

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.1

### ВЛИЯНИЕ ПОВЫШЕННЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ ЦИНКА В СУБСТРАТЕ НА РОСТ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ ГОРЧИЦЫ БЕЛОЙ

А. К. Задворная<sup>1</sup>, Н. М. Казнина<sup>2</sup>, Е. С. Холопцева<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Петрозаводский государственный университет, Россия

<sup>2</sup> Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

В условиях контролируемой среды изучено влияние повышенных концентраций цинка (1000, 2500 и 5000 мкМ) в субстрате на рост и фотосинтетический аппарат (ФСА) горчицы белой (*Sinapis alba* L.). Обнаружено, что при воздействии цинка в концентрациях 1000 и 2500 мкМ у растений увеличивается площадь листовых пластинок настоящих листьев, повышается содержание хлорофиллов и каротиноидов, возрастает устьичная проводимость. Достоверных изменений в соотношении хлорофиллов ( $a/b$ ) и активности фотосистемы II (ФС II), определяемой по показателю  $F_v/F_m$ , характеризующему потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II, не выявлено. При этом у опытных растений скорость фотосинтеза поддерживалась на уровне контрольных, что отчасти обеспечило их успешный рост и накопление сухой биомассы в этих условиях. Лишь увеличение концентрации цинка до 5000 мкМ приводило к торможению роста корня и побега и к полной остановке развития растений в фазе семядольных листьев. Полученные результаты свидетельствуют об относительно высокой устойчивости горчицы белой к избытку цинка в субстрате, что позволяет предположить возможность ее использования для восстановления плодородия почв, загрязненных цинком.

Ключевые слова: *Sinapis alba* L.; цинк; рост; фотосинтетический аппарат.

#### **A. K. Zadvornaya, N. M. Kaznina, E. S. Kholoptseva. EFFECT OF ELEVATED ZINC CONCENTRATIONS IN THE SUBSTRATE ON THE GROWTH AND PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF WHITE MUSTARD**

The effect of elevated zinc concentrations (1000, 2500 and 5000  $\mu\text{M}$ ) on the growth and photosynthetic apparatus (PSA) of white mustard (*Sinapis alba* L.) was studied in a controlled environment. It was found that where zinc concentrations were 1000 and 2500  $\mu\text{M}$ , the leaf surface area, the content of chlorophylls and carotenoids increases, and stomatal conductance increased. No significant changes were detected in the ratio of chlorophylls ( $a/b$ ) and the activity of photosystem II (PS II), as determined by the  $F_v/F_m$  index, which represents the potential quantum yield of the photochemical activity of PS II.

With that, the photosynthesis rate in the experimental treatments remained at the control level, partially securing their successful growth and build-up of dry biomass under these conditions. Only the zinc concentration of 5000  $\mu\text{M}$  led to inhibition of root and shoot growth and a cessation of any plant development in the cotyledon leaf phase. The results indicate a relatively high resistance of white mustard to zinc excess in the substrate, and suggest it can be used to restore the fertility of zinc-contaminated soils.

**Key words:** *Sinapis alba* L.; zinc; growth; photosynthetic apparatus.

## Введение

Важной мировой проблемой современности является ухудшение состояния почв сельскохозяйственного назначения, находящихся вблизи крупных промышленных предприятий и испытывающих постоянное техногенное воздействие различных загрязнителей, в том числе тяжелых металлов [Белоус, 2005]. Во многом это связано с тем, что повышение концентрации тяжелых металлов в почве отрицательно сказывается на росте и развитии растений, снижая их продуктивность. Кроме того, увеличение содержания тяжелых металлов в органах растений, используемых в пищу человеком и животными, представляет опасность для здоровья [Титов и др., 2007]. Вследствие этого в последние десятилетия актуален поиск технологий, направленных на удаление тяжелых металлов из почвы и повышение почвенного плодородия. Одной из перспективных в этом плане является технология фиторемедиации, которая подразумевает использование растений для очистки техногенно загрязненных почв. Однако для успешного применения этой технологии на практике требуется поиск и изучение растений, обладающих фитомелиоративными и фиторемедиационными свойствами [Прасад, 2003].

Известно, что многие представители семейства *Brassicaceae* устойчивы к тяжелым металлам и накапливают довольно большие их концентрации в органах, а некоторые из них даже являются гипераккумуляторами этих элементов [Van Ginneken et al., 2007; Gall, Rajakaruna, 2013; Mourato et al., 2015]. Горчица белая, судя по данным литературы, также обладает способностью успешно произрастать на загрязненных тяжелыми металлами почвах, а также извлекать и аккумулировать такие металлы, как свинец, медь, кадмий, ртуть и цинк [Постников, 2009]. При этом она еще и положительно воздействует на почвенное плодородие. Вследствие этого можно предположить возможность использования горчицы белой в качестве перспективной культуры для восстановления плодородия почв с высоким

уровнем загрязнения тяжелыми металлами. Однако данных о воздействии высоких концентраций тяжелых металлов на физиологические процессы и продуктивность этого вида относительно немного, что не позволяет объективно оценить его металлоустойчивость.

Исходя из вышеизложенного, целью работы было изучение влияния повышенных концентраций цинка в субстрате, как одного из наиболее распространенных загрязнителей окружающей среды из группы тяжелых металлов, на ряд физиологических процессов и показателей у горчицы белой.

## Материалы и методы

Растения горчицы белой (*Sinapis alba* L.) сорта Радуга выращивали в сосудах с песком (объем 800 г) под светоустановкой при дневной/ночной температуре 22/18 °С, относительной влажности воздуха 60–70 %, ФАР 100  $\mu\text{моль}/(\text{м}^2\cdot\text{с})$ , 14-часовом фотопериоде. Полив осуществляли питательным раствором Хогланда – Арнона, содержащим 2  $\mu\text{M}$  цинка (контроль), или его высокие концентрации – 1000, 2500 и 5000  $\mu\text{M}$ . В опыте использовали сернокислую соль цинка. Спустя 14 суток оценивали влияние различных концентраций цинка на ряд показателей роста (длина корня, высота побега, сухая биомасса подземных и надземных органов, площадь листьев) и активности ФСА (содержание фотосинтетических пигментов, квантовая эффективность фотосистемы (ФС II), скорость фотосинтеза, устьичная проводимость). Площадь листовых пластинок второго настоящего листа, полностью закончившего рост, определяли с помощью программы AreaS 2.1. Фотосинтетические пигменты экстрагировали 96%-м этанолом, содержание хлорофиллов и каротиноидов определяли спектрофотометрически (спектрофотометр СФ-2000, Россия). Потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II ( $F_v/F_m$ ) измеряли после 20-минутной темновой адаптации листьев с использованием анализатора фотосинтеза с импульсно-модулированным освещением MINI-PAM (Walz, Германия).

Интенсивность фотосинтеза и устьичную проводимость измеряли с помощью портативной системы для исследования CO<sub>2</sub>-газообмена и водяных паров (НСМ-1000, Германия).

Каждый вариант опыта состоял из четырех повторностей по 12 растений в каждой. При измерении показателей роста и фотосинтетической активности биологическая повторность в пределах одного варианта опыта составляла 5–10 растений в зависимости от показателя. Аналитическая повторность – 3–5-кратная. Результаты экспериментов обработаны с помощью методов вариационной статистики с использованием программы Excel. О достоверности различий судили 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

Известно, что растения, характеризующиеся высокой устойчивостью к тяжелым металлам, способны успешно расти и накапливать биомассу при довольно больших их концентрациях в окружающей среде. Вследствие этого нами изучено влияние цинка в повышенных концентрациях на некоторые показатели роста горчицы. ОДК для Zn были на порядок меньше. Результаты исследования показали, что металл в концентрации 1000 мкМ не оказывал отрицательного влияния на рост корня и побега (табл. 1). Более того, высота побега, а также биомасса подземных и надземных органов у растений этого варианта оказались даже выше, чем у контрольного варианта, что, веро-

ятно, связано с необходимостью этого элемента для процессов роста.

Дальнейшее повышение концентрации металла приводило к некоторому замедлению роста корня. В частности, в присутствии концентраций цинка 2500 и 5000 мкМ длина корня составила 88 и 80 % от контроля соответственно. Торможение роста побега наблюдалось лишь при наибольшей из изученных концентраций цинка. При этом у опытных растений его высота и сухая биомасса оказались меньше, чем в контроле, на 42 и 24 % соответственно.

Замедление роста растений в присутствии высоких концентраций цинка в корнеобитаемой среде уже отмечалось ранее в целом ряде исследований. Например, цинк в концентрации 120 мг/кг субстрата (1850 мкМ) вызывал замедление роста корня у овса щетинистого (*Avena strigosa*) [Tiecher et al., 2016]. При концентрации металла 500 мкМ почти в два раза снижалась биомасса побега у фасоли (*Phaseolus vulgaris*) [Vassilev et al., 2011], а в концентрации 2000 мкМ – у риса (*Oryza sativa*) [Song et al., 2014]. Полагают, что подобный эффект во многом связан с непосредственным воздействием металла на деление клеток, в том числе на продолжительность фаз митоза и всего митотического цикла, и/или на их растяжение [Серегин и др., 2011]. Однако нельзя исключить и опосредованное действие металла, связанное с изменениями/нарушениями других физиологических процессов, например, фотосинтеза, водного режима и минерального питания [Алексеева-Попова и др., 1983; Титов и др., 2007]. Тот факт, что торможение роста корня в отличие от побега происходит при более низкой концентрации цинка в субстрате, можно объяснить более высоким содержанием металла именно в корне, что характерно для так на-

Таблица 1. Влияние повышенных концентраций цинка в субстрате на показатели роста растений горчицы белой

Table 1. The impact of increased zinc concentrations in the substrate on the growth parameters of white mustard

Показатель Parameter	Контроль Control	Концентрация цинка, мкМ Zinc concentration, μM		
		1000	2500	5000
Длина корня, см Root length, cm	10,47 ± 0,72	11,15 ± 0,99	9,25 ± 0,70*	8,37 ± 1,52*
Сухая биомасса корня, г Dry root biomass, g	0,013 ± 0,003	0,019 ± 0,001*	0,015 ± 0,004	0,013 ± 0,006
Высота побега, см Shoot height, cm	11,22 ± 0,55	13,07 ± 0,59*	11,19 ± 1,008	6,47 ± 1,84*
Сухая биомасса побега, г Dry shoot biomass, g	0,059 ± 0,008	0,085 ± 0,009*	0,071 ± 0,014	0,045 ± 0,017

Примечание. Здесь и далее: \* – различия с контролем достоверны при  $p < 0,05$ .

Note. Hereinafter: \* – differences with the control are significant at  $p < 0.05$ .

зываемых растений-исключателей, к которым относится и горчица белая [Gabrielli et al., 1990; Punz, Sieghardt, 1993].

Отдельно следует отметить влияние цинка на рост листа как основного органа фотосинтеза. В целом ряде исследований показано уменьшение размеров листьев у растений в присутствии высоких концентраций цинка [Misra et al., 2005; Durand et al., 2010]. В частности, при воздействии металла в концентрации 2500 мкМ у рапса (*Brassica napus*) снижалась масса листьев [Иванова и др., 2010]. У сахарной свеклы (*Beta vulgaris* var. *saccharifera*) значительное уменьшение площади листа отмечалось уже при концентрации металла в питательном растворе 100 мкМ [Sagardoy et al., 2010], а у полыни (*Artemisia annua*) – при 300 мг/г сухой массы почвы [Khudsar et al., 2004]. Одной из причин этого, по мнению авторов, является отрицательное воздействие цинка на деление клеток листа. В наших опытах в присутствии цинка в наибольшей из изученных концентраций (5000 мкМ) у горчицы были сформированы лишь семядольные листья. При воздействии же металла в концентрациях 1000 и 2500 мкМ помимо семядольных оказались сформированными и два настоящих листа. При этом площадь листовой пластинки второго настоящего листа у растений этих опытных вариантов была больше на 40 и 30 % соответственно, чем в контроле (рис. 1). Сохранение активного роста листьев в присутствии повышенных концентраций цинка в субстрате ранее было отмечено у культурных злаков: ячменя (*Hordeum vulgare*) при концентрации металла 160 мг/кг субстрата [Казнина, 2016] и пшеницы (*Triticum aestivum*) при 1000 мкМ цинка [Kazni-

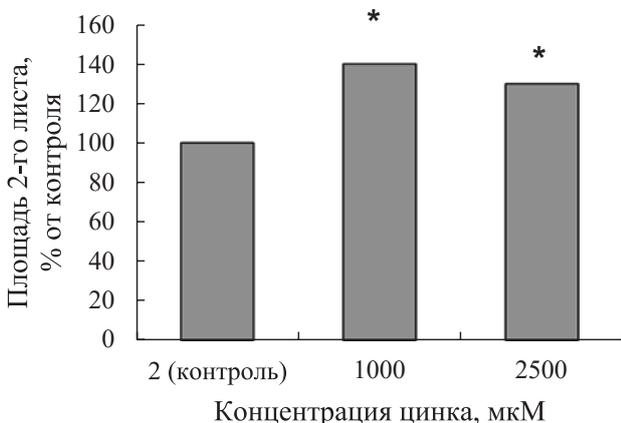


Рис. 1. Влияние повышенных концентраций цинка в субстрате на площадь листа у растений горчицы белой

Fig. 1. The impact of increased zinc concentrations in the substrate on the leaf area in white mustard plants

на, Titov, 2017]. Предполагается, что это является одним из важных адаптационных механизмов, обеспечивающих эффективную работу ФСА в стрессовых условиях.

Известно, что успешная адаптация растений к тяжелым металлам во многом зависит от их способности поддерживать в неблагоприятных условиях активность ФСА на необходимом уровне [Khudsar et al., 2001]. Как показано в целом ряде работ, цинк в высоких концентрациях может замедлять скорость фотосинтеза, что связано с его отрицательным воздействием на отдельные составляющие этого процесса [Vassilev et al., 1998; Nouairi et al., 2006 и др.]. В частности, у тростника (*Phragmites australis*) при содержании цинка 2 мМ почти в два раза снижалась интенсивность фотосинтеза [Caldelas et al., 2011], у риса эта же концентрация металла приводила к заметному уменьшению содержания пигментов, снижению устьичной проводимости и скорости фотосинтеза [Song et al., 2014], а у сахарной свеклы, которая характеризуется невысокой металлоустойчивостью, уже концентрация 300 мкМ приводила к аналогичному эффекту [Sagardoy et al., 2010].

Считается, что одной из основных «мишеней» отрицательного воздействия избытка ряда тяжелых металлов, в том числе цинка, на ФСА растений является пигментный аппарат [Титов и др., 2007]. Увеличение концентрации металла в корнеобитаемой среде приводило к снижению содержания хлорофиллов и каротиноидов у целого ряда растений [Panda et al., 2003; Khudsar et al., 2004]. Вместе с тем более устойчивые к избытку цинка виды (сорта, генотипы) отличались отсутствием каких-либо значимых изменений в концентрации пигментов, что обеспечивало успешную работу ФСА. Например, у дорикниума пятилепесткового (*Dorycnium pentaphyllum*) концентрация цинка 1 мМ не вызывала снижения содержания каротиноидов [Lefevre et al., 2009], у ячменя металл в концентрации 160 мг/кг субстрата не приводил к изменению (по отношению к контролю) количества зеленых и желтых пигментов [Казнина, 2016], а в концентрации 40 и 80 мг/кг субстрата – оказывал стимулирующий эффект на содержание пигментов у щетинника зеленого (*Setaria viridis*) [Казнина и др., 2009]. В условиях данного эксперимента отрицательного воздействия цинка на содержание хлорофиллов и каротиноидов у горчицы не обнаружено (табл. 2). Более того, количество пигментов у опытных растений оказалось даже выше, чем у контрольных, что характерно для более металлоустойчивых видов.

Таблица 2. Влияние повышенных концентраций цинка в субстрате на фотосинтетический аппарат горчицы белой

Table 2. The impact of increased zinc concentrations in the substrate on the photosynthetic apparatus of white mustard plants

Показатель Parameter	Контроль Control	Концентрация цинка, мкМ Zinc concentration, $\mu\text{M}$	
		1000	2500
Общее содержание хлорофиллов (a+b), мг/г сырой массы Total chlorophyll content (a+b), mg/g fw	1,431 $\pm$ 0,010	1,425 $\pm$ 0,006	1,478 $\pm$ 0,015*
Соотношение хлорофиллов (a/b) Chlorophyll ratio (a/b)	2,525 $\pm$ 0,001	2,583 $\pm$ 0,002	2,564 $\pm$ 0,001
Содержание каротиноидов, мг/г сырой массы Carotenoid content, mg/g fw	0,31 $\pm$ 0,001	0,332 $\pm$ 0,003*	0,324 $\pm$ 0,006*
Fv/Fm	0,826 $\pm$ 0,005	0,824 $\pm$ 0,001	0,829 $\pm$ 0,002

Отметим также, что соотношение хлорофиллов (a/b) во всех вариантах опыта оказалось практически равным. Это указывает на сохранение оптимального распределения хлорофиллов между отдельными хлорофилл-содержащими комплексами [Рубин, Кренделева, 2003].

Для оценки активности ФСА растений в условиях стресса довольно часто используют показатели, отражающие эффективность работы фотосистемы II [Рубин, Кренделева, 2003]. При этом показано, что на основе измерений параметров флуоресценции хлорофилла может быть получена общая информация о состоянии этой фотосистемы [Рубин, 2005]. Нами было изучено влияние цинка на величину параметра Fv/Fm, характеризующего потенциальную квантовую эффективность ФС II. Результаты исследования не выявили значимого изменения (по сравнению с контролем) Fv/Fm ни в одном из вариантов опыта, что свидетельствует об отсутствии нарушений в ФС II.

Помимо содержания пигментов скорость фотосинтеза зависит от степени открытия устьиц, обеспечивающих газообмен в листьях. При воздействии металла в концентрации 1000 мкМ у растений горчицы увеличивалась (на 57 % по отношению к контролю) устьичная проводимость (рис. 2, а). Это, как известно, обуславливает более высокую скорость фотосинтеза и таким образом усиливает адаптивные возможности растений. При дальнейшем повышении концентрации цинка до 2500 мкМ устьичная проводимость у растений оставалась на уровне контроля.

Увеличение устьичной проводимости, обнаруженное нами в присутствии цинка в концентрации 1000 мкМ, могло быть связано с изменением гормонального баланса. Например, показано, что в присутствии относительно невысоких концентраций кадмия у проростков пшеницы увеличивается содержание цитокининов, влияющих на степень открытия устьиц

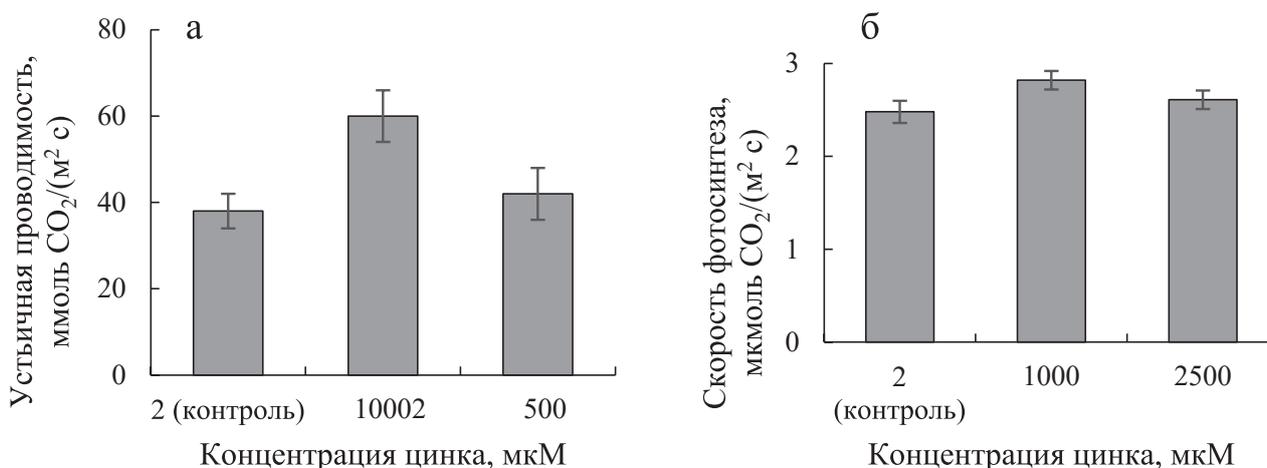


Рис. 2. Влияние повышенных концентраций цинка в субстрате на устьичную проводимость (а) и скорость фотосинтеза (б) у горчицы белой

Fig. 2. The impact of increased zinc concentrations in the substrate on stomatal conductance (a) and photosynthesis rate (b) in white mustard plants

[Веселов, Фахрисламов, 1999], что, по мнению авторов, может представлять собой защитную реакцию растений на стрессовое воздействие.

Относительно влияния цинка на интенсивность фотосинтеза в литературе имеются различные данные. Ряд авторов отмечают ярко выраженное замедление скорости этого процесса даже при относительно невысоких концентрациях металла в окружающей среде [Sagardoy et al., 2010; Vassilev et al., 2011]. Вместе с тем в некоторых работах указывается на отсутствие какого-либо эффекта цинка на этот процесс [Ouni et al., 2016]. Возможно, такие расхождения отчасти связаны с разной металлоустойчивостью изучаемых видов. У горчицы мы не обнаружили значимых изменений скорости фотосинтеза при воздействии цинка в концентрациях 1000 и 2500 мкМ (рис. 2, б). Вероятно, увеличение концентрации пигментов, повышение устьичной проводимости, а также сохранение эффективной работы ФС II, наблюдаемое нами у растений опытных вариантов, способствовало сохранению у них скорости фотосинтеза на необходимом уровне.

## Заключение

Проведенное исследование показало, что горчица белая сорта Радуга способна успешно произрастать при довольно высоких (1000 и 2500 мкМ) концентрациях цинка в корнеобитаемой среде. Успешному росту растений в этих условиях способствует: увеличение площади листовой пластинки, повышение содержания хлорофиллов и каротиноидов, усиление устьичной проводимости. Кроме того, растения оказались способными поддерживать в указанных условиях эффективную работу ФС II. Все это позволило растениям обеспечить необходимую скорость фотосинтеза, а также накопление ими надземной биомассы на уровне контрольных растений. Вместе с тем дальнейшее увеличение концентрации цинка в субстрате до 5000 мкМ приводило к сильному торможению роста корня и побега и остановке развития растений в фазе семядольных листьев.

В целом на основании полученных результатов можно сделать вывод об относительно высокой устойчивости горчицы белой сорта Радуга к избытку цинка в окружающей среде, что позволяет предположить возможность ее использования для повышения плодородия почв сельскохозяйственного назначения, загрязненных цинком.

*Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального*

*бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (тема № 0218-2019-0074).*

## Литература

Алексеева-Попова Н. В., Игошина Т. И., Косицин А. В., Ильинская М. Л. Устойчивость к тяжелым металлам (Pb, Zn, Cu) отдельных видов и популяций естественных фитоценозов из района медноколчеданных рудопроявлений // Растения в экстремальных условиях минерального питания. Л.: Наука, 1983. С. 22–42.

Белоус Н. М. Влияние плодородия на урожайность сельскохозяйственных культур и накопление <sup>137</sup>CS // Вестник БГСХА. 2005. Отдельный вып. С. 30–34.

Веселов Д. С., Фахрисламов Р. Г. Влияние кадмия на поглощение ионов, транспирацию и содержание цитокининов в проростках пшеницы // Агрохимия. 1999. № 10. С. 78–83.

Иванова Е. М., Холодова В. П., Кузнецов Вл. В. Биологические эффекты высоких концентраций солей меди и цинка и характер их взаимодействия в растениях рапса // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 6. С. 864–873.

Казнина Н. М. Физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы устойчивости растений семейства *Roaseae* к тяжелым металлам: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2016. 48 с.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Таланов А. В. Устойчивость щетинника зеленого к повышенным концентрациям цинка // Известия РАН. Сер. биол. 2009. № 6. С. 677–684.

Постников Д. А. Фитомелиорация и фиторемедиация почв сельскохозяйственного назначения с различной степенью окультуренности и экологической нагрузки: автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Брянск, 2009. 42 с.

Прасад М. Н. Практическое использование растений для восстановления экосистем, загрязненных металлами // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 5. С. 768–780.

Рубин А. Б. Биофизика фотосинтеза и методы экологического мониторинга // Технологии живых систем. 2005. Т. 2. С. 47–68.

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

Серегин И. В., Кожевникова А. Д., Грачева В. В., Быстрова Е. И., Иванов В. Б. Распределение цинка по тканям корня проростков кукурузы и его действие на рост // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 1. С. 85–94.

Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 170 с.

Caldelas C., Dong S., Araus J. L., Weiss D. J. Zinc isotopic fractionation in *Phragmites australis* in response to toxic levels of zinc // J. Exp. Bot. 2011. Vol. 62, no. 6. P. 2169–2178.

Durand T. C., Hausman J. F., Carpin S. Zinc and cadmium effects on growth and ion distribution in *Popu-*

*Ius tremula* x *Populus alba* // Biol. Plant. 2010. Vol. 54, no. 1. P. 191–194.

Gabrielli R., Pandolfini T., Vergnao O., Palandizi M. Comparison of two serpentine species with different nickel tolerance strategies // Plant and Soil. 1990. Vol. 122, no. 2. P. 271–277.

Gall J. E., Rajakaruna N. The physiology, functional genomics, and applied ecology of heavy metal-tolerant *Brassicaceae* // In: Lang M. (ed.). *Brassica*: characterization, functional genomics and health benefits. New York: Nova, 2013. P. 121–148.

Kaznina N. M., Titov A. F. Effect of zinc deficiency and excess on the growth and photosynthesis of winter wheat // J. Stress Physiol. Biochem. 2017. Vol. 13, no. 4. P. 88–94.

Khudsar T., Mahmooduzzafar N., Iqbal M. Cadmium-induced changes in leaf epidermis, photosynthetic rate and pigment concentrations in *Cajanus cajan* // Biol. Plant. 2001. Vol. 44, no. 1. P. 59–64.

Khudsar T., Mahmooduzzafar N., Iqbal M., Sairam R. K. Zinc-induced changes in morpho-physiological and biochemical parameters in *Artemisia annua* // Biol. Plant. 2004. Vol. 48, no. 2. P. 255–260.

Krupa Z. Cadmium-induced changes in the composition and structure of the light-harvesting chlorophyll a/b protein complex II in radish cotyledons // Physiol. Plant. 1988. Vol. 73. P. 518–524.

Lefèvre I., Marchal G., Corréal E., Zanuzzi A., Lutts S. Variation in response to heavy metals during vegetative growth in *Dorycnium pentaphyllum* Scop. // Plant Growth Regul. 2009. Vol. 59. P. 1–11.

Misra A., Srivastava A. K., Srivastava N. K., Khan A. Zn-acquisition and its role in growth, photosynthesis, photosynthetic pigments, and biochemical 168 changes in essential monoterpene oil (s) of *Pelargonium graveolens* // Photosynthetica. 2005. Vol. 43, no. 1. P. 153–155.

Mourato M. P., Moreira I. N., Leitão I., Pinto F. R., Sales J. R., Martins L. L. Effect of heavy metals in plants of the genus *Brassica* // Int. J. Mol. Sci. 2015. Vol. 16, no. 8. P. 17975–17998.

Nouairi I., Ammar W. B., Youssef N. B., Daoud D. B. M., Ghorbal N. H., Zarrouk M. Comparative study of cadmium effects on membrane lipid composition of *Brassica*

*juncea* and *Brassica napus* leaves // Plant Sci. 2006. Vol. 170, no. 3. P. 511–519.

Ouni Y., Mateos-Naranjo E., Abdelly C., Lakhdar A. Interactive effect of salinity and zinc stress on growth and photosynthetic responses of the perennial grass, *Polypogon monspeliensis* // Ecol. Engineer. 2016. Vol. 95. P. 171–179.

Panda S. K., Chaudhury I., Khan M. H. Heavy metals induce lipid peroxidation and affect antioxidants in wheat leaves // Biol. Plant. 2003. Vol. 46. P. 289–294.

Punz W. F., Sieghardt H. The response of roots of herbaceous plant species to heavy metals // Environ. Exp. Bot. 1993. Vol. 33. P. 85–98.

Sagardoy R., Vázquez S., Florez-Sarasa I. D., Albacete A., Ribas-Carbó M., Flexas J., Abadía J., Morales F. Stomatal and mesophyll conductances to CO<sub>2</sub> are the main limitations to photosynthesis in sugar beet (*Beta vulgaris*) plants grown with excess zinc // New Phytologist. 2010. Vol. 187. P. 145–158.

Song A., Li P., Fan F., Li Z., Liang Y. The effect of silicon on photosynthesis and expression of its relevant genes in rice (*Oryza sativa* L.) under high-zinc stress // PLOS One. 2014. doi: 10.1371/journal.pone.0113782

Tiecher T. L., Tiecher T., Ceretta C. A., Ferreira P. A. A., Nicoloso F. T., Soriani H. H., Tassinari A., Paranhos J. T., De Conti L., Brunetto G. Physiological and nutritional status of black oat (*Avena strigosa* Schreb.) grown in soil with interaction of high doses of copper and zinc // Plant Physiol. Biochem. 2016. Vol. 106. P. 253–263.

Van Ginneken L., Meers E., Guisson R., Ruttens A., Elst K., Tack M. G. F., Vangronsveld J., Diels L., Dejonghe W. Phytoremediation for heavy metal – contaminated soils combined with bioenergy production // JEELM – 2007. Vol. 9, no. 4. P. 227–236.

Vassilev A., Tsonev T., Yordanov I. Physiological response of barley plants (*Hordeum vulgare* L.) to cadmium contamination in soil during ontogenesis // Environ. Pollut. 1998. Vol. 103. P. 289–297.

Vassilev A., Nikolova A., Koleva L., Lidon F. Effects of excess Zn on growth and photosynthetic performance of young bean plants // J. Phytol. 2011. Vol. 3, no. 6. P. 58–62.

Поступила в редакцию 18.02.2021

## References

Alekseeva-Popova N. V., Igoshina T. I., Kositsin A. V., Il'inskaya M. L. Ustoichivost' k tyazhelym metallam (Pb, Zn, Cu) otdel'nykh vidov i populyatsii estestvennykh fitotsenozov iz raiona mednokolchedannykh rudoproyavlenii [Resistance to heavy metals (Pb, Zn, Cu) of certain species and populations of natural phytocenoses from the region of copper pyrite ore occurrence]. *Rasteniya v ekstremal'nykh usloviyakh mineral'nogo pitaniya* [Plants under extreme conditions of mineral nutrition]. Leningrad: Nauka, 1983. P. 22–42.

Belous N. M. Vliyanie plodorodiya na urozhaynost' sel'skokhozyaistvennykh kul'tur i nakoplenie 137CS [Influence of fertility on crop yield and 137CS accumulation]. *Vestnik BGSKhA* [Vestnik Bryansk St. Agricult. Acad.]. 2005. Fascicle. P. 30–34.

Ivanova E. M., Kholodova V. P., Kuznetsov V. V. Biologicheskie efekty vysokikh kontsentratsii solei medi i tsinka i kharakter ikh vzaimodeistviya v rasteniyakh rapsa [Biological effects of high concentrations of copper and zinc salts and the nature of their interaction in rape plants]. *Fiziol. rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2010. Vol. 57, no. 6. P. 864–873.

Kaznina N. M. Fiziologo-biokhimicheskie i molekulyarno-geneticheskie mekhanizmy ustoichivosti rastenii semeistva *Poaceae* k tyazhelym metallam [Physiological-biochemical and molecular-genetic mechanisms of *Poaceae* plants resistance to heavy metals]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg, 2016. 48 p.

Kaznina N. M., Titov A. F., Laidinen G. F., Talanov A. V. Ustoichivost' shchetinnika zelenogo k povyshennym

konsentratsiyam tsinka [*Setaria viridis* tolerance to high zinc concentrations]. *Izv. RAN. Ser. biol.* [Bull. RAS. Biol. Ser.]. 2009. No. 6. P. 677–684.

Postnikov D. A. Fitomelioratsiya i fitoremediatsiya pochv sel'skokhozyaistvennogo naznacheniya s razlichnoi stepen'yu okul'turnosti i ekologicheskoi nagruzki [Phytomelioration and phytoremediation of agricultural soils with varying degrees of cultivation and environmental load]: Summary of DSc (Dr. of Agr.) thesis. Bryansk, 2009. 42 p.

Prasad M. N. Prakticheskoe ispol'zovanie rastenii dlya vosstanovleniya ekosistem, zagryaznennykh metallami [Practical use of plants to restore metal-polluted ecosystems]. *Fiziol. rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2003. Vol. 50, no. 5. P. 768–780.

Rubin A. B. Biofizika fotosinteza i metody ekologicheskogo monitoringa [Biophysics of photosynthesis and methods of ecological monitoring]. *Tekhnol. zhivyykh system* [Technol. of Living Systems]. 2005. Vol. 2. P. 47–68.

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

Seregin I. V., Kozhevnikova A. D., Gracheva V. V., Bystrova E. I., Ivanov V. B. Raspredelenie tsinka po tkanyam kornya prorostkov kukuruzy i ego deistvie na rost [Zinc distribution in the root tissues of corn seedlings and its effect on growth]. *Fiziol. rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2011. Vol. 58, no. 1. P. 85–94.

Talanova V. V., Titov A. F., Boeva N. P. Vliyanie svintsya i kadmiya na proroški yachmenya [The effect of lead and cadmium on barley seedlings]. *Fiziol. i biokhim. kul't. rastenii* [Physiol. and Biochem. of Cultivated Plants]. 2001a. Vol. 33, no. 1. P. 33–37.

Titov A. F., Talanova V. V., Kaznina N. M., Laydin G. F. Ustoichivost' rastenii k tyazhelym metallam [Plant resistance to heavy metals]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. 170 p.

Veselov D. S., Fakhrislamov R. G. Vliyanie kadmiya na pogloshchenie ionov, transpiratsiyu i sodержanie tsitokininov v prorostkakh pshenitsy [Effect of cadmium on ion uptake, transpiration, and cytokinin content in wheat seedlings]. *Agrokhim.* [Agrochem.]. 1999. No. 10. P. 78–83.

Caldelas C., Dong S., Araus J. L., Weiss D. J. Zinc isotopic fractionation in *Phragmites australis* in response to toxic levels of zinc. *J. Exp. Bot.* 2011. Vol. 62, no. 6. P. 2169–2178.

Durand T. C., Hausman J. F., Carpin S. Zinc and cadmium effects on growth and ion distribution in *Populus tremula* x *Populus alba*. *Biol. Plant.* 2010. Vol. 54, no. 1. P. 191–194.

Gabrielli R., Pandolfini T., Vergnao O., Palandizi M. Comparison of two serpentine species with different nickel tolerance strategies. *Plant and Soil.* 1990. Vol. 122, no. 2. P. 271–277.

Gall J. E., Rajakaruna N. The physiology, functional genomics, and applied ecology of heavy metal-tolerant *Brassicaceae*. In: Lang M. (ed.). *Brassica: characterization, functional genomics and health benefits*. New York: Nova, 2013. P. 121–148.

Kaznina N. M., Titov A. F. Effect of zinc deficiency and excess on the growth and photosynthesis of winter

wheat. *J. Stress Physiol. Biochem.* 2017. Vol. 13, no. 4. P. 88–94.

Khudsar T., Mahmooduzzafar N., Iqbal M. Cadmium-induced changes in leaf epidermis, photosynthetic rate and pigment concentrations in *Cajanus cajan*. *Biol. Plant.* 2001. Vol. 44, no. 1. P. 59–64.

Khudsar T., Mahmooduzzafar N., Iqbal M., Sairam R. K. Zinc-induced changes in morpho-physiological and biochemical parameters in *Artemisia annua*. *Biol. Plant.* 2004. Vol. 48, no. 2. P. 255–260.

Krupa Z. Cadmium-induced changes in the composition and structure of the lightharvesting chlorophyll a/b protein complex II in radish cotyledons. *Physiol. Plant.* 1988. Vol. 73. P. 518–524.

Lefèvre I., Marchal G., Corréal E., Zanuzzi A., Lutts S. Variation in response to heavy metals during vegetative growth in *Dorycnium pentaphyllum* Scop. *Plant Growth Regul.* 2009. Vol. 59. P. 1–11.

Misra A., Srivastava A. K., Srivastava N. K., Khan A. Zn-acquisition and its role in growth, photosynthesis, photosynthetic pigments, and biochemical 168 changes in essential monoterpene oil (s) of *Pelargonium graveolens*. *Photosynthetica.* 2005. Vol. 43, no. 1. P. 153–155.

Mourato M. P., Moreira I. N., Leitão I., Pinto F. R., Sales J. R., Martins L. L. Effect of heavy metals in plants of the genus *Brassica*. *Int. J. Mol. Sci.* 2015. Vol. 16, no. 8. P. 17975–17998.

Nouairi I., Ammar W. B., Youssef N. B., Daoud D. B. M., Ghorbal N. H., Zarrouk M. Comparative study of cadmium effects on membrane lipid composition of *Brassica juncea* and *Brassica napus* leaves. *Plant Sci.* 2006. Vol. 170, no. 3. P. 511–519.

Ouni Y., Mateos-Naranjo E., Abdelly C., Lakhdar A. Interactive effect of salinity and zinc stress on growth and photosynthetic responses of the perennial grass, *Polypogon monspeliensis*. *Ecol. Engineer.* 2016. Vol. 95. P. 171–179.

Panda S. K., Chaudhury I., Khan M. H. Heavy metals induce lipid peroxidation and affect antioxidants in wheat leaves. *Biol. Plant.* 2003. Vol. 46. P. 289–294.

Punz W. F., Sieghardt H. The response of roots of herbaceous plant species to heavy metals. *Environ. Exp. Bot.* 1993. Vol. 33. P. 85–98.

Sagardoy R., Vázquez S., Florez-Sarasa I. D., Albacete A., Ribas-Carbó M., Flexas J., Abadia J., Morales F. Stomatal and mesophyll conductances to CO<sub>2</sub> are the main limitations to photosynthesis in sugar beet (*Beta vulgaris*) plants grown with excess zinc. *New Phytol.* 2010. Vol. 187. P. 145–158.

Song A., Li P., Fan F., Li Z., Liang Y. The effect of silicon on photosynthesis and expression of its relevant genes in rice (*Oryza sativa* L.) under high-zinc stress. *PLOS One.* 2014. doi: 10.1371/journal.pone.0113782

Tiecher T. L., Tiecher T., Ceretta C. A., Ferreira P. A. A., Nicoloso F. T., Soriani H. H., Tassinari A., Paranhos J. T., De Conti L., Brunetto G. Physiological and nutritional status of black oat (*Avena strigosa* Schreb.) grown in soil with interaction of high doses of copper and zinc. *Plant Physiol. Biochem.* 2016. Vol. 106. P. 253–263.

Van Ginneken L., Meers E., Guisson R., Ruttens A., Elst K., Tack M. G. F., Vangronsveld J., Diels L., Dejonghe W. Phytoremediation for heavy metal – contaminated

soils combined with bionergy production. *JEELM* – 2007. Vol. 9, no. 4. P. 227–236.

Vassilev A., Tsonev T., Yordanov I. Physiological response of barley plants (*Hordeum vulgare* L.) to cadmium contamination in soil during ontogenesis. *Environ. Pollut.* 1998. Vol. 103. P. 289–297.

Vassilev A., Nikolova A., Koleva L., Lidon F. Effects of excess Zn on growth and photosynthetic performance of young bean plants. *J. Phytol.* 2011. Vol. 3, no. 6. P. 58–62.

Received February 18, 2021

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### **Задворная Ангелина Константиновна**

магистрант  
Петрозаводский государственный университет  
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: angelinajang98@gmail.com

### **Казнина Наталья Мстиславовна**

ведущий научный сотрудник лаб. экологической  
физиологии растений, 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  
тел.: (8142) 762712

### **Холопцева Екатерина Станиславовна**

старший научный сотрудник лаб. экологической  
физиологии растений, к. б. н.  
Институт биологии КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: holoptseva@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 762712

## CONTRIBUTORS:

### **Zadvornaya, Angelina**

Petrozavodsk State University  
33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: angelinajang98@gmail.com

### **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  
tel.: (8142) 762712

### **Kholoptseva, Ekaterina**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: holoptseva@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 762712