

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОПТИМАЛЬНОГО СОДЕРЖАНИЯ МЕДИ В ПОЧВАХ РАЗНОГО ТИПА НА ОСНОВАНИИ ДИНАМИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ ЕЕ НАКОПЛЕНИЯ В НАДЗЕМНОЙ БИОМАССЕ И КОРНЯХ РАСТЕНИЙ (НА ПРИМЕРЕ ЯЧМЕНЯ *Hordeum vulgare* L.)

П.Н. ЦЫГВИНЦЕВ, Л.И. ГОНЧАРОВА, К.В. МАНИН, В.М. РАЧКОВА

Медь — один из необходимых микроэлементов для животных и растений. Она играет важную роль в ряде физиологических процессов, однако становится токсичной для растений при поступлении в высоких концентрациях. Актуальность работ по определению оптимального и критического содержания меди в почвах, особенно при производстве сельскохозяйственной продукции, обусловлена постоянным техногенным загрязнением почв тяжелыми металлами. Увеличение содержания меди в почвах может привести к изменению биохимических процессов в растениях, изменению их морфологии и, в конечном счете, к снижению продуктивности. Построение сложных динамических моделей поступления тяжелых металлов в растения не всегда оправдано, так как большинство коэффициентов может быть получено только в лабораторных экспериментах в условиях, которые сильно отличаются от естественных. В нашем эксперименте показано, что можно определять оптимальные и критические уровни загрязнения почв тяжелыми металлами, анализируя динамику их накопления в разных частях растений. В условиях вегетационного опыта на основе оценки накопления Cu в надземной биомассе и в корнях ячменя (*Hordeum vulgare* L.) мы сравнили оптимальные и критические для растений уровни накопления меди для двух типов почв — дерново-подзолистой и чернозема. Показано, что содержание меди в растениях ячменя сохраняется относительно постоянным на протяжении IV–IX этапов органогенеза (20–60 сут от даты всходов). При этом накопление Cu в корнях линейно определяется содержанием микроэлемента в почве, в то время как интенсивность накопления в надземной биомассе снижается с увеличением содержания меди в почве. Двукратное превышение накопления Cu в корнях ячменя на дерново-подзолистой почве по сравнению с черноземом, вероятно, обусловлено агрохимическими характеристиками почв. На основе анализа динамики накопления меди предложена функция, отражающая зависимость содержания меди в надземной биомассе от ее количества в корнях растений, которая имеет вид суммы показательной экспоненциальной функции накопления и линейной функции выведения, обусловленной работой системы активного молекулярного транспорта Cu в растениях: $Y = c \times X^a + b \times X \times (a - 1)^{-1}$. Аппроксимация экспериментальных данных этой функцией позволила определить ее коэффициенты: $a = 0,430 \pm 0,014$; $b = 0,020 \pm 0,005$; $c = 3,31 \pm 0,81$. На основе анализа динамики накопления меди в надземной и корневой частях растений нам удалось определить концентрацию, при которой в соответствии с теорией Беккера аккумулятивный тип накопления металла сменяется на барьерный, то есть происходит переход от повышенного накопления меди растением к активации защитных механизмов, ограничивающих поступление металла. Оптимальная для роста ячменя концентрация меди в почвенном растворе составила 7,6 мг/кг при валовом содержании соответственно 3,5 и 6,9 мг/кг для дерново-подзолистой почвы и для чернозема. Расчетное значение критической аккумуляции меди в корнях растений, при котором ее поступление в надземную биомассу вследствие пассивного транспорта и выведение за счет активных молекулярных механизмов переноса сравниваются, для ячменя составляет 650 мг/кг, при этом содержание меди в надземной биомассе составит 31 мг/кг. Этот показатель может быть достигнут при валовом содержании Cu в дерново-подзолистой почве и черноземе соответственно 300 и 590 мг/кг.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare* L., ячмень, дерново-подзолистая почва, черноземе, медь, оптимальное и критическое содержание, динамическая модель.

Медь — один из эссенциальных микроэлементов. Она играет важную роль в ряде физиологических процессов (1), но становится токсичной для растений при высоких концентрациях (2, 3). В различных почвах валовое содержание меди составляет от 20 до 110 мг/кг. Однако в почвенных растворах концентрации Cu значительно ниже и варьирует от 30 до 241 мкг/л (4–6). Техногенные выбросы промышленных предприятий, постоянное применение различных продуктов на основе меди, в частности пестицидов и удобрений, может привести к накоплению меди в почвах сельскохозяйственных угодий. Значительная аккумуляция Cu влияет не только на почвенный микробиоценоз, но и на физические свойства почвы (7). Поэтому

изучение механизма поступления Cu из почвы в растения остается актуальным, особенно для сельскохозяйственных растений.

Установлено (8), что межвидовые различия в накоплении меди в системе растение—почва могут достигать 9-кратных значений. Согласно модели поглощения тяжелых металлов Бейкера, в зависимости от содержания в почве металлов в растениях может формироваться аккумулятивный, барьерный или индикативный тип защитных реакций (8). Характер защитных реакций определяется процессами, контролирующими поступление и распределение Cu в органах и тканях растений. Поступление ионов различных металлов из почвенного раствора и их распределение в клетках корней, ксилемы, в апопласте и цитозоле надземной части растений осуществляются как пассивно (за счет осмоса), так и посредством активного транспорта с участием переносчиков, кодируемых различными генами (9). В последние годы большое внимание уделяется молекулярным механизмам этих процессов. На *Arabidopsis thaliana* описано участие ферриредуктазных оксидаз семейства FRO в изменении формы окисления меди (Cu/Cu²⁺), влияющее на поглощение меди из почвы корнями растений (10). Также на *Arabidopsis* показана важная роль генов семейства COPT (copper transporter), продукты которых локализованы в плазматической мембране клеток корней, в поступлении Cu из ризосферы (11). Предполагается, что члены семейства цинк-регулируемых (Zinc-regulated transporters, ZRT) и железо-регулируемых белков-транспортеров (Iron-regulated transporters, IRT) могут опосредованно участвовать в поглощении и переносе Cu в *Arabidopsis thaliana* и *Medicago truncatula* (12, 13).

В переносе как одно- так и двухвалентных катионов меди из корневого симпласта в ксилему растений, а также из цитоплазмы в вакуоль клетки участвуют различные Cu-транспортирующие АТФазы семейства НМА (14-16). В противоположном направлении специфический транспорт только ионов меди (II) через плазмалемму, вероятно, осуществляют белки подсемейства COPT семейства CTR, которые также ответственны за поглощение Cu в листьях и других надземных органах (11, 12, 17, 18). Для арабидопсиса и риса выявлены семь белков типа COPT, гены которых экспрессировались практически во всех тканях корня и побега (18, 19). У *Brassica napus* установлена сбалансированность интенсивности экспрессии генов *HMA5* и *ZIP4*, белковые продукты которых локализованы в плазмалемме и обеспечивают соответственно транспорт ионов Cu из цитозоля в апопласт и поступление Cu в цитозоль (20). Показано, что в ответ на повышение концентрации Cu в среде интенсивность экспрессии гена *HMA5* резко возрастает, тогда как экспрессия гена *ZIP4* полностью блокируется, что позволяет говорить о возможном участии этих генов в регуляции внутриклеточного гомеостаза Cu для ограничения ее аккумуляции до летальных концентраций.

Обычно содержание Cu составляет от 2 до 50 мг/кг сухой массы в зависимости от вида растений. Для большинства растений величина 5-20 мг/кг, по-видимому, оптимальна, выше этого значения проявляются симптомы токсичности, а ниже — симптомы дефицита (21, 22). Как дефицит, так и избыток Cu влияют на физиологические процессы растений и, в конечном счете, на продуктивность (23, 24).

Построение сложных динамических моделей поступления тяжелых металлов в растения не всегда оправдано, так как большинство коэффициентов может быть получено только в модельных опытах, условия в которых сильно отличаются от естественных. В нашем эксперименте показано, что можно определять оптимальные и критические уровни загрязнения почв тяжелыми металлами на основе анализа динамики накопления

их в различных частях растений.

Целью работы было изучение динамики накопления меди в растениях ячменя в зависимости от ее количества в почве для оценки оптимальных и критических значений содержания этого микроэлемента.

Методика. Вегетационные опыты выполняли на растениях ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Зазерский 85. Растения выращивали в сосудах, содержащих 4,5 кг дерново-подзолистой почвы или чернозема выщелоченного тяжелосуглинистого. Агрохимические показатели почв, определенные общепринятыми методами (25), составили: рН_{KCl} — соответственно 5,47 и 5,53; гумус — 1,7 % и 4,8 % (по Тюрину); обменный К₂O — 64,7 и 134,3 мг/кг (по Масловой); подвижный P₂O₅ — 805 и 214 мг/кг (по Кирсанову); гидролитическая кислотность — 2,7 и 3,0 мг-экв/100 г; сумма обменных оснований — 7,6 и 31,7 мг-экв/100 г (по Каппену). Валовое содержание меди в почвах составляло соответственно 3,8 и 9,1 мг/кг, что служило контролем. Перед посевом в почву вносили питательные элементы из расчета N₂₀₀P₁₀₀K₁₀₀ мг/кг почвы по действующему веществу, Cu добавляли в виде водных растворов азотнокислой соли Cu(NO₃)₂ · 3H₂O до содержания 50, 100, 150 и 200 мг/кг — для дерново-подзолистой почвы, 100, 150, 300 и 400 мг/кг — для чернозема тяжелосуглинистого. Ячмень выращивали в течение 60 сут от даты всходов до фазы молочная спелость. Плотность посева 13 растений на вегетационный сосуд диаметром 22 см, биологическая повторность опыта 5-кратная.

Через 20, 30, 45 и 60 сут от даты всходов (соответственно на IV, V, VII и IX этапах органогенеза) (26) определяли содержание Cu в надземной биомассе и корнях растений. При отборе корни растений отмывали от почвы в дистиллированной воде. Эксперименты проводили в 3-кратной биологической и 2-кратной аналитической повторностях. Массу надземной и корневой частей растений (для воздушно сухого состояния) оценивали гравиметрическим методом. Содержание Cu определяли атомно-абсорбционным методом на спектрометре SpectrAA 250 Plus («Varian, Inc.», США) согласно описанию (27). Растительные пробы минерализовали сухим озолением по ГОСТ 26657-85.

В таблице и на рисунках приведены средние значения и их стандартные ошибки ($M \pm SEM$). Достоверность различий с контролем устанавливали для средних значений *t*-критерием Стьюдента, для дисперсий — *F*-критерием Фишера на уровне значимости $p < 0,05$. Для статистической обработки данных использовали пакеты программ Microsoft Office Excel 2003 и STATISTICA v.6 («StatSoft, Inc.», США, <http://www.statsoft.com>).

Результаты. Динамика накопления меди в органах растений в зависимости от содержания металла в почвах и возраста ячменя представлена в таблице. В процессе роста растений количество металла в корневой и надземной биомассе изменялось незначительно.

Накопление меди в растениях ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Зазерский 85 на разных этапах органогенеза в зависимости от содержания элемента в почвах ($M \pm SEM$, вегетационный опыт)

Показатель	Внесено меди в почву, мг/кг	Этап органогенеза по Куперману			
		IV	V	VII	IX
Дерново-подзолистая супесчаная почва					
Содержание Cu в надземной биомассе, мг/кг	0	8,8±0,9	9,3±0,9	6,2±0,8	6,2±0,8
	50	18,6±1,2	23,0±1,2	18,8±1,0	21,6±1,1
	100	27,6±1,1	27,0±1,1	23,3±0,9	25,6±0,9
	150	29,1±1,9	31,0±1,9	23,7±1,6	25,6±1,7
	200	33,6±2,3	35,0±2,3	26,8±1,9	27,7±2,0
Содержание Cu в корнях, мг/кг	0	11,1±1,2	12,9±1,1	11,0±1,0	7,7±1,1
	50	94,2±5,7	84,2±5,3	109±5	92,6±5,3
	100	236±14	176±13	221±12	210±13

	150	323±14	272±13	288±12	324±13
	200	517±18	489±17	439±15	474±17
	Чернозем выщелоченный тяжелосуглинистый				
Содержание Cu в надземной биомассе, мг/кг	0	11,3±1,1	13,6±1,2	8,9±1,3	8,6±1,2
	100	19,5±1,6	23,6±1,8	16,9±1,8	16,3±1,7
	150	23,8±1,5	26,6±1,6	21,3±1,7	19,5±1,6
	300	25,2±1,3	29,5±1,5	24,7±1,5	23,0±1,5
	400	27,7±1,1	32,1±1,2	27,5±1,2	27,3±1,2
Содержание Cu в корнях, мг/кг	0	17,3±0,5	17,0±0,4	17,3±0,4	15,3±0,5
	100	67,0±8,2	81,2±6,4	104±7	81,0±7,6
	150	97,0±10	126±8	143±8	118±9
	300	223±8	224±6	252±7	246±7
	400	372±18	296±14	310±15	343±17

Дисперсионный анализ данных по содержанию меди в надземной и корневой частях растений показал зависимость количества Cu в надземной биомассе от физиологической фазы развития (на дерново-подзолистой почве $F = 9,5$; на черноземе $F = 60,9$; $F_{0,05} = 3,49$) и не выявил такой зависимости для корней (на дерново-подзолистой почве $F = 1,98$; на черноземе $F = 0,58$; $F_{0,05} = 3,49$). Наблюдаемая зависимость обусловлена повышенным накоплением меди на V этапе органогенеза и его снижением на более поздних стадиях развития растений (см. табл.). Однако в целом эти изменения не выходят за пределы 20 %.

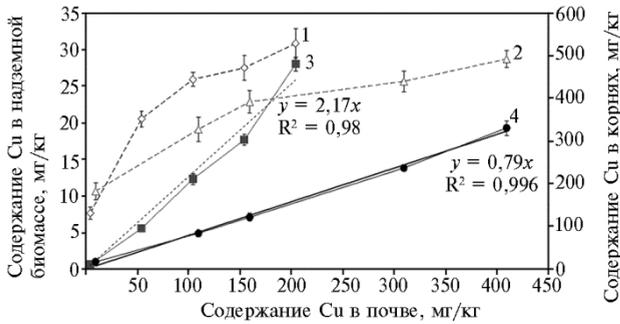


Рис. 1. Накопление Cu у растений ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Зазерский 85 в надземной биомассе на дерново-подзолистой почве (1) и черноземе (2) и в корнях на дерново-подзолистой почве (3) и черноземе (4) в зависимости от содержания элемента в почвах. Представлены средние экспериментальные значения с ошибкой, пунктирные линии — уравнения и достоверность линейной аппроксимации (вегетационный опыт).

Динамику накопления меди в надземной и корневой частях растений в зависимости от ее содержания в почвах двух типов иллюстрирует рисунок 1. Содержание меди в корнях имело четко выраженную линейную зависимость от содержания микроэлемента в почве (на рисунке пунктиром представлены уравнения и достоверность линейной аппроксимации), в то время как интенсивность накопления в надземной биомассе снижалась с увеличением количества меди в почве. Двукратное превышение накопления Cu в корнях ячменя на дерново-подзолистой почве по сравнению с черноземом, вероятно, обусловлено агрохимическими характеристиками почв, так и более прочной фиксацией меди в черноземе по сравнению с дерново-подзолистой почвой. После завершения эксперимента была определена доступность меди из почв (25). В среднем во всех вариантах с внесением меди в субстрат для дерново-подзолистой почвы доля кислоторастворимой фракции (экстракция 1 М HCl) от валового содержания меди составила 81 ± 2 %, для чернозема — 73 ± 3 %. Доля подвижной фракции (экстракция ацетат-аммонийным буфером, pH 4,8) составила для дерново-подзолистой почвы и чернозема соответственно 43 ± 4 % и 7 ± 2 %.

На рисунке 2 показано содержание Cu в надземной биомассе в зависимости от содержания в корнях растений. Очевидно, что поступление Cu из корней в надземную биомассу не обусловлено типом почвы, на которой

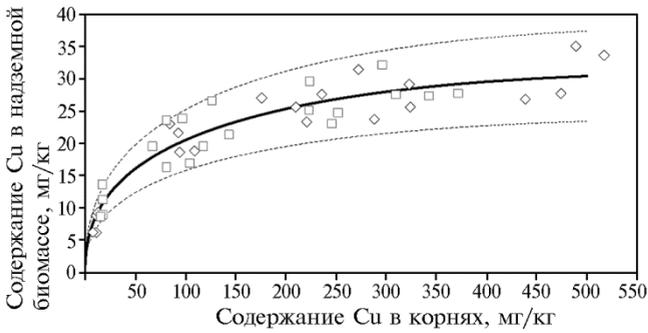


Рис. 2. Накопление Cu у растений ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Зазерский 85 в надземной биомассе в зависимости от содержания элемента в корнях на дерново-подзолистой почве (◇) и черноземе (□). Сплошная линия — аппроксимация функцией [2], пунктирные линии — 95 % доверительный интервал (вегетационный опыт).

корнях растений:

$$\frac{\partial Y}{\partial X} = \frac{a \times Y - b \times X}{X} \quad [1]$$

Решением этого уравнения служит функция:

$$Y = c \times X^a + \frac{b \times X}{a - 1}, \quad [2]$$

где Y — содержание меди в надземной биомассе; X — содержание меди в корнях растений; a , b , c — коэффициенты.

На рисунке 2 сплошной линией представлено расчетное накопление меди в биомассе ячменя при $a = 0,430 \pm 0,014$; $b = 0,020 \pm 0,005$; $c = 3,31 \pm 0,81$. Пунктирные линии отражают 95 % доверительный интервал аппроксимации.

Поскольку коэффициент $a < 1$, то функция содержания меди в надземной биомассе растений [2] суммирует как поступление Cu из корней, так и обратный транспорт металла из надземной части растений в корневую. При этом первое слагаемое функции ($c \times X^a$), характеризующее накопление, полностью совпадает с описанием закономерности поступления меди в растения ячменя, установленной R.D. Davis и P.H.T. Beckett (2, 3). Они показали, что до достижения критической для растений концентрации меди зависимость ее накопления в молодых растениях ячменя описывается линейной функцией логарифмов $\text{Log}(y) = a + b \times \text{Log}(x)$, где y — содержание Cu в растениях, а x — концентрация в питательном растворе.

Вторая часть функции [2] обеспечивается активной системой обратного транспорта и соответствует прямой линейной зависимости от концентрации меди. Линейная зависимость активности экспрессии генов, обеспечивающих транспорт Cu в растениях, от ее содержания была показана для *Brassica napus* (20): в ответ на повышение концентрации Cu в среде интенсивность экспрессии гена *HMA5* резко возрастает, тогда как экспрессия гена *ZIP4* полностью блокируется.

Механизмы регуляции содержания тяжелых металлов в органах и тканях растений формируют соответствующий тип защитной реакции в теории Беккера: при недостатке микроэлемента в почве наблюдается аккумулятивный тип, при избытке — барьерный тип накопления. Индикатором перехода от одного типа накопления к другому служит соотношение содержания металла в надземной и корневой части растения: если оно > 1 , то тип аккумулятивный, < 1 — барьерный (8). Следовательно, по динамике накопления Cu в надземной и корневой части растений можно определить ту концентрацию Cu в почве, при которой происходит смена типа накопле-

произрастали растения.

Поступление меди в надземную биомассу из корней растений регулируется механизмами как пассивного (за счет осмоса), так и активного транспорта с обратной связью, то есть скорость поступления Cu в надземную биомассу из корней растений должна быть пропорциональна разности концентраций и обратно пропорциональна содержанию меди в

ния металла с аккумулятивного на барьерный. Эта точка будет соответствовать содержанию меди в почве, оптимальному для питания растений:

$$\frac{Y}{X} = c \times X^{a-1} + \frac{b}{a-1} = 1, \quad [3]$$

$$X = \sqrt[a-1]{\frac{a-b-1}{c \times (a-1)}}. \quad [4]$$

Используя коэффициенты аппроксимации, полученные для функции [2], находим оптимальное для ячменя содержание Cu в корнях и надземной биомассе растений — 7,6 мг/кг. Соответственно, исходя из линейной динамики накопления меди в корнях (см. рис. 1), оптимальное для ячменя валовое почвенное содержание Cu составляет 3,5 и 6,9 мг/кг соответственно для дерново-подзолистой почвы и для чернозема.

В нашем эксперименте использовались количества Cu в почвах, которые не вызывают у ячменя явных токсических эффектов. Можно предположить, что при достижении критического содержания Cu в корнях ее поступление в надземную биомассу за счет пассивного транспорта и выведение при посредстве активных молекулярных механизмов переноса сравниваются:

$$\frac{\partial Y}{\partial X} = c \times a \times X^{a-1} + \frac{b}{a-1} = 0. \quad [5]$$

Исходя из этого предположения, можно рассчитать критическое накопления Cu в корнях растений:

$$X = \sqrt[a-1]{\frac{b}{c \times a \times (1-a)}}. \quad [4]$$

Используя коэффициенты аппроксимации, полученные для функции [2], находим критическое для ячменя содержание Cu в корнях растений — 650 мг/кг, при этом значении содержание меди в надземной биомассе достигнет 31 мг/кг. Соответственно, критическое для ячменя валовое содержания Cu для дерново-подзолистой почвы и для чернозема составляет соответственно 300 и 590 мг/кг.

Таким образом, интенсивность накопление меди в растениях ячменя не зависит от физиологической фазы развития растений и сохраняется относительно постоянной на протяжении IV-IX этапов органогенеза. Аккумуляция Cu в корнях растений ячменя линейна и определяется содержанием меди в почве. Двукратное превышение накопления Cu в корнях ячменя на дерново-подзолистой почве по сравнению с черноземом, вероятно, обусловлено агрохимическими характеристиками и буферной способностью почв. Зависимость содержания меди в надземной биомассе от ее количества в корнях растений имеет вид суммы показательной функции накопления и линейной функции выведения, обусловленной работой системы активного молекулярного транспорта Cu в растениях. Исходя из теории Беккера (1981) и анализа динамики накопления меди в надземной и корневой части растений, для ячменя расчетное оптимальное содержание металла в биомассе — 7,6 мг/кг. В эксперименте ему соответствовало валовое содержание Cu в дерново-подзолистой почве 3,5 мг/кг, в черноземе — 6,9 мг/кг. Расчетное значение условно критического накопления меди в корнях растений, при котором ее поступление в надземную биомассу за счет пассивного транспорта и выведение с участием активных молекулярных механизмов переноса сравнивается, для ячменя составляет 650 мг/кг, при этом количестве Cu в надземной части составит 31 мг/кг.

ESTIMATION OF THE OPTIMAL Cu CONTENT IN DIFFERENT SOIL TYPES BASED OF THE DYNAMIC MODEL FOR COPPER ACCUMULATION IN ABOVE GROUND PARTS AND ROOTS (ON THE EXAMPLE OF BARLEY *Hordeum vulgare* L. PLANTS)

P.N. Tsygvintsev, L.I. Goncharova, K.V. Manin, V.M. Rachkova

All-Russian Research Institute of Radiology and Agroecology, Federal Agency of Scientific Organizations, 109 km, Kievskoe sh., Kaluzhskaya Province, Obninsk, 249032 Russia, e-mail paul-gomel@mail.ru (✉ corresponding author), rirac70@gmail.com, maninkv@mail.ru, racvera@rambler.ru

ORCID:

Tsygvintsev P.N. orcid.org/0000-0003-0214-7447

Manin K.V. orcid.org/0000-0001-9057-0354

Goncharova L.I. orcid.org/0000-0002-6903-7755

Rachkova V.M. orcid.org/0000-0003-3638-3878

The authors declare no conflict of interests

Received January 22, 2018

doi: 10.15389/agrobiol.2018.3.570eng

Abstract

Copper is one of the essential microelements for both animals and plants and plays an important role in a number of physiological processes. However, it becomes toxic to plants when entering high concentrations. The urgency of the work to determine the optimum and critical levels of copper content in soils, especially in the agricultural production, is caused by permanent technogenic pollution of soils with heavy metals. An increase in the content of copper in soils can cause changes in biochemical processes in plants, their morphology, and, ultimately, reduce productivity. The construction of complex dynamic models of heavy metals entering plants is not always justified, since most of the coefficients can be obtained only in laboratory experiments under conditions which are very different from natural ones. In our experiment, it was shown that it is possible to determine optimal and critical levels of soil contamination by heavy metals on the basis of an analysis of the dynamics of their accumulation in different parts of plants. Optimal and critical levels of contamination of two types of soils (sod-podzolic and chernozem) with copper were determined based on the analysis of the dynamics of Cu accumulation in the above-ground and root parts of barley plants (*Hordeum vulgare* L.) in vegetation trials. The concentration of copper in barley plants remains relatively constant throughout the IV-IX stages of organogenesis (20-60 days from the date of emergence). The Cu accumulation in the roots of barley plants linearly followed its content in the soil, while the accumulation rate in the shoots decreases with increasing copper content in the soil. The double excess of Cu accumulation in barley roots on sod-podzolic soil as compared to chernozem is probably due to agrochemical characteristics of soils. A function is proposed that reflects the dependence of the copper content in the shoots on its concentration in plant roots, which has the form of the sum of the exponential accumulation function and the linear elimination function due to the operation of the active molecular transport system Cu in plants: $Y = c \times X^a + b \times X \times (a - 1)^{-1}$. Approximation of the experimental data by this function made it possible to determine its coefficients: $a = 0.430 \pm 0.014$; $b = 0.020 \pm 0.005$; $c = 3.31 \pm 0.81$. Analysis of the dynamics of copper accumulation in the shoot and root parts of plants made it possible to determine the concentration at which, according to Becker's theory, a change takes place from the accumulative to the barrier type of metal accumulation, that is, the transition from increased accumulation of copper by a plant to protective mechanisms limiting the supply of metal. Optimum copper accumulation in barley plant was 7.6 mg/kg, with a total soil content of 3.5 and 6.9 mg/kg for sod-podzolic soils and for chernozem, respectively. The calculated value of the «critical» concentration of copper in plant roots, at which its entry into the shoot due to passive transport and excretion due to active molecular transport mechanisms become equal, for barley is 650 mg/kg, and at this level the copper content in the shoot is 31 mg/kg. This level can be achieved with total soil Cu of 300 and 590 mg/kg for sod-podzolic soil and for chernozem, respectively.

Keywords: *Hordeum vulgare* L., barley, copper, sod-podzolic soil, chernozem, optimal level, critical level, dynamic model.

REFERENCES

1. Stern B.R. Essentiality and toxicity in copper health risk assessment: overview, update and regulatory considerations. *Journal of Toxicology and Environmental Health, Part A*, 2010, 73(2-3): 114-127 (doi: 10.1080/15287390903337100).
2. Beckett P.H.T., Davis R.D. Upper critical levels of toxic elements in plants. *New Phitol.*, 1977, 79(1): 95-106 (doi: 10.1111/j.1469-8137.1977.tb02185.x).
3. Davis R.D., Beckett P.H.T. Upper critical levels of toxic elements in plants. II. Critical levels of copper in young barley, wheat, rape, lettuce and ryegrass, and of nickel and zinc in young barley and ryegrass. *New Phitol.*, 1978, 80(1): 23-32 (doi: 10.1111/j.1469-8137.1978.tb02261.x).

4. Buccolieri A., Buccolieri G., Dell'Atti A., Strisciullo G., Gagliano-Candela R. Monitoring of total and bioavailable heavy metals concentration in agricultural soils. *Environ. Monit. Assess.*, 2010, 168(1-4): 547-560 (doi: 10.1007/s10661-009-1133-0).
5. Kim K.R., Owens G. Chemodynamics of heavy metals in long-term contaminated soils: metal speciation in soil solution. *J. Environ. Sci.-China*, 2009, 21(11): 1532-1540 (doi: 10.1016/S1001-0742(08)62451-1).
6. Mackie K.A., Muller T., Kandeler E. Remediation of copper in vineyards — a mini review. *Environ. Pollut.*, 2012, 167: 16-26 (doi: 10.1016/j.envpol.2012.03.023).
7. Arthur E., Moldrup P., Holmstrup M., Schjonning P., Winding A., Mayer P., de Jonge L.W. Soil microbial and physical properties and their relations along a steep copper gradient. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2012, 159: 9-18 (doi: 10.1016/j.agee.2012.06.021).
8. Baker A.J. Accumulators and excluders — strategies in the response of plants to heavy metals. *J. Plant Nutr.*, 1981, 3(1-4): 643-654 (doi: 10.1080/01904168109362867).
9. Krämer U., Talke I.N., Hanikenne M. Transition metal transport. *FEBS Lett.*, 2007, 581(12): 2263-2272 (doi: 10.1016/j.febslet.2007.04.010).
10. Bernal M., Casero D., Singh V., Wilson G.T., Grande A., Yang H.J., Dodani S.C., Pellegrin M., Huijser P., Connolly E.L., Merchant S.S., Kramer U. Transcriptome sequencing identifies *SPL7*-regulated copper acquisition genes *FRO4/FRO5* and the copper dependence of iron homeostasis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2012, 24(2): 738-761 (doi: 10.1105/tpc.111.090431).
11. Andres-Colas N., Perea-Garcia A., Puig S., Penarubia L. Deregulated copper transport affects *Arabidopsis* development especially in the absence of environmental cycles. *Plant Physiol.*, 2010, 153: 170-184 (doi: 10.1104/pp.110.153676).
12. del Pozo T., Cambiazo V., Gonzalez M. Gene expression profiling analysis of copper homeostasis in *Arabidopsis thaliana*. *Biochem. Bioph. Res. Co.*, 2010, 393(2): 248-252 (doi: 10.1016/j.bbrc.2010.01.111).
13. Stephens B.W., Cook D. R., Grusak M.A. Characterization of zinc transport by divalent metal transporters of the ZIP family from the model legume *Medicago truncatula*. *BioMetals*, 2011, 24(1): 51-58 (doi: 10.1007/s10534-010-9373-6).
14. Zimmerman, M., Clarke O., Gulbis J.M., Keizer D.W., Jarvis R.S., Cobbett C.S., Hinds M.G., Xiao Z.G., Wedd A.G. Metal binding affinities of *Arabidopsis* zinc and copper transporters: selectivities match the relative, but not the absolute, affinities of their amino-terminal domains. *Biochemistry*, 2009 48(49): 11640-11654 (doi: 10.1021/bi901573b).
15. Zorrig W., Abdely C., Berthomieu P. The phylogenetic tree gathering the plant Zn/Cd/Pb/Co P_{1B}-ATPases appears to be structured according to the botanical families. *Comptes Rendus Biologies*, 2011, 334(12): 863-871 (doi: 10.1016/j.crv.2011.09.004).
16. Kobayashi Y., Kuroda K., Kimura K., Southron-Francis J.L., Furuzawa A., Kimura K., Iuchi S., Kobayashi M., Taylor G.J., Koyama H. Amino acid polymorphisms in strictly conserved domains of a P-type ATPase HMA5 are involved in the mechanism of copper tolerance variation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 2008, 148(2): 969-980 (doi: 10.1104/pp.108.119933).
17. Jung H.I., Gayomba S.R., Rutzke M.A., Craft E., Kochian L.V., Vatamaniuk O.K. COPT6 is a plasma membrane transporter that functions in copper homeostasis in *Arabidopsis* and is a novel target of SQUAMOSA promoter-binding protein-like 7. *J. Biol. Chem.*, 2012, 287(40): 33252-33267 (doi: 10.1074/jbc.M112.397810).
18. Yuan M., Li X., Xiao J., Wang S. Molecular and functional analyses of COPT/Crt-type copper transporter-like gene family in rice. *BMC Plant Biol.*, 2011, 11: 69 (doi: 10.1186/1471-2229-11-69).
19. Puig S. Function and regulation of the plant COPT family of high-affinity copper transport proteins. *Advances in Botany*, 2014, 2014: Article ID 476917 (doi: 10.1155/2014/476917).
20. Kholodova V.P., Ivanova E.M., Kuznetsov V.V. Initial steps of copper detoxification: outside and inside of the plant cell. In: *Detoxification of heavy metals. Soil biology. V. 30*. I. Sherameti, A. Varma (eds.). Springer, Berlin, Heidelberg, 2011 (doi: 10.1007/978-3-642-21408-0_8).
21. Hansch R., Mendel R.R. Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl). *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2009, 12(3): 259-266 (doi: 10.1016/j.pbi.2009.05.006).
22. Six J. Plant nutrition for sustainable development and global health. *Plant Soil*, 2011, 339(1-2): (doi: 10.1007/s11104-010-0677-7).
23. Ravet K., Danford F.L., Dihle A., Pittarello M., Pilon M. Spatiotemporal analysis of copper homeostasis in *Populus trichocarpa* reveals an integrated molecular remodeling for a preferential allocation of copper to plastocyanin in the chloroplasts of developing leaves. *Plant Physiol.*, 2011, 157(3): 1300-1312 (doi: 10.1104/pp.111.183350).
24. Sanchez-Pardo B., Fernandez-Pascual M., Zornoza P. Copper microlocalisation, ultrastructural alterations and antioxidant responses in the nodules of white lupin and soybean plants grown under conditions of copper excess. *Environ. Exp. Bot.*, 2012, 84: 52-60 (doi: 10.1016/j.envexpbot.2012.04.017).
25. *Agrokhimicheskie metody issledovaniya pochv* [Agrochemical methods of soil study]. Moscow, 1975 (in Russ.).
26. Kuperman F.M. *Morfofiziologiya rastenii* [Morphophysiology of plants]. Moscow, 1984 (in Russ.).
27. *Metodicheskie ukazaniya po opredeleniyu tyazhelykh metallov v pochvakh sel'khozugodii i produktsii rastenievodstva*. Utverzhdeno 10.03.1992 Ministerstvom sel'skogo khozyaistva Rossiiskoi Federatsii [Analysis of heavy metals in arable soils and plant production: recommendations]. Moscow, 1992 (in Russ.).