

## Effets du cadmium sur l'accumulation ionique et les teneurs en lipides dans les feuilles de tomate (*Lycopersicum esculentum*)

par W. Ben Ammar<sup>1</sup>, I. Nouairi<sup>2</sup>, B. Tray<sup>1</sup>, M. Zarrouk<sup>2</sup>, F. Jemal<sup>1</sup> & M. H. Ghorbel<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Unité de Recherche de Nutrition et Métabolisme Azotés et Protéines de Stress, 99 UR/0920, Faculté des Sciences de Tunis, 1060 Tunis, Tunisie; <sup>2</sup> Laboratoire Caractérisation et Qualité de l'Huile d'Olive, INRST, BP 95, 2050 Hammam-Lif, Tunisie. E-mail : mokhtar.zarrouk@inrst.rnrt.tn

Reçu le 7 avril 2005

### RÉSUMÉ

L'objectif de ce travail a été d'évaluer l'accumulation du cadmium au niveau des feuilles âgées et des feuilles jeunes ainsi que ses effets sur la croissance, la nutrition minérale, la synthèse des pigments photosynthétiques et la composition lipidique chez la tomate préalablement cultivée sur milieu nutritif de base puis traitée pendant une semaine avec des doses croissantes de CdCl<sub>2</sub> (0, 1, 5, 10, 25 et 50 µM). Mal-

gré la forte accumulation de Cd dans les feuilles âgées, la croissance de ces dernières est moins affectée que celle des feuilles jeunes. Le cadmium diminue les teneurs en éléments nutritifs ainsi que celles des pigments photosynthétiques. L'analyse des différentes classes lipidiques au niveau des feuilles jeunes et âgées a montré que le traitement par le cadmium réduit les teneurs en galactolipides et en phospholipides.

### SUMMARY Cadmium effects on mineral nutrition and lipid contents in tomato leaves

The treatment of growing tomato (*Lycopersicum esculentum*) plants with CdCl<sub>2</sub> (0, 1, 5, 10, 25 et 50 µM) on various plant physiological parameters and membrane lipids of primary and young leaves was studied. In leaves of tomato plants Cd produced a significant

inhibition of growth, chlorophyll content and alteration of the nutrient status in both primary and young leaves. A decrease in lipid contents, specially galactolipids and phospholipids, was observed after Cd treatment.

### INTRODUCTION

De nos jours, l'usage des fertilisants minéraux et des produits phytosanitaires ainsi que l'utilisation des boues résiduaires des stations d'épuration figurent parmi les principales sources de contamination par le cadmium des sols cultivés. Certaines plantes peuvent accumuler des quantités de métaux lourds assez importantes dans la partie aérienne sans montrer de signes de toxicité, elles sont dites hyperaccumulatrices (Salt *et al.* 1998; Hutchinson *et al.* 2000; Lombi *et al.* 2000). D'une façon générale, la phytotoxicité du cadmium se manifeste, chez les végétaux, par une inhibition de la croissance (Artexte *et al.* 2002; Djebali *et al.*, 2002; Voigt & Nagel, 2002; Sobkowiak *et al.*, 2004). Cet effet inhibiteur peut résulter d'effets directs et indirects de ce polluant sur certains processus physiologiques et métaboliques de la plante. Moral *et al.* (1994) ont attribué l'inhibition de la croissance à l'impact du métal sur l'absorption et le transport de l'eau et des éléments nutritifs essentiels. De plus, plusieurs travaux ont confirmé les effets néfastes du

cadmium sur les processus d'absorption et de transport de certains éléments minéraux essentiels pour le développement de la plante tels que Fe<sup>2+</sup>, Zn<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, Ca<sup>2+</sup> et K<sup>+</sup> (Zornoza *et al.*, 2002). Le cadmium affecte aussi l'activité photosynthétique en agissant à différents niveaux : il semble provoquer un important changement structural au niveau des chloroplastes, corrélé à une diminution de l'activité photosynthétique comme il peut réduire la teneur en pigments chlorophylliens (Siedlecka & Krupa, 1996). Ce polluant peut également agir sur le transport des électrons en réduisant l'activité des photosystèmes PSI et PSII (Atal *et al.*, 1991) et/ou en diminuant la fixation du CO<sub>2</sub> suite à l'augmentation de la résistance stomatique qui pourrait être due à la libération des ions K<sup>+</sup> dans les cellules de garde et, par conséquent la fermeture des stomates (Poschrieder *et al.*, 1989). D'autre part, le Cd, comme tous les métaux lourds, agit sur la composition lipidique des membranes cellulaires en modifiant leur fluidité et leur intégrité et, par conséquent, leur perméabilité (Jemal *et al.*, 2000; Quartacci *et al.*, 2000). Pour éviter ces effets, les plantes adoptent

plusieurs stratégies de protection dont l'importance varie d'un végétal à un autre. Certaines plantes évitent le métal toxique en limitant son absorption par le système racinaire (Salt *et al.*, 2000; Ma *et al.*, 2001). Une fois absorbé, le métal peut être immobilisé dont le but de le piéger et d'empêcher son interférence avec les processus physiologiques. La paroi pectocellulosique semble jouer un rôle majeur dans l'immobilisation extracellulaire des ions métalliques (Wagner, 1993). Les acides organiques, les acides aminés ainsi que certains peptides appelés phytochélatines permettent la fixation endocellulaire du métal (Jemal *et al.*, 1998; Clemens, 2001; Fediuc & Erdei, 2002). Mais il semble que la compartimentation ainsi que la modification de la fonction des membranes représentent les stratégies les plus adoptées (De Vos *et al.*, 1993; Meharg, 1993). Contrairement aux effets de la salinité (Müller & Santarius, 1978), du froid (Uemura & Steponkus, 1994) et de la sécheresse (Gigon *et al.*, 2004), les travaux concernant l'action des métaux lourds sur les constituants membranaires restent relativement rares et se limitent à des études indirectes telles que la mesure des produits de peroxydation des lipides qui renseignent sur l'état de dégradation des membranes mais ne donnent aucune idée sur les changements de leur composition lipidique. Ce travail s'intéresse aux effets du cadmium sur la croissance, la synthèse des pigments photosynthétiques, la nutrition minérale et la composition lipidique des feuilles jeunes et âgées des plantules de tomate traitées par des doses croissantes en CdCl<sub>2</sub>, pendant une semaine.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Conduite des cultures et récolte du matériel végétal

Les graines de tomate sont désinfectées par l'eau oxygénée à 10 % (V/V) pendant 20 min. Après plusieurs rinçages à l'eau distillée, elles sont mises à germer à l'obscurité. Sept à huit jours plus tard, les plantules sont repiquées, à raison de 10 par seau de 6 litres rempli d'une solution nutritive de base. La culture est poursuivie dans une chambre climatisée, à une température de 26° C pendant la photopériode et de 20° C pendant la nyctipériode et à une humidité relative de 70 %. Des lampes à mercure (Tungsram 250 W) assurent une densité photonique de 150 µmol de photons .m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> à la hauteur du feuillage.

Après 10 jours de culture sur milieu nutritif de base, des plantules homogènes sont installées sur des seaux contenant, en plus de la solution nutritive de base, différentes concentrations de CdCl<sub>2</sub> (0, 1, 5, 10, 25 et 50 µM).

Sept jours après le début des différents traitements par le chlorure de cadmium, les feuilles âgées (N1) et les feuilles jeunes (N2) sont récoltées puis pesées pour déterminer la masse de matière fraîche ensuite placées à l'étuve à 80° C pendant deux à quatre jours pour la détermination de la masse de matière sèche (MS).

### Dosage de cadmium et des éléments minéraux

Le matériel végétal ayant servi à la détermination de la matière sèche est soumis à une minéralisation à chaud

par un mélange nitroperchlorique (4V HNO<sub>3</sub>/1V HClO<sub>4</sub>). Après minéralisation totale, les résidus sont solubilisés dans 20 ml d'acide nitrique 7 %<sub>00</sub>. Le cadmium ainsi que les ions minéraux (Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> et K<sup>+</sup>) et les oligoéléments (Fe<sup>2+</sup>, Zn<sup>2+</sup> et Cu<sup>2+</sup>) ont été dosés sur l'extrait nitrique déjà préparé, au moyen d'un spectrophotomètre d'absorption atomique Perkin Elmer Analyst 300.

### Extraction et analyse des lipides totaux

L'extraction des lipides totaux des feuilles et des racines est pratiquée selon la méthode de Bligh et Dyer (1959) modifiée par Allen et Good (1971).

La séparation des différents lipides polaires a été effectuée par chromatographie sur couche mince selon la méthode de Lepage (1967). Le mélange de solvant de migration utilisé est composé de chloroforme, acétone, acide acétique, méthanol et eau dans les proportions 50, 20, 10, 10 et 5 en volumes.

Les esters méthyliques des acides gras sont analysés à l'aide d'un chromatographe Girdel, série 300C équipé d'une colonne capillaire Supelcowax<sup>TM</sup> 10 (30 m × 0,35 mm de diamètre interne, épaisseur du film 1 µM) maintenue à une température isotherme de 220° C. Le gaz vecteur est l'azote fourni à la pression de 1,4 bar. Les esters méthyliques sont détectés à la sortie de la colonne par un détecteur à ionisation de flamme. L'injecteur est porté à une température constante de 240° C et la température du détecteur est de 260° C. La quantité de chaque acide gras est calculée par référence à l'étalon interne (C17:0). Chaque acide gras est identifié en comparant son temps de rétention avec celui des esters méthyliques d'acides gras témoins.

### Dosage des pigments chlorophylliens

Les pigments chlorophylliens sont extraits en même temps que les substances lipophiles totales dans le mélange chloroforme-méthanol (1:1, V/V) selon la méthode d'Allen et Good (1971). Les teneurs en pigments sont déterminées selon la méthode de Mac Kinney (1941) et Arnon (1949).

## RÉSULTATS

### Accumulation du cadmium dans les tissus et effets sur la croissance

L'application de doses croissantes de CdCl<sub>2</sub> réduit nettement la croissance des feuilles (Fig. 1) et cet effet se manifeste dès la plus faible dose. Pour le traitement le plus sévère (50 µM), nous avons enregistré une réduction de l'ordre de 83 % pour les feuilles jeunes alors que, pour les feuilles âgées, elle n'est que de l'ordre de 44 %.

Bien que leur croissance soit moins affectée, les feuilles âgées accumulent plus de cadmium (Fig. 2). En effet, pour la dose 50 µM, la teneur en Cd des feuilles âgées (110 µg/g MS) est 5 fois plus importante que celle des feuilles jeunes (20 µg/g MS).

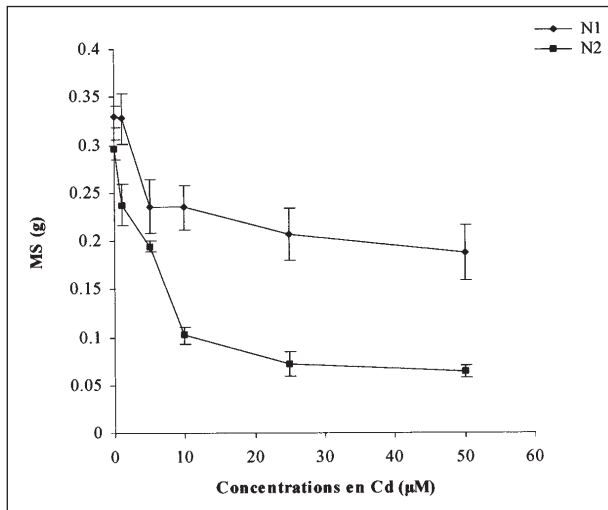


FIG. 1. – Variation de la croissance des feuilles âgées (N1) et jeunes (N2) de tomate après une semaine de traitement avec des doses croissantes de  $\text{CdCl}_2$ .

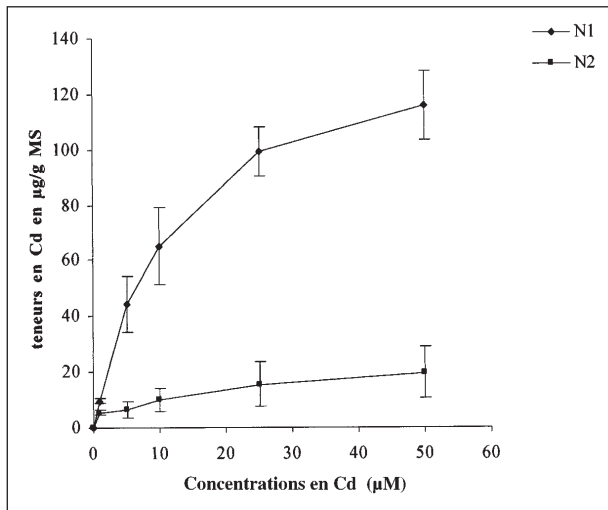


FIG. 2. – Accumulation du cadmium dans les feuilles âgées (N1) et jeunes (N2) de la tomate après une semaine de traitement avec des doses croissantes de  $\text{CdCl}_2$ .

### Effets du cadmium sur la composition en pigments photosynthétiques

Les résultats concernant les variations des teneurs en pigments photosynthétiques (Fig. 3) montrent une réduction des teneurs en chlorophylle a, chlorophylle b et caroténoïdes en fonction de la dose. Cette réduction est similaire pour les feuilles jeunes et les feuilles âgées; cependant elle est moins marquée pour la chlorophylle b.

### Effets du cadmium sur la composition minérale

Le cadmium entraîne des changements dans la composition minérale aussi bien dans les feuilles âgées (Fig. 4A)

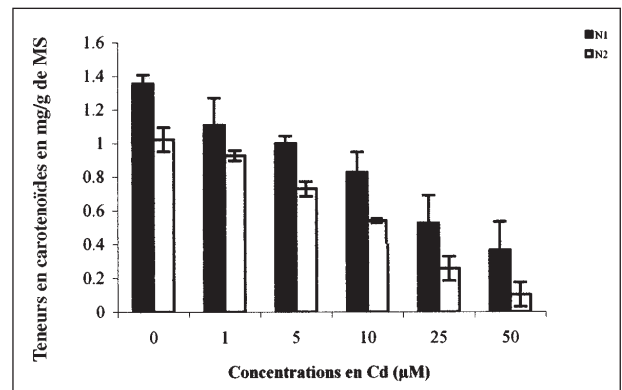
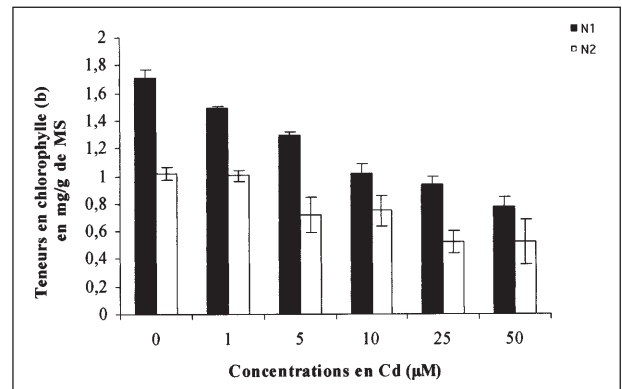
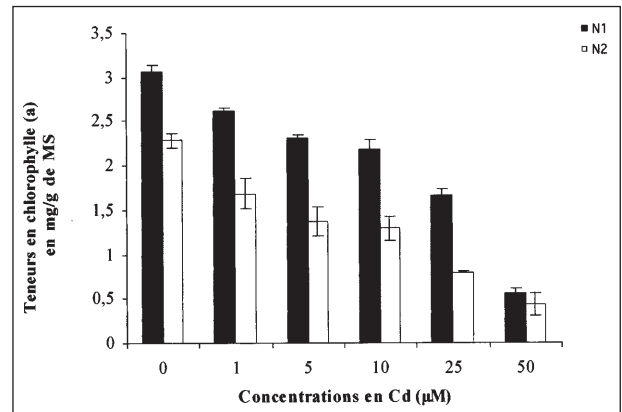


FIG. 3. – Teneurs en chlorophylle a, chlorophylle b et caroténoïdes dans les feuilles âgées (N1) et jeunes (N2) de tomate après une semaine de traitement avec des doses croissantes de  $\text{CdCl}_2$ .

que jeunes (Fig. 4B). Le  $\text{K}^+$ , élément majoritaire, est fortement diminué quel que soit l'âge de la plante. Les teneurs en  $\text{Mg}^{2+}$  et  $\text{Ca}^{2+}$  des feuilles jeunes semblent plus affectées par le traitement métallique que celles des feuilles âgées. D'autre part, le cadmium, même s'il est additionné au milieu à faible dose, réduit les teneurs en  $\text{Cu}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$  et  $\text{Fe}^{2+}$  aussi bien au niveau des feuilles âgées (Fig. 5A) qu'au niveau des feuilles jeunes (Fig. 5B).

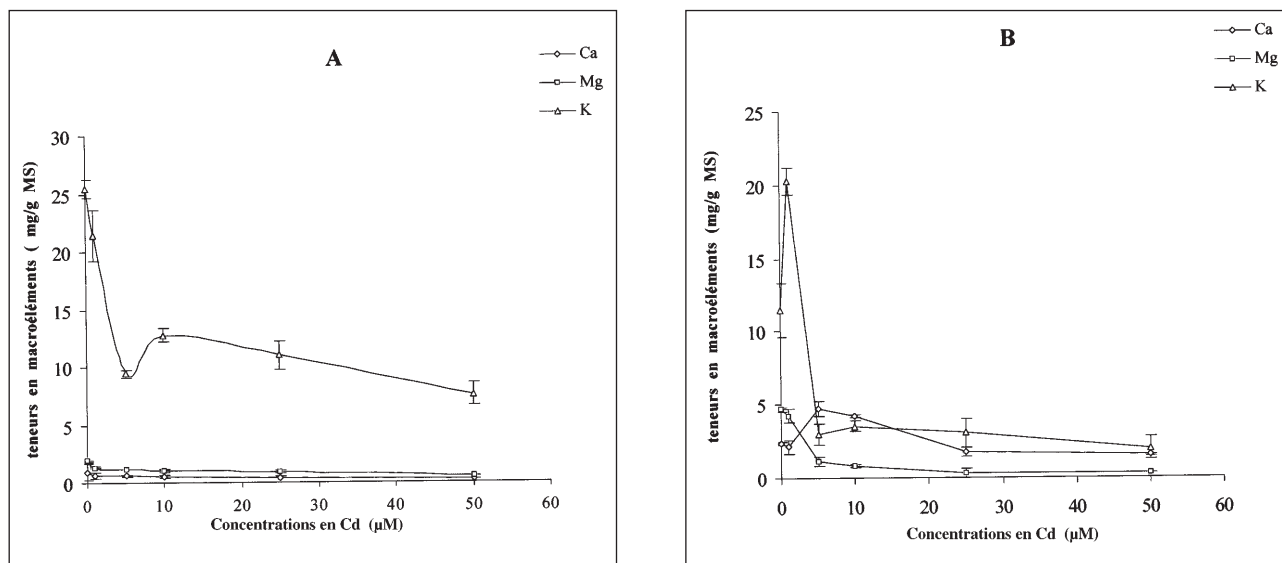


FIG. 4. – Variations dans l'accumulation des macroéléments dans les feuilles âgées (A) et jeunes (B) de tomate après une semaine de traitement avec des doses croissantes de  $\text{CdCl}_2$ .

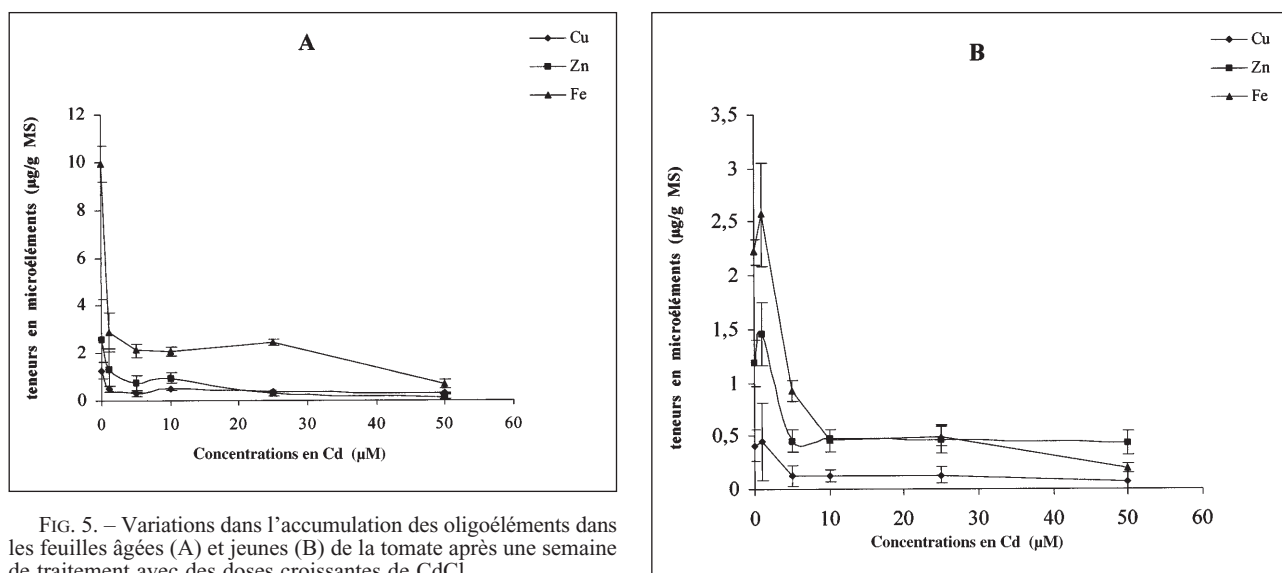


FIG. 5. – Variations dans l'accumulation des oligoéléments dans les feuilles âgées (A) et jeunes (B) de la tomate après une semaine de traitement avec des doses croissantes de  $\text{CdCl}_2$ .

### Effets du cadmium sur la composition lipidique

Les figures 6A et 6B représentent respectivement les variations des teneurs en lipides des feuilles âgées et des feuilles jeunes. Dans les deux cas on observe une diminution de la teneur en lipides totaux (LT) dès la dose de 5  $\mu\text{M}$ . Plus la concentration du métal dans le milieu est importante plus cette réduction des lipides est marquée (Figs 6A, 6B). La teneur en lipides totaux des feuilles jeunes passe de 34 mg/g MS chez le témoin à 18 mg/g MS à la dose 50  $\mu\text{M}$  et celle des feuilles âgées passe de 32 mg/g MS à 6 mg/g MS ce qui représente une baisse

de 46 % et 81 % respectivement dans les deux types de tissus.

La diminution des lipides totaux observée est due à la réduction de la teneur en phospholipides, lipides neutres et galactolipides. Parmi ces trois classes lipidiques, les galactolipides représentent la catégorie la plus touchée. Dans les feuilles âgées, la teneur en monogalactosyl diacylglycérol (MGDG) passe de 10 mg/g MS chez les plantes témoins à 5 mg/g MS chez les plantes traitées par 50  $\mu\text{M}$   $\text{CdCl}_2$  et celle du digalactosyl diacylglycérol (DGDG) passe de 6 mg/g MS à 3 mg/g MS, ce qui équivaut à une réduction de 50 % pour les deux molécules

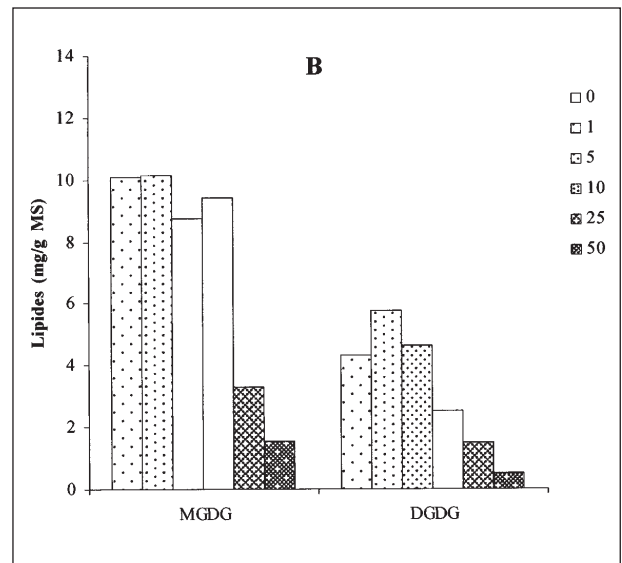
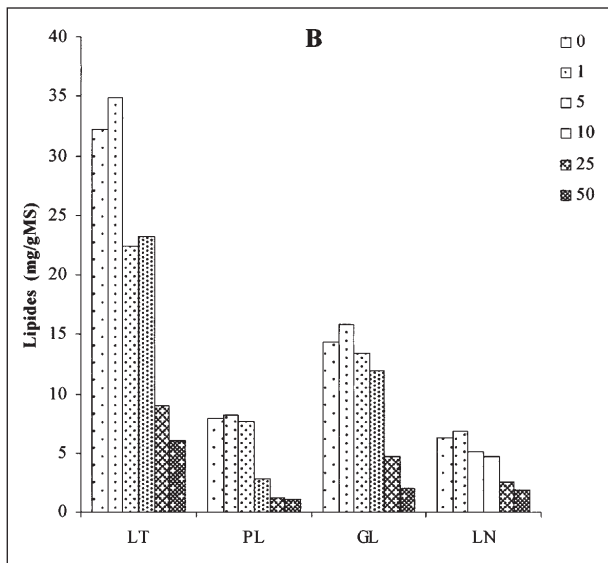
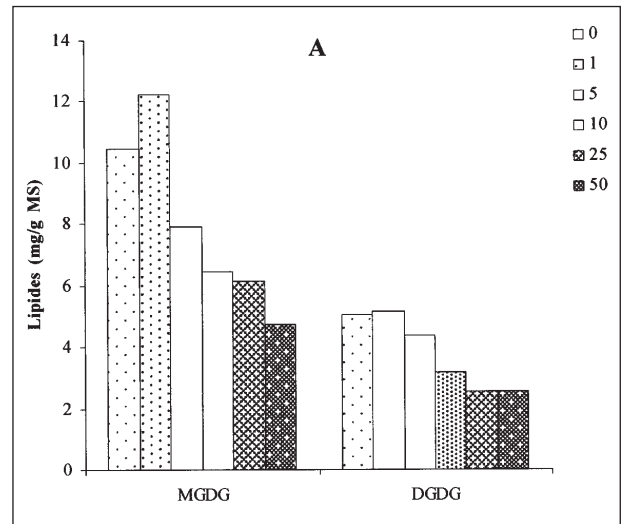
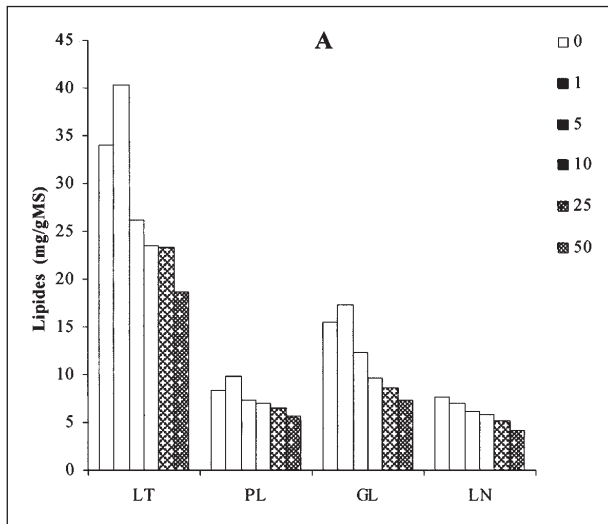


FIG. 6. – Variations dans les teneurs en lipides (LT, PL, GL et LN) des feuilles âgées (A) et jeunes (B) de la tomate traitée par des doses croissantes de  $\text{CdCl}_2$ .

FIG. 7. – Variations dans les teneurs en galactolipides (MGDG et DGDG) des feuilles âgées (A) et jeunes (B) de la tomate traitée par des doses croissantes de  $\text{CdCl}_2$ .

étudiées (Fig. 7A). Au niveau des feuilles jeunes, le même traitement entraîne une réduction de 85 % pour le MGDG et 88 % pour le DGDG (Fig. 7B). Ces résultats suggèrent que le traitement par le cadmium entraîne une réduction du taux des galactolipides plus importante au niveau des feuilles jeunes qu'au niveau des feuilles âgées.

Comme pour les galactolipides le cadmium entraîne une chute des teneurs en phospholipides beaucoup plus marquée chez les feuilles jeunes que chez les feuilles âgées. En effet, la teneur en phospholipides passe de 8,2 mg/g MS chez le témoin à 6,2 mg/g MS chez les plantes traitées par 50  $\mu\text{M}$   $\text{CdCl}_2$ , pour les feuilles âgées, et de 8 mg/g MS à moins de 2 mg/g MS, chez les feuilles jeunes (Figs 8A, 8B). Cette réduction des teneurs en phospholipides résulte essentiellement d'une baisse de la

quantité de phosphatidylcholine (PC) et de phosphatidylglycerol (PG) qui sont les plus représentés.

## DISCUSSION

Généralement l'excès des métaux absorbés par la plante est accumulé au niveau des racines. Cette aptitude constitue une barrière efficace contre leur transport vers les organes de la photosynthèse. Dans le présent travail, les niveaux d'accumulation du cadmium sont relativement beaucoup plus élevés dans les feuilles âgées que les feuilles jeunes (Fig. 2), ce qui suggère l'existence d'un gradient décroissant vers le sommet de la plante. Des résultats similaires ont été observés chez le Colza

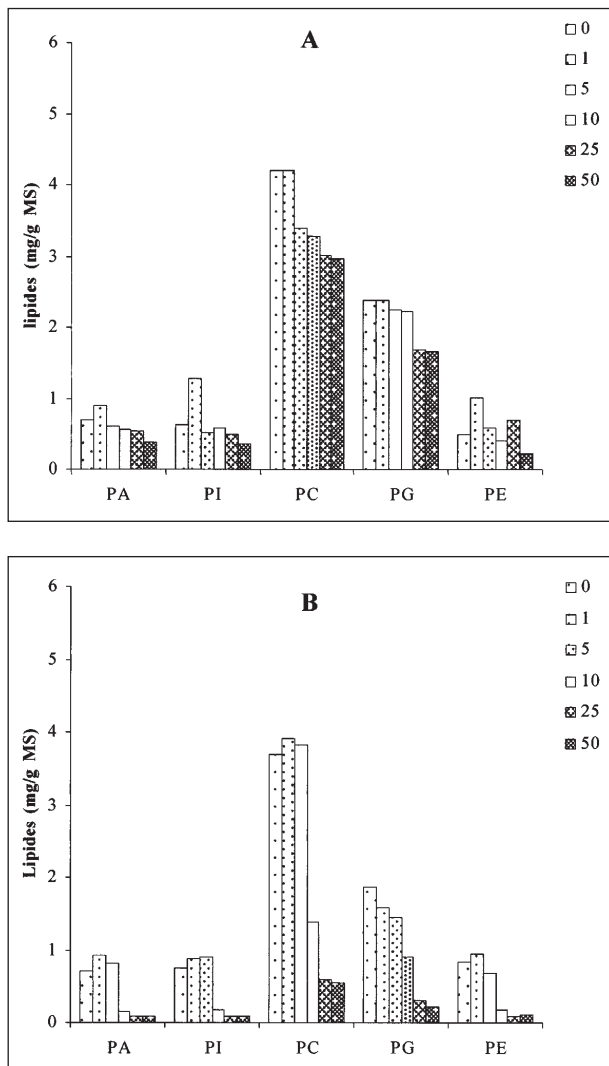


FIG. 8. – Variations dans les teneurs en phospholipides (PA, PI, PC, PG et PE) des feuilles âgées (A) et jeunes (B) de la tomate traitée par des doses croissantes de CdCl<sub>2</sub>.

(Ben Youssef *et al.*, 2003). Cependant, malgré la faible teneur en cadmium au niveau des feuilles jeunes, la croissance de ces dernières est plus affectée par rapport aux feuilles âgées. Il semble donc qu'au niveau de la partie aérienne, les mécanismes assurant la détoxification du cadmium dans les feuilles âgées seraient plus efficaces que ceux des feuilles jeunes.

D'autre part, ce polluant est susceptible d'agir à différents niveaux du processus photosynthétique : il provoque des changements de la structure chloroplastique conduisant à la diminution de l'activité photosynthétique (Barcelo *et al.*, 1986). Il peut réduire la synthèse des pigments chlorophylliens (Padmaja *et al.*, 1990; Somashekarai *et al.*, 1992). En effet, nos résultats montrent que le cadmium réduit les teneurs en chlorophylles a et b ainsi que celles des caroténoïdes (Fig. 3). Ces effets négatifs, exercés par le métal sur les pigments photosynthétiques

s'accordent avec les résultats de Larsson *et al.* (1998), observés chez le Colza. Cette diminution pourrait résulter soit de l'inhibition de l'activité de certaines enzymes impliquées dans la synthèse des pigments chlorophylliens telle la protochlorophyllide réductase (Stobart *et al.*, 1985), soit de la réduction de l'apport de Mg<sup>2+</sup> et Fe<sup>2+</sup> suite à l'effet du métal sur leur absorption ou transport vers les feuilles (Greger & Lindberg, 1987). Pour confirmer cette dernière hypothèse nous avons étudié l'effet du cadmium sur la nutrition minérale de la Tomate.

Au niveau des feuilles de tomate, la nutrition minérale a été nettement affectée par le stress cadmique (Figs 4 et 5). En effet, une nette réduction, aussi bien des teneurs en macroéléments qu'en oligoéléments a été enregistrée pour les deux étages foliaires étudiés. Nos résultats sont en accord avec ceux de Greger et Lindberg (1987) et peuvent, entre autres, expliquer la réduction des teneurs en pigments chlorophylliens dont la synthèse implique la participation d'éléments minéraux (Ouzounidou *et al.*, 1992). Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer les effets dépressifs du cadmium sur l'absorption et le transport des oligoéléments. Ainsi une inhibition des ATPases membranaires impliquées dans le transport de K<sup>+</sup> et Ca<sup>2+</sup> a été proposée (Asp *et al.*, 1994). D'autres auteurs ont attribué cet effet dépressif à une modification de la fluidité et de l'intégrité des membranes des cellules racinaires (De Vos *et al.*, 1993).

L'analyse de la composition lipidique des deux types de feuilles montre que ces dernières présentent la même composition en lipides. Les galactolipides représentent la fraction majoritaire des lipides foliaires (Fig. 6). Suite au traitement métallique, nous avons remarqué que cette classe lipidique accuse une réduction dont l'importance dépend de la concentration du cadmium dans le milieu de culture. Cette réduction peut être causée par une activité importante des galactolipases (Skorzynska, 1991). Au niveau des phospholipides, nous avons noté une nette réduction des teneurs en PC et PE, phospholipides responsables du maintien de l'intégrité et de la fluidité membranaires, ce qui favorise la perte de l'homéostasie cellulaire (Gigon *et al.*, 2004). Le fait que les plantules de tomate, en condition de stress métallique, n'accumulent pas d'acide phosphatidique (PA), produit de dégradation des galactolipides et de PC, toxique pour la plante, suggère l'existence d'un mécanisme de détoxification chez cette espèce (Gigon *et al.*, 2004).

L'ensemble de nos résultats montrent que l'appareil photosynthétique est fortement affecté par le cadmium. La réduction des teneurs en Mg<sup>2+</sup> et en Fe<sup>2+</sup> pourrait expliquer la diminution observée au niveau des pigments chlorophylliens, et la diminution des galactolipides serait responsable d'une désorganisation au niveau des membranes thylakoïdales.

## BIBLIOGRAPHIE

- Allen C. & Good P., Acyl lipid in photosynthetic systems. In "Methods in Enzymology" Colowic S. P. & Kaplan N. O., Eds., Acad. Press, New York. 1971, 23, 523-543.

- Arnon D. I., Copper enzymes in isolated chloroplast polyphenoloxidases in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.*, 1949, 24, 1-15.
- Artetxe U., Garcia-Plazaola J. I., Hernandez A. & Becerril J. M., Low light grown duckweed plants are more protected against the toxicity induced by Zn and Cd. *Plant Physiol. Biochem.*, 2002, 40, 859-863.
- Asp H., Gussarsson M., Adalsteinsson S. & Jensen P., Control of potassium influx in roots of birch (*Betula pendula*) seedlings exposed to cadmium. *J. Exp. Bot.*, 1994, 45, 281, 1823-1827.
- Atal N., Gussarsson M., Adalsteinsson S. & Jensen P., Control of potassium influx in roots of birch (*Betula pendula*) seedlings exposed to cadmium. *J. Exp. Bot.*, 1991, 45, 281, 1823-1827.
- Barcelo J., Poschenrieder C., Andrew I. & Gunse B., Cadmium induced decrease of water stress resistance in bush bean plants (*Phaseolus vulgaris*). I - effects of Cd on water potential, relative water content and cell wall elasticity. *J. Plant Physiol.*, 1986, 125, 17-25.
- Ben Youssef N., Ben Miled Daoud D., Zarrouk M., Cherif A. & Ghorbel M. H., Effets du cadmium sur la composition en lipides foliaires de plantules de colza (*Brassica napus* L.). *Rivista Italiana delle Sostanze Grasse*, 2003, 130, 165-170.
- Bligh E. G. & Dyer W. J., A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Physiol.*, 1959, 37, 911-917.
- Clemens S., Molecular mechanisms of plant metal tolerance and homeostasis. *Planta*, 2001, 212, 475-486.
- De Vos C. H. R., Bookum W. M. T., Vooijs R., Schat H. & De Kok L. J., Effect of copper on fatty acid composition and peroxidation on lipids in roots of copper-tolerant and sensitive *Silene cucubalus*. *Plant Physiol. Biochem.*, 1993, 31, 151-158.
- Djebali W., Chaïbi W. & Ghorbel M. H., Croissance, activité peroxydasique et modifications ultrastructurales induites par le cadmium dans la racine de tomate. *Can. J. Bot.*, 2002, 80, 942-953.
- Fediuc E. & Erdei L., Physiological and biochemical aspects of cadmium toxicity and protective mechanisms induced in *Phragmites australis* and *Thypha latifolia*. *J. Plant Physiol.*, 2002, 159, 265-271.
- Gigon A., Matos A. R., Laffray D., Zuily-Fodil Y. & Pham-Thi A. T., Effect of drought stress on lipid metabolism in the leaves of *Arabidopsis thaliana* (Ecotype Columbia). *Ann. Bot.*, 2004, 94, 345-351.
- Greger M. & Lindberg S., Effects of Cd<sup>2+</sup> and EDTA on young sugar beets (*Beta vulgaris*). II - Net uptake and distribution of Mg<sup>2+</sup>, Ca<sup>2+</sup> and Fe<sup>3+</sup>. *Physiol. Plant.*, 1987, 69, 81-86.
- Hutchinson J., Young S. D., Mcgrath S. P., West H. M., Black C. R. & Baker A. J. M., Determining uptake of "non-labile" soil cadmium by *Thlaspi caerulescens* using isotopic dilution techniques. *New Phytol.*, 2000, 146, 453-460.
- Jemal F., Daoud Ben Miled D., Zarrouk M. & Ghorbel M. H., Relation entre la composition en lipides membranaires et la tolérance au cadmium chez le piment. *La Rivista Italiana Delle Sostanze Grasse*. 2000, LXXIX, 399-405.
- Jemal F., Didierjean L., Ghir R., Ghorbal M.H. & Burkard G., Characterization of cadmium binding peptides from pepper (*Capsicum annuum*). *Plant Sci.*, 1998, 137, 143-154.
- Larsson E. H., Bornman J. F. & Asp H., Influence of UV-B radiation and Cd<sup>2+</sup> on chlorophyll fluorescence, growth and nutrient content in *Brassica napus*. *J. Exp. Bot.* 1998, 49, 323, 1031-1039.
- Lepage M., Identification and composition of turpin root lipids. *Lipids*, 1967, 2, 244-250.
- Lombi E., Zhao F. J., Dunham S. J. & McGrath S. P., Cadmium accumulation in populations of *Thlaspi caerulescens* and *Thlaspi goesingense*. *New Phytol.*, 2000, 145, 11-20.
- Ma J. F. Ryan P. R. & Delhaize E., Aluminium tolerance in plants. *New Phytol.*, 2001, 124, 541-559.
- Mac Kinney G., Absorption of light by chlorophyll solutions. *J. Biol. Chem.*, 1941, 140, 315-322.
- Meharg A. A., The role of the plasmalemma in metal tolerance in angiosperms. *Physiol. Plant.*, 1993, 88, 191-198.
- Moral R., Gomez I., Navarro Pedreno J. & Mataix J., Effects of cadmium on nutrient distribution, yield, and growth of tomato grown in soilless culture. *J. Plant. Nutr.*, 1994, 17, 953-962.
- Müller M. & Santarius K. A., Changes in chloroplast membrane lipids during adaptation of Barley to extreme salinity. *Plant Physiol.*, 1978, 62, 326-329.
- Ouzounidou G., Eleftheriou E. P. & Karataglis S., Ecophysiological and ultrastructural effects of copper in *Thlaspi ochroleucum* (Cruciferae). *Can. J. Bot.* 1992, 70, 947-959.
- Padmaja K., Parasad D. D. K. & Parasad A. R. K., Inhibition of chlorophyll synthesis in *Phaseolus vulgaris* seedlings by cadmium acetate. *Photosynthetica.*, 1990, 24, 399-405.
- Pochenrieder Ch., Gunse B. & Barcelo J., Influence of cadmium on water relations, stomatal resistance, and abscisic acid content in expanding bean leaves. *Plant Physiol.*, 1989, 90, 1365-1371.
- Quartacci M. F., Cosi E. & Navari-Izzo F., Lipids and NADPH-dependent superoxide production in plasma membrane vesicles from roots of wheat grown under copper deficiency or excess. *J. Exp. Bot.*, 2001, 52, 354, 77-84.
- Salt D. E., Kato N., Krämer U., Smith R. D. & Raskin I., The role of root exudates in nickel hyperaccumulation and tolerance in accumulator and nonaccumulator species of *Thlaspi*. In: Terry N., Banuelos G., eds, Phytoremediation of contaminated soil and water. CRC Press LLC, 2000, 189-200.
- Salt D. E., Smith R. D. & Raskin I., Phytoremediation. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1998, 49, 643-668.
- Siedlecka A. & Krupa Z., interaction between cadmium and iron and its effects on photosynthetic capacity of primary leaves of *Phaseolus vulgaris*. *Plant Physiol. Biochem.* 1996, 34, 833-841.
- Skorzynska E., Urbanik-Sypniewska T., Russa R. & Baszynski T., Galactolipase activity of chloroplasts in cadmium-treated runner bean plants. *J. Plant. Physiol.*, 1991, 138, 454-459.
- Sobkowiak R., Rymel K., Ruciniska R. & Deckert J., Cadmium-induced changes in antioxidant enzyme in suspension culture of soybean cells. *Acta Biochem. Polonica*, 2004, 51, 219-222.
- Somashekaraiah B. V., Padmaja K. & Prasad A. R. K., Phytotoxicity of cadmium ions on germinating seedlings of mung bean (*Phaseolus vulgaris*): involvement of lipid peroxides in chlorophyll degradation. *Physiol. Plant.*, 1992, 85, 85-89.
- Stobart A. K., Griffiths W. T., Ameen-Bukhari I. & Sherwood R. I., The effect of Cd<sup>2+</sup> on the biosynthesis of chlorophyll in leaves of barley. *Physiol. Plant.*, 1985, 63, 293-298.
- Umera M. & Steponkus P. L., A contrast of the plasma membrane lipid composition of oat and rye leaves in relation to freezing tolerance. *Plant Physiol.*, 1994, 104, 479-496.
- Voigt J. & Nagel K., The donor side of photosystem II is impaired in a Cd<sup>2+</sup>-tolerant mutant strain of the unicellular green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *J. Plant Physiol.*, 2002, 159, 941-950.
- Wagner G. J., Accumulation of cadmium in crop plants and its consequences to human health. *Advances in Agronomy*. 1993, 51, 173-212.
- Zornoza P., Vazquez S., Esteban E, Fernandez-Pascual M. & Carpena R., Cadmium-stress in nodulated white lupin: strategies to avoid toxicity. *Plant Physiol. Biochem.*, 2002, 40, 1003-1009.