

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ ДЕФИЦИТА ЦИНКА НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ ПРОРОСТКОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

Н. М. Казнина, Ю. В. Батова, Г. Ф. Лайдинен, А. Ф. Титов

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

В условиях контролируемой среды изучено влияние дефицита цинка на некоторые показатели роста и фотосинтетического аппарата (ФСА) 7-дневных проростков озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 39. Показано, что на ранних фазах развития недостаток цинка в корнеобитаемой среде не влияет явным образом на высоту и накопление сухой биомассы побега растений, однако оказывает негативное воздействие на ряд показателей ФСА. В частности, у проростков уменьшалась площадь листовой пластинки 1-го листа, снижались количество фотосинтетических пигментов (хлорофиллов и каротиноидов) и устьичная проводимость. Вместе с тем при дефиците микроэлемента отмечено перераспределение хлорофиллов в сторону светособирающих комплексов фотосистем (ССК), направленное на усиление светопоглощения. Достоверных же изменений соотношения хлорофиллов (*a/b*) и активности фотосистемы II (ФС II), определяемой по показателю *Fv/Fm*, характеризующему потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II, не обнаружено. Кроме того, у проростков, испытывающих дефицит цинка, на высоком уровне поддерживалась скорость фотосинтеза, а также сохранялась целостность клеточных мембран, что во многом обеспечивало их нормальный рост и накопление сухой биомассы. Высказано предположение, что отрицательное влияние дефицита цинка на ряд показателей ФСА у проростков может в дальнейшем являться одной из причин указанного в литературе снижения семенной продуктивности пшеницы в этих условиях.

Ключевые слова: озимая пшеница; дефицит цинка; фотосинтетический аппарат; высота побега; биомасса побега.

N. M. Kaznina, Yu. V. Batova, G. F. Laidinen, A. F. Titov. EFFECT OF ZINC DEFICIENCY ON THE PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF WINTER WHEAT SEEDLINGS

The effect of zinc deficiency on the photosynthetic apparatus (PSA) of 7-day-old winter wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) cv. Moskovskaya 39 was studied in a controlled environment. It was shown that in the early phases of seedling development, the lack of zinc in the root environment did not have a tangible effect on shoot height and accumulation of dry biomass, but negatively affected a number of PSA parameters. In particular, the 1st leaf area, the content of photosynthetic pigments (chlorophylls and carotenoids), and stomatal conductance decreased. At the same time, where the micronutrient was in deficit, chlorophylls were redistributed towards the light-harvesting complexes (LHC) of photosystems to promote light absorption. No significant changes were found in the ratio of chlorophylls (*a/b*) and the photosystem II (PS II) activity determined from the parameter *Fv/Fm*, which characterizes the potential quantum yield of PS II photochemical

activity. In addition, the rate of photosynthesis was maintained at a high level in seedlings deficient in zinc, and the integrity of cell membranes was maintained, which largely ensured their normal growth and accumulation of dry biomass. It is hypothesized that the negative effect of zinc deficiency on a number of PSA parameters in seedlings may subsequently be one of the reasons for the decrease in wheat seed productivity reported in the literature under these conditions.

Key words: winter wheat; zinc deficiency; photosynthetic apparatus; shoot height; shoot biomass.

Введение

Пшеница является одной из важнейших продовольственных культур во многих странах мира. В настоящее время ее посевы занимают свыше 200 миллионов гектаров сельскохозяйственных площадей, находящихся в разных природно-климатических условиях [Филипс, Нортон, 2012]. Неслучайно современные сорта и гибридные линии пшеницы характеризуются не только высокой продуктивностью, но и обладают высоким адаптивным потенциалом. Вместе с тем отмечается, что среди зерновых злаков именно пшеница наиболее требовательна к условиям минерального питания и недостаток макро- и микроэлементов в почве приводит к снижению ее продуктивности и значительным потерям урожая [Агафонов и др., 2012].

В настоящее время обнаружено, что самым распространенным и наиболее опасным для растений нарушением микроэлементного состава почвы является недостаток в ней цинка, связанный с многоплановой ролью этого микроэлемента в клеточном метаболизме [Marschner, 1995; Hänsch, Mendel, 2009]. У злаков дефицит цинка в почве вызывает целый ряд изменений в фотосинтетическом аппарате (ФСА), в том числе редукцию хлоропластов, снижение содержания фотосинтетических пигментов, нарушение работы устьичного аппарата, замедление скорости фотосинтеза [Hajiboland, Beiramzadeh, 2008; Chen et al., 2008; Höller et al., 2014]. Однако указанные признаки дефицита цинка обнаруживаются, как правило, только в фазы кущения или выхода в трубку [Alloway, 2004; Höller et al., 2014]. Поэтому большинство имеющихся экспериментальных данных, касающихся влияния недостатка цинка на ФСА, получено именно в эти фазы онтогенеза. Вместе с тем известно, что габитус растения и его продуктивность во многом зависят от активности ФСА на более ранних фазах развития.

Учитывая вышесказанное, целью данной работы явилось изучение влияния дефицита цинка на ФСА 7-дневных проростков озимой пшеницы.

Материалы и методы

Объектом исследования служили проростки озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с. Московская 39, которые выращивали в камере искусственного климата в рулонах фильтровальной бумаги при температуре 22 °С, относительной влажности воздуха 60–70 %, ФАР 100 мкмоль/(м²·с), 14-часовом фотопериоде, на питательном растворе Хогланда – Арнона с добавлением микроэлементов, в том числе цинка в оптимальной (2 мкМ) концентрации (контроль). В опытном варианте цинк в питательный раствор не добавлялся. Спустя 7 сут у проростков оценивали следующие показатели, характеризующие ФСА: площадь листовой пластинки 1-го листа, содержание хлорофиллов и каротиноидов, отношение хлорофиллов (*a/b*), доля хлорофиллов в светособирающих комплексах (ССК), фотохимическая активность фотосистемы II (ФС II), интенсивность фотосинтеза, устьичная проводимость. Помимо этого у проростков измеряли высоту побега (от корневой шейки до наиболее высокой точки листа) и сухую биомассу побега, а также проницаемость мембран клеток листа.

Площадь листовой пластинки рассчитывали по формуле $S = 2/3ld$, где *l* – длина, *d* – ширина листовой пластинки [Аникиев, Кутузов, 1961]. Сухую биомассу побега измеряли после высушивания при 105 °С до постоянного веса. Содержание хлорофиллов (*a* и *b*) и каротиноидов определяли на спектрофотометре СФ-2000 («Спектр», Россия), экстрагируя ацетоном [Шлык, 1971]. Долю хлорофиллов в ССК от их общей суммы рассчитывали с учетом того, что весь хлорофилл *b* находится в ССК, а отношение хлорофиллов *a/b* в ССК равно 1,2 [Lichtenthaler, 1987]. Потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (*Fv/Fm*) измеряли после 20-минутной темновой адаптации листьев с использованием анализатора фотосинтеза с импульсно-модулированным освещением MINI-PAM (Walz, Германия). Устьичную проводимость и интенсивность фотосинтеза определяли на установке для ис-

следования CO₂-газообмена и водяных паров HCM-1000 (Walz, Германия). О проницаемости мембран судили по выходу электролитов из тканей листа с использованием кондуктометрического метода (кондуктометр HANNA, Италия) [Гришенкова, Лукаткин, 2005].

Каждый вариант опыта состоял из трех повторностей, по 10 растений в каждой. Для измерения разных показателей биологическая повторность в пределах каждого варианта опыта составляла от 3 до 10 растений, аналитическая повторность 3–4-кратная. Весь опыт повторяли дважды. Достоверность различий оценивали с помощью критерия Стьюдента при $p < 0,05$.

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты и обсуждение

Проведенные исследования показали, что на ранних фазах развития пшеницы недостаток цинка в корнеобитаемой среде не оказывает негативного воздействия на рост побега, однако отрицательно влияет на некоторые показатели ФСА. В частности, спустя 7 сут экспозиции проростки опытного варианта имели

практически равную с контрольными высоту и сухую биомассу побега. При этом площадь листовой пластинки 1-го листа у опытных проростков оказалась меньше на 12 % по сравнению с контрольными (табл.). Уменьшение размеров листьев при недостатке цинка отмечалось ранее и другими авторами. Полагают, что подобный эффект во многом является следствием задержки деления меристематических клеток, находящихся у злаков в основании листа [Hossian et al., 1997]. Это происходит из-за нарушения биосинтеза РНК [Удрис, Нейланд, 1981] и/или снижения уровня ИУК, синтез которой при отсутствии металла заметно тормозится [Broadley et al., 2007]. Уменьшение размеров 1-го листа, обнаруженное в нашем опыте, может в дальнейшем отрицательно сказаться на формировании последующих листьев и в целом на продуктивности растения, поскольку у злаков именно 1-й лист является основным донором ассимилятов для 2-го и 3-го листьев.

Анализ содержания пигментов выявил отчетливо выраженное снижение общего количества хлорофиллов ($a+b$) в листьях опытных растений по сравнению с контрольными (табл.). Однако соотношение хлорофиллов (a/b) в обоих вариантах опыта оказалось практически равным. По данным P. Balashouri [1995], уменьшение количества зеленых пигментов при дефиците цинка связано со снижением активности

Влияние дефицита цинка в корнеобитаемой среде на некоторые показатели роста и активности фотосинтетического аппарата у проростков озимой пшеницы сорта Московская 39

Effect of zinc deficiency on some parameters of growth and photosynthetic apparatus activity in winter wheat plants cv. Moskovskaya 39

Показатель Parameter	Контроль Control	Опыт Experiment
Высота побега, см Shoot height, sm	17,76 ± 0,31	15,59 ± 0,73
Площадь листа, см ² Leaf area, cm ²	3,26 ± 0,07	2,86 ± 0,18*
Сухая биомасса побега, мг Dry shoot biomass, mg	12,93 ± 0,86	12,31 ± 0,82
Общее содержание хлорофиллов ($a+b$), мг/г сырой массы Total chlorophyll content ($a+b$), mg/g fw	1,88 ± 0,01	1,77 ± 0,01*
Соотношение хлорофиллов (a/b) Chlorophyll ratio (a/b)	2,04 ± 0,050	1,95 ± 0,007
Содержание каротиноидов, мг/г сырой массы Carotenoid content, mg/g fw	0,34 ± 0,004	0,28 ± 0,003*
Содержание хлорофиллов в ССК, % от общего количества Chlorophyll content in light-harvesting complexes, % of the total amount	72,44 ± 1,22	74,40 ± 0,20*
Fv/Fm	0,79 ± 0,002	0,78 ± 0,001
Выход электролитов, % от полного выхода Electrolytes leakage, % of total	4,02 ± 0,05	3,32 ± 0,04

Примечание. * Различия с контролем достоверны при $p < 0,05$.

Note. * Differences with the control are significant at $p < 0.05$.

ряда ферментов, участвующих в биосинтезе хлорофилла. Отсутствие же изменений в соотношении хлорофиллов указывает на сохранение оптимального распределения хлорофиллов между отдельными хлорофилл-содержащими комплексами [Рубин, Кренделева, 2003]. Также были обнаружены изменения в распределении зеленых пигментов по пулам ССК и фотосистем. Значимое увеличение доли хлорофиллов в ССК у проростков опытного варианта, по-видимому, направлено на улучшение светопоглощения.

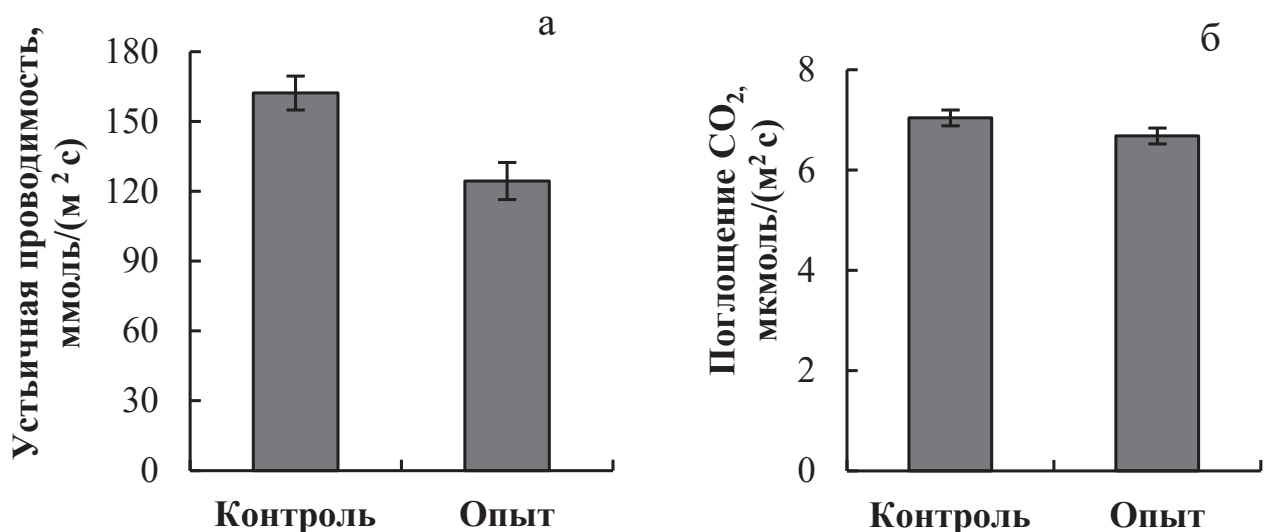
Помимо зеленых пигментов при дефиците металла уменьшалось (на 18 % по сравнению с контролем) и содержание каротиноидов (табл.). Причины такого снижения при дефиците цинка пока неясны. Однако известно, что уменьшение содержания этих пигментов может отрицательно сказываться на активности фотосинтетических процессов. Это связано с целым рядом важнейших функций, которые выполняют каротиноиды, – в том числе антенной (действуя в качестве дополнительных «светосборщиков»), а также антиоксидантной (защищая клетки от окислительного стресса) [Lichtenhalter, 1987; Мокроносов и др., 2006].

В ряде работ указывается на наблюдаемые при дефиците цинка изменения, затрагивающие световую фазу фотосинтеза [Römheld, Marschner, 1991; Wang, Jin, 2005; Chen et al., 2008]. Однако в нашем исследовании каких-либо нарушений в работе ФС II обнаружено не было, о чем свидетельствует отсутствие достоверных изменений (по сравнению с конт-

ролем) величины показателя потенциального квантового выхода фотохимической активности ФС II (F_v/F_m) (табл.).

В ходе наших исследований также выявлено, что у проростков, испытывающих дефицит цинка в корнеобитаемой среде, заметно (на 23 % по сравнению с контролем) снижается устьичная проводимость (рис.). Аналогичные данные получены ранее и другими авторами, в частности, в опытах с рисом [Chen et al., 2008; Hajiboland, Beiramzadeh, 2008], кукурузой [Wang et al., 2009] и тритикале [Arough et al., 2016]. Предполагается, что уменьшение устьичной проводимости при недостатке этого микроэлемента может быть связано с нарушением устьичного движения вследствие снижения активности одного из важных цинксодержащих ферментов – карбоангидразы, некоторые изоформы которой (α КА1 и β КА4) участвуют в контроле газообмена между листьями растений и атмосферой [Hu et al., 2010].

В ряде исследований отмечается торможение скорости фотосинтеза у растений при недостатке цинка, что является следствием изменений и/или нарушений в ФСА [Li et al., 2013; Munirah et al., 2015]. Однако все эти данные получены на растениях, находящихся на поздних фазах развития [Alloway, 2004; Höller et al., 2014]. В наших исследованиях у опытных проростков замедления скорости фотосинтеза не наблюдалось, несмотря на снижение содержания фотосинтетических пигментов и уменьшение устьичной проводимости (рис.). Как известно, одним из условий поддержания



Влияние дефицита цинка в корнеобитаемой среде на устьичную проводимость (а) и скорость фотосинтеза (б) у проростков озимой пшеницы сорта Московская 39

Effect of zinc deficiency on stomatal conductance (a) and photosynthesis rate (б) in winter wheat plants cv. Moskovskaya 39

высокой скорости фотосинтеза в стрессовых условиях является сохранение проницаемости клеточных мембран. В нашем случае увеличения проницаемости мембран у опытных проростков (по отношению к контрольным) не происходило, о чем свидетельствует отсутствие значимых изменений величины выхода электролитов из клеток (табл.). Аналогичные данные обнаружены, к примеру, у устойчивых к дефициту цинка сортов риса, что коррелировалось с высокой скоростью фотосинтеза [Chen et al., 2008].

Заключение

Проведенные исследования показали, что недостаток цинка в корнеобитаемой среде уже на ранних фазах развития озимой пшеницы оказывает отрицательное влияние на ФСА. У 7-дневных проростков, испытывающих дефицит цинка, уменьшается площадь 1-го листа, снижаются содержание фотосинтетических пигментов и устьичная проводимость. Вместе с тем перераспределение хлорофиллов в сторону ССК, направленное на усиление светопоглощения, сохранение активности ФС II и целостности клеточных мембран листа, способствует поддержанию в этих условиях необходимой скорости фотосинтеза, что, по крайней мере отчасти, обеспечивает активный рост побега растений и накопление ими сухой биомассы. Тем не менее обнаруженные нами в условиях дефицита цинка отрицательные изменения ряда параметров ФСА пшеницы с большой долей вероятности могут в дальнейшем негативно отразиться на семенной продуктивности растений, что подтверждается имеющимися в литературе данными [Alloway, 2004; Höller et al., 2014; Khattak et al., 2015; Ma et al., 2017].

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0074) и при финансовой поддержке гранта РФФИ (№ 20-516-00016 Бел_а).

Литература

Агафонов Е. В., Громаков А. А., Максименко М. В. Применение комплексных удобрений и азотной подкормки под озимую пшеницу // Земледелие. 2012. № 7. С. 16–20.

Аникиев В. В., Кутузов Ф. Ф. Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков // Физиология растений. 1961. Т. 8, № 3. С. 375–377.

Гришенкова Н. Н., Лукаткин А. С. Определение устойчивости растительных тканей к абиотическим стрессам с использованием кондуктометрического метода // Поволжский экологический журнал. 2005. № 1. С. 3–11.

Мокронос А. Т., Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Академия, 2006. 446 с.

Рубин А. Б., Кренделева Т. Е. Регуляция первичных процессов фотосинтеза // Успехи биол. химии. 2003. Т. 43. С. 225–266.

Удрис Г. А., Нейланд Я. Н. Биологическая роль цинка. Рига: Зинатне, 1981. 180 с.

Филипп С., Нортон Р. Производство зерна пшеницы и применение минеральных удобрений // Питание растений. 2012. № 4. С. 2–5.

Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биологические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–170.

Alloway B. J. Zinc in soil and crop nutrition. Brussels, Belgium: Inter. Zinc Assoc., 2004.

Arough Y. K., Seyed S. R., Seyed S. R. Bio fertilizers and zinc effects on some physiological parameters of triticale under water-limitation condition // J. Plant Interact. 2016. Vol 11, no. 1. P. 167–177. doi: 10.1080/17429145.2016.1262914

Balashouri P. Effect of zinc on germination, growth and pigment content and phytomass of *Vigna radiata* and *Sorghum bicolor* // J. Ecobiol. 1995. Vol. 7. P. 109–114.

Broadley M. R., White P. J., Hammond J. P., Zelko I., Lux A. Zinc in plants // New Phytologist. 2007. Vol. 173. P. 677–702.

Chen W., Yang X., He Z., Feng Y., Hu F. H. Differential changes in photosynthetic capacity, 77 K chlorophyll fluorescence and chloroplast ultrastructure between Zn-efficient and Zn-inefficient rice genotypes (*Oryza sativa*) under low zinc stress // Physiol. Plantarum. 2008. Vol. 132. P. 89–101.

Hajiboland R., Beiramzadeh N. Growth, gas exchange and function of antioxidant defense system in two contrasting rice genotypes under Zn and Fe deficiency and hypoxia // Acta Biol. Szeged. 2008. Vol. 52, no. 2. P. 283–294.

Hänsch R., Mendel R. R. Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl) // Curr. Opin. Plant Biol. 2009. Vol. 12. P. 259–266.

Höller S., Meyer A., Frei M. Zinc deficiency differentially affects redox homeostasis of rice genotypes contrasting in ascorbate level // J. Plant Physiol. 2014. Vol. 171. P. 1748–1756.

Hossain B., Hirata N., Nagatomo Y., Akashi R., Takaki H. Internal zinc accumulation is correlated with increased growth in rice suspension culture // J. Plant Growth Regul. 1997. Vol. 16(4). P. 239–243.

Hu H., Boisson-Dernier A., Israelsson-Nordstrom M., Bohmer M., Xue S., Ries A., Godoski J., Kuhn J. M., Schroeder J. I. Carbonic anhydrases are upstream regulators of CO₂ – controlled stomatal movements in guard cells // Nature Cell Biol. 2010. Vol. 12. P. 87–93.

Khattak S. G., Dominy P. J., Ahmad W. Effect of Zn as soil and foliar application on yield and protein con-

tent of wheat in alkaline soil // *J. Natn. Sci.* 2015. Vol. 43, no. 4. P. 303–312.

Li Y., Zhang Y., Shi D., Liu X., Qin J., Ge Q., Xu L., Pan X., Li W., Zhu Y., Xu J. Spatial-temporal analysis of zinc homeostasis reveals the response mechanisms to acute zinc deficiency in *Sorghum bicolor* // *New Phytologist*. 2013. Vol. 200. P. 1102–1115.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // *Methods in enzymology*. 1987. Vol. 148. P. 350–382.

Ma D., Sun D., Wang C., Ding H., Qin H., Hou J., Huang X., Xie Y., Guo T. Physiological responses and yield of wheat plants in zinc-mediated alleviation of drought stress // *Frontiers in Plant Sci.* 2017. Vol. 8. P. 1–12.

Marschner H. Mineral nutrition of higher plants. 2nd Ed. London: Academic Press, 1995. 889 p.

Munirah N., Khairi M., Nozulaidi M., Jahan M. The effects of zinc application on physiology and production

of corn plants // *Australian J. Basic and Appl. Sci.* 2015. Vol. 9, no. 2. P. 362–367.

Römheld V., Marschner H. Function of micronutrients in plants // J. J. Mortvedt, F. R. Cox, L. M. Shuman, R. M. Welch (eds). *Micronutrients in agriculture*. SSSA Book Series. No. 4. Madison, WI, USA, 1991. P. 297–328.

Wang H., Jin J. Y. Photosynthetic rate, chlorophyll fluorescence parameters, and lipid peroxidation of maize leaves as affected by zinc deficiency // *Photosynthetica*. 2005. Vol. 43, no. 4. P. 591–596.

Wang H., Liu R. L., Jin J. Y. Effects of zinc and soil moisture on photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence parameters of maize // *Biol. Plantarum*. 2009. Vol. 53, no. 1. P. 191–194.

Поступила в редакцию 18.09.2020

References

Agafonov E. V., Gromakov A. A., Maksimenko M. V. Primenenie kompleksnykh udobrenii i azotnoi podkormki pod ozimuyu pshenitsu [Application of complex fertilizers and nitrogen fertilization for winter wheat]. *Zemledelie* [Agriculture]. 2012. No. 7. P. 16–20.

Anikiev V. V., Kutuzov F. F. Novyi sposob opredelenia ploshadi listovoi poverkhnosti u zlakov [A new method to determine leaf area in cereals]. *Fiziol. rast.* [Russ. J. Plant Physiol.]. 1961. Vol. 8, no. 3. P. 375–377.

Filips C., Norton R. Proizvodstvo zerna pshenitsy i primeneniye mineral'nykh udobrenii [Wheat grain production and the use of mineral fertilizers]. *Pitanie rast.* [Plant Nutrition]. 2012. No. 4. P. 2–5.

Grishenkova N. N., Lukatkin A. S. Opredeleniye ustoi-chivosti rastitel'nykh tkanei k abioticheskim stressam s ispol'zovaniem konduktometricheskogo metoda [Determination of plant tissue tolerance to abiotic stresses using the conductometric method]. *Povolzhskii ecol. zhurn.* [Povolzhsky J. Ecol.]. 2005. No. 1. P. 3–11.

Mokronosov A. T., Gavrilenko V. F., Zhigalova T. V. Fotosintez. Fiziologo-biokhimicheskie aspekty [Photosynthesis. Physiology-biochemical aspects]. Moscow: Akademia, 2006. 446 p.

Rubin A. B., Krendeleva T. E. Regulyatsiya pervichnykh protsessov fotosinteza [Regulation of primary photosynthesis processes]. *Uspekhi biol. khim.* [Advances in Modern Chem.]. 2003. Vol. 43. P. 225–266.

Shlyk A. A. Opredeleniye khlorofillov i karotinoidov v ekstraktakh zelenykh list'ev [Determination of chlorophylls and carotenoids in green leaf extracts]. *Biol. metody v fiziol. rast.* [Biol. Methods in Plant Physiol.]. Moscow: Nauka, 1971. P. 154–170.

Udris G. A., Neyland Ya. N. Biologicheskaya rol' tsinka [The biological role of zinc]. Riga: Zinatne, 1981. 180 p.

Alloway B. J. Zinc in soil and crop nutrition. Brussels, Belgium: Inter. Zinc Assoc., 2004.

Arough Y. K., Seyed S. R., Seyed S. R. Bio fertilizers and zinc effects on some physiological parameters of triticale under water-limitation condition. *J. Plant Interact.* 2016. Vol 11, no. 1. P. 167–177. doi: 10.1080/17429145.2016.1262914

Balashouri P. Effect of zinc on germination, growth and pigment content and phytomass of *Vigna radiata* and *Sorghum bicolor*. *J. Ecobiol.* 1995. Vol. 7. P. 109–114.

Broadley M. R., White P. J., Hammond J. P., Zelko I., Lux A. Zinc in plants. *New Phytologist*. 2007. Vol. 173. P. 677–702.

Chen W., Yang X., He Z., Feng Y., Hu F. H. Differential changes in photosynthetic capacity, 77 K chlorophyll fluorescence and chloroplast ultrastructure between Zn-efficient and Zn-inefficient rice genotypes (*Oryza sativa*) under low zinc stress. *Physiol. Plantarum*. 2008. Vol. 132. P. 89–101.

Hajiboland R., Beiramzadeh N. Growth, gas exchange and function of antioxidant defense system in two contrasting rice genotypes under Zn and Fe deficiency and hypoxia. *Acta Biol. Szeged.* 2008. Vol. 52, no. 2. P. 283–294.

Hänsch R., Mendel R. R. Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl). *Curr. Opin. Plant Biol.* 2009. Vol. 12. P. 259–266.

Höller S., Meyer A., Frei M. Zinc deficiency differentially affects redox homeostasis of rice genotypes contrasting in ascorbate level. *J. Plant Physiol.* 2014. Vol. 171. P. 1748–1756.

Hossain B., Hirata N., Nagatomo Y., Akashi R., Takaki H. Internal zinc accumulation is correlated with increased growth in rice suspension culture. *J. Plant Growth Regul.* 1997. Vol. 16(4). P. 239–243.

Hu H., Boisson-Dernier A., Israelsson-Nordstrom M., Bohmer M., Xue S., Ries A., Godoski J., Kuhn J. M., Schroeder J. I. Carbonic anhydrases are upstream regulators of CO₂ – controlled stomatal movements in guard cells. *Nature Cell Biol.* 2010. Vol. 12. P. 87–93.

Khattak S. G., Dominy P. J., Ahmad W. Effect of Zn as soil and foliar application on yield and protein content of wheat in alkaline soil. *J. Natn. Sci.* 2015. Vol. 43, no. 4. P. 303–312.

Li Y., Zhang Y., Shi D., Liu X., Qin J., Ge Q., Xu L., Pan X., Li W., Zhu Y., Xu J. Spatial-temporal analysis of zinc homeostasis reveals the response mechanisms to acute zinc deficiency in *Sorghum bicolor*. *New Phytologist*. 2013. Vol. 200. P. 1102–1115.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in enzymology*. 1987. Vol. 148. P. 350–382.

Ma D., Sun D., Wang C., Ding H., Qin H., Hou J., Huang X., Xie Y., Guo T. Physiological responses and Yield of wheat plants in zinc-mediated alleviation of drought stress. *Frontiers in Plant Sci.* 2017. Vol. 8. P. 1–12.

Marschner H. Mineral nutrition of higher plants. 2nd Ed. London: Academic Press, 1995. 889 p.

Munirah N., Khairi M., Nozulaidi M., Jahan M. The effects of zinc application on physiology and production of corn plants. *Austr. J. Basic and Appl. Sci.* 2015. Vol. 9, no. 2. P. 362–367.

Römheld V., Marschner H. Function of micronutrients in plants. J. J. Mortvedt, F. R. Cox, L. M. Shuman, R. M. Welch (eds). *Micronutrients in agriculture*. SSSA Book Series. No. 4. Madison, WI, USA, 1991. P. 297–328.

Wang H., Jin J. Y. Photosynthetic rate, chlorophyll fluorescence parameters, and lipid peroxidation of maize leaves as affected by zinc deficiency. *Photosynthetica*. 2005. Vol. 43, no. 4. P. 591–596.

Wang H., Liu R. L., Jin J. Y. Effects of zinc and soil moisture on photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence parameters of maize. *Biol. Plantarum*. 2009. Vol. 53, no. 1. P. 191–194.

Received September 18, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Казнина Наталья Мстиславовна

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: kaznina@krc.karelia.ru

Батова Юлия Валерьевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: batova@krc.karelia.ru

Лайдинен Галина Федоровна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: laidinen@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Титов Александр Федорович

главный научный сотрудник, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.,
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: titov@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Kaznina, Natalia

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: kaznina@krc.karelia.ru

Batova, Yulia

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: batova@krc.karelia.ru

Laidinen, Galina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: laidinen@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706

Titov, Alexander

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: titov@krc.karelia.ru