів і пагонів на стресову дію можуть свідчити про порушення координованості розвитку кореневої системи та надземної частини проростків. Для перевірки цього припущення була досліджена залежність між довжинами кореня і пагона. Встановлено, що за дії токсикантів залежність між цими показниками зберігається, але вона має значно нелінійний характер (рівняння (4)). Складний характер даного зв'язку спричиняє зміни співвідношення довжин кореня і пагона

(рис. 3), що є важливим діагностичним критерієм при визначенні стресового стану рослини [1]. Встановлена тенденція до зростання даного показника за комбінованої токсичної дії. Вплив гербіциду виявлявся лише на рівні модифікації впливу кадмію (рис. 3), що є прикладом особливого типу взаємодії, коли фактор, що не має власного впливу на показник, змінює дію іншого чинника. Таким чином, токсиканти спричиняли як інгібування росту вегетативних органів, так і порушення їх взаємозв'язків у процесі розвитку проростків. Зростання відносної довжини надземної частини порівняно з коренями, на відміну від стресового впливу посухи [1], зумовлено безпосереднім впливом токсикантів на кореневу систему в нашому досліді. Встановлена лабільність координації ростових процесів може бути одним з механізмів, які визначають здатність рослин до пристосування в стресових умовах.

Важливу роль в житті рослинного організму відіграють процеси транспорту протонів [24]. Трансмембранний градієнт протонів, який створюється на плазматичній мембрані протонною АТФазою плазматичної мембрани (ПМ-Н<sup>+</sup>-АТФазою), впливає на загальний рівень метаболічної активності клітини [20]. Встановлено, що зміни протон-транспортної активності опосередковують реакції рослин на широке коло стресових впливів [20]. Тому нами були досліджені зміни ацидофікуючої активності проростків, спричинені комбінованим впливом токсикантів. Значне закислення середовища проростання у контрольному варіанті свідчить про високу протон-транспортну активність, що відіграє важливу роль у формуванні

## КОМБІНОВАНИЙ ВПЛИВ

ризосферного середовища і забезпеченні ефективної взаємодії рослини з субстратом [19]. Вплив токсикантів порушує ці процеси, що виявляється у зростанні рН середовища дослідних варіантів. Встановлена залежність рН субстрату проростання від концентрацій токсикантів (рівняння (4)) свідчить про більший негативний ефект кадмію, а також існування вірогідного антагонізму комбінованої дії гербіциду і металу. Кадмій мав значніший ефект і на величину  $\Delta pH$  (рівняння (5)), однак вплив токсикантів на цей параметр був адитивним. Можлива реалізація токсичного ефекту кадмію за рахунок безпосередньої взаємодії з ПМ-Н<sup>+</sup>-АТФазою з інгібуванням її активності [10] вже на перших етапах надходження металу до клітини. Зростання ризосферного рН може бути адаптивною реакцією рослин, яка зменшує надходження металу до рослини [18, 22] і формує нелінійну дозову залежність дії металу [9]. Знижене надходження металу за підвищеного рН середовища може бути спричинено як переведенням кадмію у менш доступну форму, так і за рахунок змін трансмембранного градієнта протонів на плазматичній мембрані внаслідок зниженої активності Н<sup>+</sup>-АТФази, оскільки показана можливість надходження іонів Cd<sup>2+</sup> за рахунок антипорту з протонами [11]. Зокрема, доведено [12], що регуляція ризосферного рН є одним з факторів, які визначають стійкість рослин до алюмінію.

Інгібування протон-транспортної активності ацетохлором може відбуватися за рахунок безпосередньої взаємодії з мембранними структурами, оскільки хлорацетаніліди мають високу реакційну здатність [4]. Відомо, що ацетохлор впливає на ліпідний обмін рослин [4]. Це може спричинити інгібування протон-транспортної активності, адже робота протонної помпи плазматичної мембрани регулюється її ліпідним оточенням [20, 24]. Існування спільної мішені молекулярної дії ацетохлору і кадмію на рівні мембранних структур [4, 13, 14, 17] може пояснити антагоністичну взаємодію факторів (рівняння (5)). Крім того, в нашому досліді токсиканти діяли вже на перших етапах розвитку проростків. Оскільки ацетохлор [4, 14] і кадмій [6, 16] впливають на значну кількість внутрішньоклітинних процесів, пригнічення виділення протонів може відображати зниження загального рівня метаболізму клітин кореня.

З огляду на це, привертає увагу подібність реакцій росту і ацидофікуючої активності коренів на рівні регресивних залежностей (1) і (4), що дає підстави припустити існування вза-

ємозв'язку між цими різними фізіологічними процесами. Залежності між довжиною кореня і величиною рН (рівняння (7)) і  $\Delta pH$  (рівняння (8)) розчинів підтверджують дане припущення. Нелінійний характер даної залежності (рис. 6) свідчить про складність такого зв'язку, який встановлено і для роздільної дії токсикантів [8, 9]. Така залежність може бути пояснена з урахуванням ролі протон-транспортної активності у ростових процесах рослин [15, 20]. Зокрема, вважають, що стимулятори росту ауксин, фузикоцини [3] діють через активацію ПМ-Н<sup>+</sup>-АТФази з відповідною стимуляцією протонного транспорту і закисленням апопласту, що зменшує щільність клітинної стінки і полегшує ріст клітин розтягненням. Залежність між виділенням протонів та розтягненням клітин встановлено і для ранніх етапів проростання насіння [23]. Можна припустити аналогічну роль протонної помпи коренів у стресових реакціях, оскільки ацетохлор і кадмій пригнічують ацидофікуючу активність рослин, що може бути причиною пригніченого росту коренів. Існування взаємозв'язку між ацидофікуючою активністю і ростом коренів за умов роздільної [8, 9] і комбінованої дії ацетохлору та кадмію може бути підтвердженням такого припущення. В такому випадку антагонізм цих дій факторів на ріст коренів (рівняння (1)) може бути пояснений їх антагоністичними відносинами на рівні протонної помпи, непрямою оцінкою роботи якої є ацидофікуюча активність (рівняння (4), (5)).

Таким чином, встановлено, що ацетохлор і кадмій значно інгібують ростові процеси і спричиняють порушення координованого розвитку проростків кукурудзи. Застосування ПФЕ дозволяє порівнювати рівень впливу факторів і встановити ефекти взаємодії. Токсичний вплив кадмію на більшість фізіологічних параметрів був значнішим. Переважним ефектом взаємодії факторів був антагонізм, що відображає дію адаптивних механізмів рослин, оскільки за умов комбінованого впливу токсикантів спостерігається ефект, менший, ніж розрахований у припущенні їх адитивної дії. Встановлено пригнічення ацидофікуючої активності проростків у стресових умовах, а також взаємозв'язок цього процесу з ростовими показниками, що дає підстави припустити участь процесів протонного транспорту у формуванні адаптивних реакцій проростків на комбіновану дію токсикантів.

ЛІТЕРАТУРА

1. Кудоярова Г.Р., Веселов С.Ю., Усманов И.Ю. Гормональная регуляция соотношения биомассы побег/корень при стрессе // Журн. общ. биологии. – 1999. – Т. 60, № 5. – С. 633-641.
2. Максимов З.И. Многофакторный эксперимент в биологии. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – 237 с.
3. Месенко М.М., Иванов В.Б. Влияние стимулятора и ингибиторов  $H^+$ -АТФазы на рост клеток в корнях кукурузы // Физиология растений. – 2005. – Т. 52, №4. – С. 558-565.
4. Мордерер Е.Ю. Избирательная фитотоксичность гербицидов. – Киев: Логос, 2000. – 240 с.
5. Попов В.Я. Використання видільної активності кореневої системи для оцінки стійкості рослин в умовах екзогенного впливу важких металів // Вісник Дніпропетровськ. ун-ту. Біологія. Екологія. – 1999. – Вип. 6. – С. 99-102.
6. Серегин И.В., Иванов В.Б. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиология растений. – 2001. – Т. 48, № 4. – С. 606-630.
7. Терек К.В., Юревич М.С., Речевська Н.Я. Нагромадження кадмію проростками кукурудзи та їх реакція на токсичну дію металу // Физиология и биохимия культ. растений. – 2000. – Т. 32, № 6. – С. 506-511.
8. Шемет С.А. Дослідження ростової та видільної активності паростків кукурудзи в разі дії інгібітора проростання ацетохлору // Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2003. – Вип. 33. – С. 177-184.
9. Шемет С.А. Вплив кадмію на ріст і ацидофікуючу активність паростків кукурудзи // Там само. – 2004. – Вип. 35. – С. 257-261.
10. Astolfi S., Zuchi S., Passera C. Effect of cadmium on  $H^+$ -ATPase activity of plasma membrane vesicles isolated from roots of different S-supplied maize (*Zea mays* L.) plants // Plant Sci. – 2005. – V. 169. – P. 361-368.
11. Burzynski M., Migocka M., Klobus G. Cu and Cd transport in cucumber (*Cucumis sativus* L.) root plasma membranes // Ibid. – 2005. – V. 168. – P. 1609-1614.
12. Degenhardt J., Larsen P. B., Howell S. H., Kochian L. V. Aluminum resistance in the Arabidopsis mutant alr-104 is caused by an aluminum-induced increase in rhizosphere pH // Plant Physiol. – 1998. – V. 117. – P. 19-27.
13. Fodor E., Szabo-Nagy A., Erdei L. The effect of cadmium on the fluidity and  $H^+$ -ATPase activity of plasma membrane from sunflower and wheat roots // J. Plant Physiol. – 1995. – V. 147. – P. 87-92.
14. Gulner G., Kömives T., Rennenberg H. Enhanced tolerance of transgenic poplar plants overexpressing  $\gamma$ -glutamylcysteine synthetase towards chloroacetanilide herbicides // J. Exp. Bot. – 2001. – V. 52, № 358. – P. 971-979.
15. Hager A. Role of the plasma membrane  $H^+$ -ATPase in auxin-induced elongation growth: historical and new aspects // J. Plant Res. – 2003. – V. 116, № 6. – P. 483-505.
16. Hall J. L. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification // J. Exp. Bot. – 2002. – V. 53, № 366. – P. 1-11.
17. Hernandez L.E., Cooke D.T. Modification of the root plasma membrane lipid composition of cadmium-treated *Pisum sativum* // Ibid. – 1997. – V. 48, № 312. – P. 1375-1381.
18. Jauert P., Schumacher T. E., Boe A., Reese R. N. Rhizosphere acidification and cadmium uptake by strawberry clover // J. Environ. Qual. – 2002. – V. 31. – P. 627-633.
19. Lin Q., Chen Y.X., Yu Y.L. et al. Chemical behavior of Cd in rice rhizosphere // Chemosphere. – 2003. – V. 50. – P. 755-761.
20. Michelet B., Boutry M. The plasma membrane  $H^+$ -ATPase, a highly regulated enzyme with multiple physiological functions // Plant Physiol. – 1995. – V. 108. – P. 1-6.
21. Mittler R. Abiotic stress, the field environment and stress combination // Trends Plant Sci. – 2006. – V. 11, № 1. – P. 15-19.
22. Oliver D.P., Tiller K.G., Alston A.M. et al. Effects of soil pH and applied cadmium on cadmium concentration in wheat grain // Aust. J. Soil. Res. – 1998. – V. 36. – P. 571-583.
23. Rober-Kleber N., Albrechtova J.T., Fleig S. et al. Plasma membrane  $H^+$ -ATPase is involved in auxin-mediated cell elongation during wheat embryo development // Plant Physiol. – 2003. – V. 131, № 3. – P.1302-1312.
24. Sze H., Palmgren M. G. Energization of plant cell membranes by  $H^+$ -pumping ATPases: regulation and biosynthesis // Plant Cell. – 1999. – V. 11. – P. 677-690.

Надійшла до редакції  
14.02.2007 р.

## **КОМБІНОВАНИЙ ВПЛИВ**

### **COMBINED ACTION OF ACETOCHLOR AND CADMIUM IONS ON GROWTH AND ACIDIFYING ACTIVITY OF MAIZE SEEDLINGS**

S. A. Shemet, O. M. Vinnichenko

*Biology Research Institute, Dnipropetrovsk National University  
(Dnipropetrovsk, Ukraine)*

Combined action of acetochlor and cadmium ions on maize seedlings physiological parameters was studied using experimental design technique. Inhibition of plant growth and violation of coordinated development was stated and supported by regression equations. Seedlings acidifying activity decreased under combined toxic action. Effects of factors interaction were found out. Interrelations between growth and extrusion activity suggest participation of proton-transport processes in plant adaptation to combined stress action.

**Key words:** *Zea mays L., acetochlor, cadmium, growth, acidifying activity*

### **КОМБИНИРОВАННОЕ ВЛИЯНИЕ АЦЕТОХЛОРА И ИОНОВ КАДМИЯ НА РОСТ И АЦИДОФИЦИРУЮЩУЮ АКТИВНОСТЬ ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ**

С. А. Шемет, А. Н. Винниченко

*Научно-исследовательский институт биологии  
Днепропетровского национального университета  
(Днепропетровск, Украина)*

Исследовано комбинированное влияние ацетохлора и ионов кадмия на физиологические параметры проростков кукурузы с использованием плана полного факторного эксперимента. Установлено ингибирование ростовых показателей и нарушения координированного развития проростков, что подтверждено анализом регрессионных зависимостей. Показано угнетение ацидофицирующей активности проростков в условиях комбинированного токсического действия. Выявлены эффекты взаимодействия факторов. Установленные взаимосвязи ростовой и выделительной активности позволяют предположить роль протон-транспортных процессов в приспособлении растений к комбинированному действию стрессовых факторов.

**Ключевые слова:** *Zea mays L., ацетохлор, кадмий, рост, ацидофицирующая активность*