

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581.1

### ОТВЕТНАЯ РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ С РАЗНЫМ АЛЛЕЛЬНЫМ СОСТОЯНИЕМ ГЕНА *GPC-B1* НА ДЕФИЦИТ ЦИНКА В СУБСТРАТЕ

А. А. Игнатенко<sup>1</sup>, Н. М. Казнина<sup>1</sup>, Ю. В. Батова<sup>1</sup>, Н. И. Дубовец<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

<sup>2</sup> Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск, Беларусь

Дефицит в почвах микроэлементов, в частности цинка, является серьезной проблемой для многих стран мира, поскольку приводит к потерям урожая важнейших сельскохозяйственных культур, а также к ухудшению качества получаемой продукции. В данной работе изучено влияние дефицита цинка на ответную реакцию растений пшеницы с разным аллельным состоянием гена *GPC-B1*, который кодирует фактор транскрипции NAC, задействованный в регуляции экспрессии генов, участвующих в ремобилизации белка и ряда микроэлементов, включая цинк, из листьев в зерно. Линия 15-7-1 имела функциональный аллель этого гена, а 15-7-2 – его нефункциональный аллель. Показано, что дефицит данного микроэлемента не оказывает негативного влияния на ростовые процессы у растений обеих линий пшеницы: высота побега и площадь 4-го листа в опытном и контрольном вариантах не различались. Установлено, что у растений линии 15-7-1, содержащей функциональный аллель гена *GPC-B1*, показатели, характеризующие состояние фотосинтетического аппарата, – содержание хлорофиллов *a* и *b*, максимальный квантовый выход фотосистемы II (*Fv/Fm*), интенсивность фотосинтеза и устьичная проводимость – в оптимальных условиях минерального питания и при дефиците цинка не различаются. В отличие от этого у растений с нефункциональным аллелем гена *GPC-B1* при дефиците цинка обнаружено уменьшение содержания фотосинтетических пигментов (на 23 % по отношению к контролю), скорости фотосинтеза (на 17 %) и устьичной проводимости (на 22 %) при сохранении величины *Fv/Fm* на уровне контроля. Сделан вывод, что растения линии 15-7-1, имеющие функциональный аллель гена *GPC-B1*, способны успешно расти и сохранять нормальную работу фотосинтетического аппарата при дефиците цинка в субстрате, что свидетельствует об их устойчивости к этому стресс-фактору.

Ключевые слова: пшеница; дефицит цинка; ген *GPC-B1*; рост; фотосинтез.

**A. A. Ignatenko, N. M. Kaznina, Yu. V. Batova, N. I. Dubovets.**  
**THE RESPONSE OF WHEAT PLANTS WITH DIFFERENT ALLELE STATUSES**  
**OF THE *GPC-B1* GENE TO ZINC DEFICIENCY IN THE SUBSTRATE**

The deficiency of microelements, in particular zinc, in soils is a serious problem for many countries around the world, as it leads to yield losses of the most important crops, as well as to poorer quality of the crop. In this work, we studied the effect of zinc deficiency on the response of wheat plants with different allele statuses of the *GPC-B1* gene, which encodes the NAC transcription factor involved in the regulation of the expression of genes involved in the remobilization of proteins and a number of microelements, including zinc, from leaves to grain. The 15-7-1 line had a functional allele of this gene, and 15-7-2 had its non-functional allele. The deficiency of this microelement was shown to have no negative effect on growth processes in both wheat lines: the shoot height and the area of the 4<sup>st</sup> leaf did not differ between the experimental and control variants. We found that at 15-7-1 plants, which contained a functional allele of the *GPC-B1* gene, the parameters that characterize the state of the photosynthetic apparatus – content of chlorophylls *a* and *b*, maximum quantum yield of photosystem II (*Fv/Fm*), photosynthesis rate and stomatal conductance – did not differ under optimal mineral nutrition conditions and in zinc deficiency settings. In contrast, plants with a non-functional allele of the *GPC-B1* gene growing under zinc deficiency showed a decrease in the content of photosynthetic pigments (23 % down from the control), photosynthesis rate (17 % lower), and stomatal conductance (22 % lower), while maintaining the *Fv/Fm* value. It is hypothesized that the presence of a functional allele of the *GPC-B1* gene can contribute to the maintenance of photosynthetic processes in wheat leaves in the situation of zinc deficiency in the substrate.

Keywords: wheat; zinc deficiency; *GPC-B1* gene; growth; photosynthesis.

---

## **Введение**

Дефицит микроэлементов в почвах, используемых в хозяйственных целях, является серьезной проблемой для многих регионов и стран, поскольку приводит к существенным потерям урожая сельскохозяйственных культур и ухудшению качества получаемой продукции [Казнина, Титов, 2019]. Наиболее опасным в этом отношении считается дефицит цинка, что обусловлено его чрезвычайно важной и многоплановой ролью в клеточном метаболизме [Marschner, 1995; Graham, 2008; Hänsch, Mendel, 2009; Казнина, Титов, 2019]. Цинк входит в состав или является активатором большого числа ферментов, участвующих в различных окислительно-восстановительных реакциях [Hafeez et al., 2013]. Так, например, за счет вовлечения в активизацию альдолазы цинк участвует в энергетическом обмене, а являясь структурным компонентом ДНК- и РНК-полимеразы, он задействован в процессах синтеза белка [Tsonev, Lidon, 2012]. Необходим этот микроэлемент и для нормального прохождения клеточного деления [Sadeghzadeh, 2013]. Взаимодействуя с фосфолипидами и SH-группами мембранных белков, цинк защищает их от перекисного окисления, способствуя поддержанию структуры и функционирования мембран [Ghanepour et al., 2015]. Наконец, поскольку при дефиците цинка наблюдается снижение

уровня индол-3-уксусной кислоты в органах, полагают, что этот металл необходим для синтеза указанного гормона и, следовательно, играет важную роль в регуляции ростовых процессов у растений [Alloway, 2004].

Мягкая пшеница является одной из основных пищевых культур во многих странах. Вместе с тем она довольно чувствительна к недостатку микроэлементов, в том числе цинка. В частности, в условиях его дефицита наблюдается торможение роста растений, замедление скорости фотосинтеза и дыхания, нарушение водного обмена и минерального питания [Wissuwa et al., 2006; Tavallali et al., 2009; Cherif et al., 2011; Hafeez et al., 2013]. Учитывая, что в мире довольно большие территории, занятые под посевы пшеницы, характеризуются низким содержанием цинка в почве или его слабой доступностью, выведение новых сортов, способных успешно произрастать в таких условиях, не снижая урожайности, является весьма актуальным.

Не менее важной проблемой является улучшение качества зерна пшеницы. Определенные успехи в этом направлении достигнуты благодаря использованию метода отдаленной гибридизации [Бухарова, Бухаров, 2008]. В частности, обнаружено, что в регуляции содержания белка и ряда микроэлементов в зерне пшеницы участвует ген *GPC-B1* (Grain protein content), который расположен на хромосоме 6B

[Waters et al., 2009; Hu et al., 2013] и представляет собой фактор транскрипции семейства NAC (от названия генов *NAM*, *ATAF*, *CUC*) [Uauy et al., 2006b; Avni et al., 2013]. Белки этого семейства являются специфичными для растений регуляторами транскрипции [Duval et al., 2002] и играют важную роль в регуляции развития и адаптации к неблагоприятным факторам биотической и абиотической природы [Olsen et al., 2005; Guo, Gan, 2006; Uauy et al., 2006b; Hu et al., 2013; Митрофанова, Хакимова, 2016]. Ген *GPC-B1* интересен для селекционеров, поскольку рассматривается в качестве одного из генов, вовлеченных в процесс доместикации пшеницы [Uauy et al., 2006a; Dubcovsky, Dvorak, 2007]. Показано, что наличие функционального аллеля этого гена обеспечивает более эффективную ремобилизацию азота и ряда микроэлементов по флоэме из листьев в колосья во время налива зерна [Митрофанова, Хакимова, 2016]. Последнее, в свою очередь, предполагает участие белка *GPC-B1* в регуляции экспрессии генов, кодирующих мембранные белки-транспортеры [Distelfeld et al., 2007; Waters et al., 2009].

Однако наличие функционального аллеля гена *GPC-B1* характерно для дикой тетраплоидной пшеницы, тогда как у большинства современных сортов пшеницы ген *GPC-B1* является нефункциональным, что связано с инсерцией 1 п. н., вызывающей мутацию сдвига рамки считывания [Uauy et al., 2006b; Dubcovsky, Dvorak, 2007]. Наличие в геноме растений пшеницы нефункционального аллеля этого гена ассоциировано со снижением поступления азота, а также ионов железа и цинка в зерно [Waters et al., 2009]. Создание методом отдаленной гибридизации линий мягкой пшеницы с функциональным аллелем гена *GPC-B1* позволяет увеличить содержание микроэлементов, включая цинк, в зерне [Uauy et al., 2006a, b; Distelfeld et al., 2007; Pokhylko et al., 2016]. Однако информация относительно того, являются ли эти линии устойчивыми к дефициту цинка, практически отсутствует. Вместе с тем такие сведения позволят оценить возможность их использования для выращивания растений на почвах с низким содержанием цинка.

Исходя из вышеизложенного, задачей настоящего исследования явилось сравнительное изучение ответной реакции растений двух линий пшеницы, различающихся аллельным состоянием гена *GPC-B1*, на дефицит цинка в субстрате. Исследования выполнены с использованием оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

## Материалы и методы

Объектом исследования служили две интрогрессивные линии мягкой пшеницы, выделенные в потомстве от скрещивания мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Фестивальная с дикорастущей пшеницей (*T. dicoccoides*), различающиеся состоянием аллеля гена *GPC-B1*. Линия 15-7-1 содержала функциональный аллель этого гена, а линия 15-7-2 – его нефункциональный аллель. Аллельный статус гена был установлен с использованием кодоминантного маркера *Xuhw89* [Vishwakarma et al., 2014].

Опыты проводили в вегетационных условиях в песчаной культуре. Семена пшеницы высевали в сосуды (5 кг) с отмытым от примесей и прокаленным песком. Плотность посева составляла 12 растений на сосуд. Полив осуществляли питательным раствором Хогланда – Арнона с концентрацией цинка 2 мкМ (контроль). В опытном варианте соль цинка в питательный раствор не добавляли. Проведенный с использованием атомно-абсорбционного спектрофотометра AA-700 (Shimadzu, Япония) химический анализ питательного раствора опытного варианта показал, что концентрация цинка в нем не превышала 0,05 мкМ.

Оценку влияния дефицита цинка на растения проводили через 30 сут после посева в фазе выхода в трубку. Для этого у контрольных и опытных растений измеряли высоту побега, площадь 4-го листа, общее содержание хлорофиллов, максимальный квантовый выход фотосистемы II (*Fv/Fm*), интенсивность фотосинтеза и устьичную проводимость. Для анализа использовали 4-й лист (от основания побега), который на этой фазе развития пшеницы является основным донором ассимилятов для конуса нарастания побега, где начинается формирование соцветия.

Площадь листовой пластинки рассчитывали по формуле:  $S = 2/3ld$ , где *l* – длина, *d* – ширина листовой пластинки [Аникиев, Кутузов, 1961]. Общее содержание хлорофиллов *a* и *b* в листьях растений определяли с помощью измерителя уровня хлорофилла SPAD 502 Plus (Konica Minolta, Япония). Величину максимального квантового выхода фотосистемы II (ФС II) измеряли с помощью флуориметра MINI-PAM (Walz, Германия). Интенсивность фотосинтеза и устьичную проводимость анализировали с помощью портативной установки для исследования CO<sub>2</sub>-газообмена и водяных паров HCM-1000 (Walz, Германия).

Каждый вариант опыта состоял из трех повторностей. Для измерения морфометрических показателей биологическая повторность

в пределах каждого варианта составляла 20 растений, для физиолого-биохимических показателей – 5–6 растений, аналитическая повторность – 3-кратная. На рисунках и в таблице представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. В работе обсуждаются величины, статистически значимо различающиеся при  $p < 0,05$ .

## Результаты и обсуждение

Хорошо известно, что дефицит цинка оказывает негативное влияние на многие физиологические процессы растений, включая рост [Сакмак, 2000; Sadeghzadeh, 2013; Казнина, Титов, 2019]. Торможение ростовых процессов в условиях дефицита цинка связывают с подавлением деления клеток, нарушени-

ем их растяжения и дифференциации [Nos-sian et al., 1997], изменением гормонального баланса в сторону уменьшения содержания фитогормонов, стимулирующих ростовые процессы [Alloway, 2004], снижением активности цинк-зависимых ферментов, участвующих в фотосинтетической ассимиляции неорганического углерода и дыхания [Zhao, Wu, 2017] и др. Однако проведенные нами опыты не выявили ингибирующего действия дефицита цинка на рост растений пшеницы обеих линий – с функциональным аллелем гена *GPC-B1* (линия 15-7-1) и его нефункциональной копией (линия 15-7-2). В частности, высота побега и площадь 4-го листа у растений контрольного (оптимальное содержание цинка) и опытного (дефицит цинка) вариантов не различались (табл.).

Показатели роста растений интрогрессивных линий пшеницы с разным аллельным состоянием гена *GPC-B1* при оптимальном содержании цинка в среде (контроль) и его дефиците (опыт)

Growth parameters of plants of introgressive wheat lines with different allelic states of the *GPC-B1* gene at optimal zinc content in the medium (control) and its deficiency (experiment)

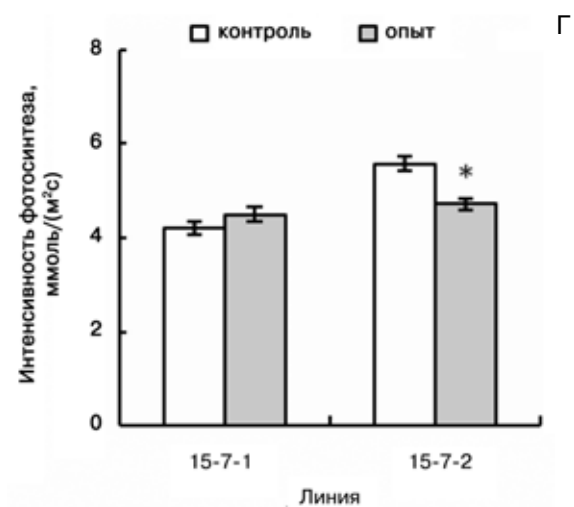
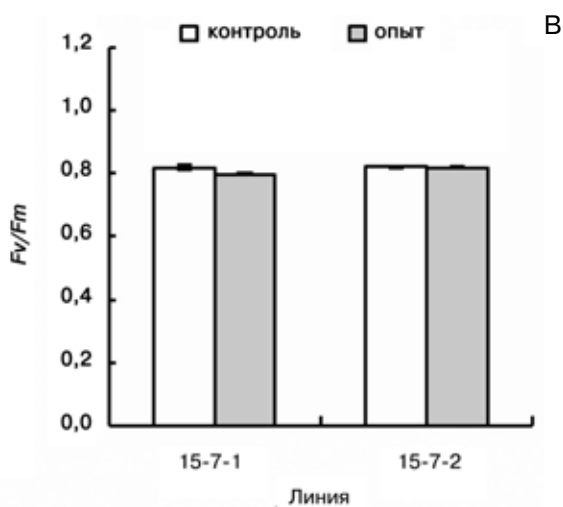
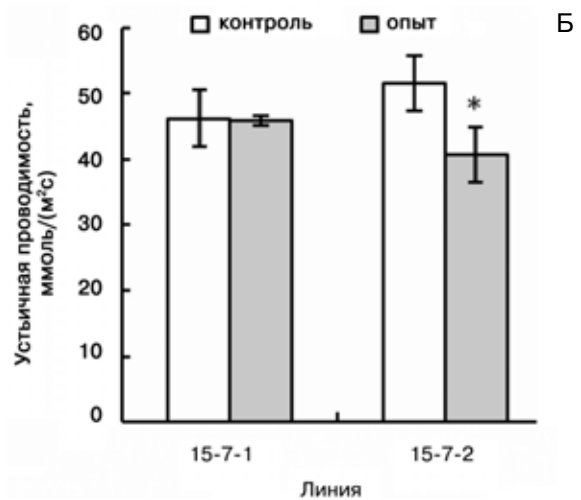
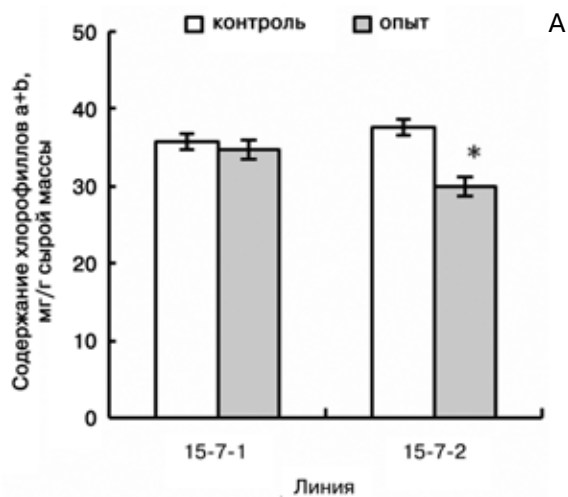
Показатель Parameter	Линия 15-7-1 Line 15-7-1		Линия 15-7-2 Line 15-7-2	
	контроль control	опыт experiment	контроль control	опыт experiment
Высота побега, см Shoot height, cm	48,32 ± 1,10	48,50 ± 1,14	44,88 ± 0,90	46,76 ± 0,92
Площадь 4-го листа, см <sup>2</sup> Area of the 4 <sup>st</sup> leaf, cm <sup>2</sup>	19,48 ± 1,14	17,52 ± 0,86	16,88 ± 0,58	15,40 ± 0,64

Отличия в ответной реакции растений пшеницы разных линий на дефицит цинка в субстрате обнаружены нами при анализе показателей, характеризующих состояние фотосинтетического аппарата (ФСА). Так, у растений линии 15-7-1 все изученные показатели не отличались от контроля (рис.). В отличие от этого у растений линии 15-7-2 в опытном варианте наблюдалось заметное снижение большинства из них. В частности, в 4-м листе уменьшалось содержание хлорофиллов (на 23% по отношению к контролю; рис., А), устьичная проводимость (на 22%; рис., Б) и скорость фотосинтеза (на 17%; рис., Г). Только величина *Fv/Fm* была практически равной в контрольном и опытном вариантах (рис., В).

Снижение содержания фотосинтетических пигментов в листьях – одна из ответных реакций растений на дефицит цинка. Так, например, подобный эффект ранее наблюдали у растений кукурузы [Wang, Jin, 2005], риса [Chen et al., 2008; Hajiboland, Beiramzadeh, 2008] и тритикале [Arough et al., 2016]. Происходящие в ФСА изменения связывают со сни-

жением активности ферментов, участвующих в биосинтезе хлорофиллов [Balashouri, 1995], и/или нарушениями ультраструктуры хлоропластов [Wang, Jin, 2005; Chen et al., 2008]. В частности, Henriques [2001] показал, что дефицит цинка в листьях сахарной свеклы вызывает дезорганизацию тилакоидов и стромальных компонентов с их последующей дегградацией. Отметим, что негативное влияние дефицита цинка на ультраструктуру хлоропластов, выраженное в разрушении их мембран, было продемонстрировано и другими исследователями на растениях риса [Chen et al., 2008].

Помимо снижения количества фотосинтетических пигментов и изменения ультраструктуры хлоропластов в условиях дефицита цинка в листьях наблюдается уменьшение межклеточной концентрации  $CO_2$  и устьичной проводимости, выявляются нарушения в протекании световых и темновых реакций фотосинтеза, что ведет к снижению скорости ассимиляции углерода [Sharma et al., 1995; Sasaki et al., 1998; Hacisalihoglu, Kochian, 2003; Wang, Jin, 2005].



Содержание хлорофиллов (А), устьичная проводимость (Б), величина  $F_v/F_m$  (В) и скорость фотосинтеза (Г) в 4-м листе растений интрогрессивных линий пшеницы с разным аллельным состоянием гена *GPC-B1* при оптимальном содержании цинка в среде (контроль) и его дефиците (опыт).

\* – различия с контролем статистически значимы при  $p < 0,05$

Chlorophyll content (A), stomatal conductance (Б),  $F_v/F_m$  value (B) and photosynthesis rate (Г) in the 4<sup>st</sup> leaf of plants of introgressive wheat lines with different allelic states of the *GPC-B1* gene at optimal zinc content in the medium (control) and its deficiency (experiment).

\* – differences from the control are statistically significant at  $p < 0.05$

В настоящем исследовании у растений пшеницы с нефункциональным аллелем гена *GPC-B1* в ответ на дефицит цинка также наблюдалось заметное замедление скорости фотосинтеза. Поскольку изменений величины  $F_v/F_m$  – показателя, характеризующего квантовую эффективность ФС II, не было, можно заключить, что снижение интенсивности фотосинтеза не связано с нарушениями в протекании световых реакций. К торможению фотосинтетических процессов у растений этой линии могло привести наряду с уменьшением содержания хлорофиллов значительное снижение устьичной проводимости.

Что касается последнего, было показано, что цинк играет немаловажную роль в регуляции размеров устьичной апертуры, так как входит в состав карбоангидразы, одна из изоформ которой участвует в регуляции движения устьиц [Sharma et al., 1995; Wang, Jin, 2005; Chen et al., 2008; Hu et al., 2010]. В условиях же дефицита цинка активность этого фермента снижается, что может способствовать их закрыванию. Помимо этого, закрывание устьиц при дефиците цинка может объясняться утечкой ионов  $K^+$  из замыкающих клеток вследствие нарушения структурной целостности их мембран из-за усиления процессов

перекисного окисления липидов [Sharma et al., 1995]. Последнее, в свою очередь, может быть вызвано низкой активностью Cu/Zn-супероксиддисмутазы – другого цинксодержащего фермента.

Важно отметить, что негативное влияние дефицита цинка на ФСА зарегистрировано нами только у растений пшеницы линии 15-7-2. Тогда как растения линии 15-7-1 с функциональным аллелем гена *GPC-B1* были способны поддерживать активность фотосинтетических процессов даже в условиях недостатка этого важнейшего микроэлемента в субстрате. Что касается механизмов, позволяющих растениям сохранять нормальные темпы роста и развития при дефиците цинка, то к настоящему времени установлено, что такие растения характеризуются более активным поглощением металла корнями и его транспортом в надземные органы. Это достигается благодаря выделению в почву фитосидерофоров, облегчающих поступление ионов цинка в клетки корня, а также за счет усиления экспрессии генов и увеличения активности ряда транспортных белков, участвующих в переносе металла из корней в побеги [Graham, Rengel, 1993; Cakmak, Braun, 2001; Arnold et al., 2010]. Кроме того, как показывают исследования, такие растения способны в условиях дефицита цинка поддерживать на более высоком уровне активность цинксодержащих ферментов и сохранять стабильность клеточных мембран [Rengel, 1995; Hacisalihoglu, Kochian, 2003]. Нельзя исключить и возможное участие гена *GPC-B1* в устойчивости растений к дефициту цинка. Так, например, заслуживает внимания тот факт, что к числу *GPC*-регулируемых генов относятся гены-транспортеры, гены, участвующие в процессе фотосинтеза, регулирующие различные метаболические процессы и ответные реакции на действие стресс-факторов [Cantu et al., 2011]. Однако данное предположение требует дальнейшего исследования и подтверждения.

В целом проведенные исследования показали, что дефицит цинка в субстрате не влияет на рост побегов и листьев у обеих изученных линий пшеницы, однако его действие на ФСА растений оказалось различным. Более устойчивыми к дефициту цинка оказались растения линии 15-7-1, содержащие функциональный аллель гена *GPC-B1*, которые в таких условиях смогли поддерживать фотосинтетические процессы на более высоком уровне. У растений линии 15-7-2 с нефункциональным аллелем при дефиците цинка заметно снижались содержание хлорофиллов, скорость фотосинтеза и устьичная проводимость, что в дальнейшем

может негативно повлиять на процесс формирования колоса и привести к снижению семенной продуктивности растений.

Авторы выражают благодарность сотрудникам Аналитической лаборатории ИЛ КарНЦ РАН и ее руководителю К. М. Никеровой за анализ содержания цинка в питательном растворе.

Исследования выполнены при поддержке РФФИ (грант Бел а № 20-516-00016) и БРФФИ (грант № Б20Р-240) и средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0074).

## Литература

- Аникиев В. В., Кутузов Ф. Ф. Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков // Физиология растений. 1961. Т. 8, № 3. С. 375–377.
- Бухарова А. Р., Бухаров А. Ф. Отдаленная гибридизация овощных пасленовых культур. Мичуринск: Изд-во МичГАУ, 2008. 274 с.
- Казнина Н. М., Титов А. Ф. Влияние дефицита цинка на физиологические процессы и продуктивность злаков // Успехи современной биологии. 2019. Т. 139, № 3. С. 280–291.
- Митрофанова О. П., Хакимова А. Г. Новые генетические ресурсы в селекции пшеницы на увеличение содержания белка в зерне // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20, № 4. С. 545–554. doi: 10.18699/VJ16.177
- Alloway B. J. Zinc in soil and crop nutrition. IZA Publications, International Zinc Association, Brussels, 2004. 139 p.
- Arnold T., Kirk G. J., Wissuwa M., Frei M., Zhao F.-J., Mason T. F., Weiss D. J. Evidence for the mechanisms of zinc uptake by rice using isotope fractionation // Plant Cell Env. 2010. Vol. 33, no. 3. P. 370–381. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02085.x
- 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
- Avni R., Zhao R., Pearce S., Jun Y., Uauy C., Tabbita F., Fahima T., Slade A., Dubcovsky J., Distelfeld A. Functional characterization of *GPC-1* genes in hexaploid wheat // Planta. 2013. Vol. 239, no. 2. P. 313–324. doi: 10.1007/s00425-013-1977-y
- 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.
- Brevis J. C., Dubcovsky J. Effects of the chromosome region including the *Gpc-B1* locus on wheat grain and protein yield // Crop Sci. 2010. Vol. 50. P. 93–104. doi: 10.2135/cropsci2009.02.0057
- Cakmak I. Possible roles of zinc in protecting plant cells from damage by reactive oxygen species // New Phytol. 2000. Vol. 146. P. 185–205. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00630.x

- Cakmak I., Braun H. J. Genotypic variation for zinc efficiency // Application of physiology in wheat breeding / Eds M. P. Reynolds, J. I. Ortiz-Monasterio, A. McNab. Mexico: D.F. CIMMYT, 2001. P. 183–199.
- Cantu D., Pearce S. P., Distelfeld A., Christiansen M. W., Uauy C., Akhunov E., Fahima T., Dubcovsky J. Effect of the down-regulation of the high Grain Protein Content (GPC) genes on the wheat transcriptome during monocarpic senescence // BMC Genomics. 2011. Vol. 12. Art. 492.
- Chen W., Yang X., He Z., Feng Y., Hu F. 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. doi: 10.1111/j.1399-3054.2007.00992.x
- Cherif J., Mediouni C., Ammar W. B., Jemal F. Interactions of zinc and cadmium toxicity in their effects on growth and in antioxidative systems in tomato plants (*Solanum lycopersicum*) // J. Env. Sci. 2011. Vol. 23, no. 5. P. 837–844. doi: 10.1016/S1001-0742(10)60415-9
- Distelfeld A., Cakmak I., Peleg Z., Ozturk L., Yazici A., Budak H., Saranga Y., Fahima T. Multiple QTL-effects of wheat Gpc-B1 locus on grain protein and micronutrient concentrations // Physiol. Plant. 2007. Vol. 129. P. 635–643. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00841.x
- Dubcovsky J., Dvorak J. Genome Plasticity a Key Factor in the Success of Polyploid Wheat Under Domestication // Science. 2007. Vol. 316. P. 1862–1866. doi: 10.1126/science.1143986
- Duval M., Hsieh T F., Kim S. Y., Thomas T. L. Molecular characterization of AtNAM: a member of the Arabidopsis NAC domain superfamily // Plant Mol. Biol. 2002. Vol. 50, no. 2. P. 237–248. doi: 10.1023/a:1016028530943
- Ghanepour S., Shakiba M.-R., Toorchi M., Oustan S. Role of Zn nutrition in membrane stability, leaf hydration status, and growth of common bean grown under soil moisture stress // J. Bio. Env. Sci. 2015. Vol. 6, no. 4. P. 9–20.
- Graham R. D. Micronutrient deficiencies in crops and their global significance. In Micronutrient Deficiencies in Global Crop Production / Ed. B. J. Alloway. N.Y.: Springer, 2008. P. 41–61.
- Graham R. D., Rengel Z. Genotypic variation in zinc uptake and utilization by plants // Zinc in soil and plants / Ed. A. D. Robson. Dordrecht: Kluwer Academic Publ., 1993. P. 107–114.
- Guo Y. F., Gan S. S. AtNAP, a NAC family transcription factor, has an important role in leaf senescence // Plant J. 2006. Vol. 46, no. 4. P. 601–612. doi: 10.1111/j.1365-313X.2006.02723.x
- Hacisalihoglu G., Kochian L. V. How do some plants tolerate low levels of soil zinc? Mechanisms of zinc efficiency in crop plants // New Phytol. 2003. Vol. 159, no. 2. P. 341–350. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00826.x
- Hafeez B., Khanif Y. M., Saleem M. Role of zinc in plant nutrition – a review // Am. J. Exp. Agric. 2013. Vol. 3, no. 2. P. 374–391.
- 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. doi: 10.1016/j.pbi.2009.05.006
- Henriques F. S. Loss of blade photosynthetic area and of chloroplasts' photochemical capacity account for reduced CO<sub>2</sub> assimilation rates in zinc-deficient sugar beet leaves // J. Plant Physiol. 2001. Vol. 158. P. 915–919.
- Hossian 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. 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 CO<sub>2</sub> – controlled stomatal movements in guard cells // Nature Cell Biol. 2010. Vol. 12. P. 87–93. doi: 10.1038/ncb2009
- Hu X.-G., Wu B.-H., Liu D.-C., Wei Y.-M., Gao S.-B., Zhenga Y.-L. Variation and their relationship of NAM-G1 gene and grain protein content in *Triticum timopheevii* Zhuk // J. Plant Physiol. 2013. Vol. 170. P. 330–337. doi: 10.1016/j.jplph.2012.10.009
- Marschner H. Mineral nutrition of higher plants. London: Acad. Press, 1995. 889 p.
- Olsen A. N., Ernst H. A., Lo Leggio L., Skriver K. NAC transcription factors: structurally distinct, functionally diverse // Trends in Plant Science. 2005. Vol. 10, no. 2. P. 79–87. doi: 10.1016/j.tplants.2004.12.010
- Pokhylko S. Yu., Schwartau V. V., Mykhalska L. M., Dugan O. M., Morgun B. V. ICP-MS analysis of bread wheat carrying the GPC-B1 gene of *Triticum turgidum* ssp. *Dicoccoides* // Biotechnologia Acta. 2016. Vol. 9, no. 5. P. 64–69. doi: 10.15407/biotech9.05.064
- Rengel Z. Carbonic anhydrase activity in leaves of wheat genotypes differing in Zn efficiency // Plant Physiol. 1995. Vol. 147. P. 251–256. doi: 10.1016/s0176-1617(11)81513-0
- Sadeghzadeh B. A review of zinc nutrition and plant breeding // J. Soil Sci. Plant Nutr. 2013. Vol. 13, no. 4. P. 905–927. doi: 10.4067/S0718-95162013005000072
- Sasaki H., Hirose T., Watanabe Y., Ohsuki R. Carbonic anhydrase activity and CO<sub>2</sub>-transfer resistance in Zn-deficient rice leaves // Plant Physiol. 1998. Vol. 118. P. 929–934. doi: 10.1104/pp.118.3.929
- Sharma P. N., Tripathi A., Bisht S. S. Zinc requirement for stomatal opening in cauliflower // Plant Physiol. 1995. Vol. 107. P. 751–756. doi: 10.1104/pp.107.3.751
- Tavallali V., Rahemi M., Maftoun M., Panahi B., Karimi S., Ramezani A., Vaezpour M. Zinc influence and salt stress on photosynthesis, water relations, and carbonic anhydrase activity in pistachio // Scientia Horticulturae. 2009. Vol. 123. P. 272–279.
- Tsonev T., Lidon F. J. C. Zinc in plants – An overview // Emir. J. Food Agric. 2012. Vol. 24, no. 4. P. 322–333.
- Uauy C., Brevis J. C., Dubcovsky J. The high grain protein content gene Gpc-B1 accelerates senescence and has pleiotropic effects on protein content in wheat // J. Exp. Bot. 2006a. Vol. 57, no. 11. P. 2785–2794. doi: 10.1093/jxb/erl047

Uauy C., Distelfeld A., Fahima T., Blechl A., Dubcovsky J. A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc and iron content in wheat // *Science*. 2006b. Vol. 314. P. 1298–1300. doi: 10.1126/science.1133649

Vishwakarma M. K., Mishra V. K., Gupta P. K., Yadav P. S. Introgression of the high grain protein gene *Gpc-B1* in an elite wheat variety of Indo-Gangetic Plains through marker assisted backcross breeding // *Cur. Plant Biol.* 2014. Vol. 1. P. 60–67. doi: 10.1016/j.cpb.2014.09.003

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. doi: 10.1007/s11099-005-0092-0

Waters B. M., Uauy C., Dubcovsky J., Grusak M. A. Wheat (*Triticum aestivum*) NAM proteins regulate the translocation of iron, zinc, and nitrogen compounds from vegetative tissues to grain // *J. Exp. Bot.* 2009. Vol. 60, no. 15. P. 4263–4274. doi: 10.1093/jxb/erp257

Wissuwa M., Ismail A. M., Yanagihara S. Effects of zinc deficiency on rice growth and genetic factors contributing to tolerance // *Plant Physiol.* 2006. Vol. 142. P. 731–741. doi: 10.1104/pp.106.085225

Zhao K., Wu Y. Effects of Zn deficiency and bicarbonate on the growth and photosynthetic characteristics of four plant species // *PLoS ONE*. Vol. 12, no. 1. e0169812. doi: 10.1371/journal.pone.0169812

Поступила в редакцию 14.10.2021

## References

Anikiev V. V., Kutuzov F. F. Novyi sposob opredeleniya ploshchadi listovoi poverkhnosti u zlakov [A new method for leaf surface area determination in graminoids]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 1961. Vol. 8, no. 3. P. 375–377.

Bukharova A. R., Bukharov A. F. Otdalennaya gibridizatsiya ovoshchnykh paslenovykh kul'tur [Remote hybridization of nightshade vegetable crops]. Michurinsk: Izd-vo MichGAU, 2008. 274 p.

Kaznina N. M., Titov A. F. Vliyaniye defitsita tsinka na fiziologicheskie protsessy i produktivnost' zlakov [Impact of zinc deficiency on physiological processes in and productivity of cereals]. *Uspekhi sovremennoi biologii*. 2019. Vol. 139, no. 3. P. 280–291.

Mitrofanova O. P., Khakimova A. G. Novye geneticheskie resursy v selektsii pshenitsy na uvelichenie soderzhaniya belka v zerne [New genetic resources in wheat breeding to increase the protein content in grain]. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii*. 2016. Vol. 20, no. 4. P. 545–554. doi: 10.18699/VJ16.177

Alloway B. J. Zinc in soil and crop nutrition. IZA Publications, International Zinc Association, Brussels, 2004. 139 p.

Arnold T., Kirk G. J., Wissuwa M., Frei M., Zhao F.-J., Mason T. F., Weiss D. J. Evidence for the mechanisms of zinc uptake by rice using isotope fractionation. *Plant Cell Env.* 2010. Vol. 33, no. 3. P. 370–381. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02085.x

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

Avni R., Zhao R., Pearce S., Jun Y., Uauy C., Tabbita F., Fahima T., Slade A., Dubcovsky J., Distelfeld A. Functional characterization of *GPC-1* genes in hexaploid wheat. *Planta*. 2013. Vol. 239, no. 2. P. 313–324. doi: 10.1007/s00425-013-1977-y

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.

Brevis J. C., Dubcovsky J. Effects of the chromosome region including the *Gpc-B1* locus on wheat grain and protein yield. *Crop Sci.* 2010. Vol. 50. P. 93–104. doi: 10.2135/cropsci2009.02.0057

Cakmak I. Possible roles of zinc in protecting plant cells from damage by reactive oxygen species. *New Phytol.* 2000. Vol. 146. P. 185–205. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00630.x

Cakmak I., Braun H. J. Genotypic variation for zinc efficiency. *Application of physiology in wheat breeding*. Eds. M. P. Reynolds, J. I. Ortiz-Monasterio, A. McNab. Mexico: D.F. CIMMYT, 2001. P. 183–199.

Cantu D., Pearce S. P., Distelfeld A., Christiansen M. W., Uauy C., Akhunov E., Fahima T., Dubcovsky J. Effect of the down-regulation of the high *Grain Protein Content (GPC)* genes on the wheat transcriptome during monocarpic senescence. *BMC Genomics*. 2011. Vol. 12. Art. 492.

Chen W., Yang X., He Z., Feng Y., Hu F. 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. doi: 10.1111/j.1399-3054.2007.00992.x

Cherif J., Mediouni C., Ammar W. B., Jemal F. Interactions of zinc and cadmium toxicity in their effects on growth and in antioxidative systems in tomato plants (*Solanum lycopersicum*). *J. Env. Sci.* 2011. Vol. 23, no. 5. P. 837–844. doi: 10.1016/S1001-0742(10)60415-9

Distelfeld A., Cakmak I., Peleg Z., Ozturk L., Yazici A., Budak H., Saranga Y., Fahima T. Multiple QTL-effects of wheat *Gpc-B1* locus on grain protein and micronutrient concentrations. *Physiol. Plant.* 2007. Vol. 129. P. 635–643. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00841.x

Dubcovsky J., Dvorak J. Genome Plasticity a Key Factor in the Success of Polyploid Wheat Under Domestication. *Science*. 2007. Vol. 316. P. 1862–1866. doi: 10.1126/science.1143986



- Duval M., Hsieh T. F., Kim S. Y., Thomas T. L. Molecular characterization of AtNAM: a member of the Arabidopsis NAC domain superfamily. *Plant Mol. Biol.* 2002. Vol. 50, no. 2. P. 237–248. doi: 10.1023/a:1016028530943
- Ghanepour S., Shakiba M.-R., Toorchi M., Ous-tan S. Role of Zn nutrition in membrane stability, leaf hydration status, and growth of common bean grown under soil moisture stress. *J. Bio. Env. Sci.* 2015. Vol. 6, no. 4. P. 9–20.
- Graham R. D. Micronutrient deficiencies in crops and their global significance. *Micronutrient Deficiencies in Global Crop Production*. Ed. B. J. Alloway. N.Y.: Springer, 2008. P. 41–61.
- Graham R. D., Rengel Z. Genotypic variation in zinc uptake and utilization by plants. *Zinc in soil and plants*. Ed. A. D. Robson. Dordrecht: Kluwer Academic Publ., 1993. P. 107–114.
- Guo Y. F., Gan S. S. AtNAP, a NAC family transcription factor, has an important role in leaf senescence. *Plant J.* 2006. Vol. 46, no. 4. P. 601–612. doi: 10.1111/j.1365-313X.2006.02723.x
- Hacisalihoglu G., Kochian L. V. How do some plants tolerate low levels of soil zinc? Mechanisms of zinc efficiency in crop plants. *New Phytol.* 2003. Vol. 159, no. 2. P. 341–350. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00826.x
- Hafeez B., Khanif Y. M., Saleem M. Role of zinc in plant nutrition – a review. *Am. J. Exp. Agricul.* 2013. Vol. 3, no. 2. P. 374–391.
- 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. doi: 10.1016/j.pbi.2009.05.006
- Henriques F. S. Loss of blade photosynthetic area and of chloroplasts' photochemical capacity account for reduced CO<sub>2</sub> assimilation rates in zinc-deficient sugar beet leaves. *J. Plant Physiol.* 2001. Vol. 158. P. 915–919.
- Hossian 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. 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 CO<sub>2</sub> – controlled stomatal movements in guard cells. *Nature Cell Biol.* 2010. Vol. 12. P. 87–93. doi: 10.1038/ncb2009
- Hu X.-G., Wu B.-H., Liu D.-C., Wei Y.-M., Gao S.-B., Zhenga Y.-L. Variation and their relationship of NAM-G1 gene and grain protein content in *Triticum timopheevii* Zhuk. *J. Plant Physiol.* 2013. Vol. 170. P. 330–337. doi: 10.1016/j.jplph.2012.10.009
- Marschner H. Mineral nutrition of higher plants. London: Acad. Press, 1995. 889 p.
- Olsen A. N., Ernst H. A., Lo Leggio L., Skriver K. NAC transcription factors: structurally distinct, functionally diverse. *Trends in Plant Science.* 2005. Vol. 10, no. 2. P. 79–87. doi: 10.1016/j.tplants.2004.12.010
- Pokhylko S. Yu., Schwartau V. V., Mykhalska L. M., Dugan O. M., Morgun B. V. ICP-MS analysis of bread wheat carrying the GPC-B1 gene of *Triticum turgidum* ssp. *Dicoccoides*. *Biotechnologia Acta.* 2016. Vol. 9, no. 5. P. 64–69. doi: 10.15407/biotech9.05.064
- Rengel Z. Carbonic anhydrase activity in leaves of wheat genotypes differing in Zn efficiency. *Plant Physiol.* 1995. Vol. 147. P. 251–256. doi: 10.1016/s0176-1617(11)81513-0
- Sadeghzadeh B. A review of zinc nutrition and plant breeding. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 2013. Vol. 13, no. 4. P. 905–927. doi: 10.4067/S0718-95162013005000072
- Sasaki H., Hirose T., Watanabe Y., Ohsuki R. Carbonic anhydrase activity and CO<sub>2</sub>-transfer resistance in Zn-deficient rice leaves. *Plant Physiol.* 1998. Vol. 118. P. 929–934. doi: 10.1104/pp.118.3.929
- Sharma P. N., Tripathi A., Bisht S. S. Zinc requirement for stomatal opening in cauliflower. *Plant Physiol.* 1995. Vol. 107. P. 751–756. doi: 10.1104/pp.107.3.751
- Tavallali V., Rahemi M., Maftoun M., Panahi B., Karimi S., Ramezani A., Vaezpour M. Zinc influence and salt stress on photosynthesis, water relations, and carbonic anhydrase activity in pistachio. *Scientia Horticulturae.* 2009. Vol. 123. P. 272–279.
- Tsonev T., Lidon F. J. C. Zinc in plants – An overview. *Emir. J. Food Agric.* 2012. Vol. 24, no. 4. P. 322–333.
- Uauy C., Brevis J. C., Dubcovsky J. The high grain protein content gene Gpc-B1 accelerates senescence and has pleiotropic effects on protein content in wheat. *J. Exp. Bot.* 2006a. Vol. 57, no. 11. P. 2785–2794. doi: 10.1093/jxb/erl047
- Uauy C., Distelfeld A., Fahima T., Blechl A., Dubcovsky J. A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc and iron content in wheat. *Science.* 2006b. Vol. 314. P. 1298–1300. doi: 10.1126/science.1133649
- Vishwakarma M. K., Mishra V. K., Gupta P. K., Yadav P. S. Introgression of the high grain protein gene Gpc-B1 in a elite wheat variety of Indo-Gangetic Plains through marker assisted backcross breeding. *Cur. Plant Biol.* 2014. Vol. 1. P. 60–67. doi: 10.1016/j.cpb.2014.09.003
- 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. doi: 10.1007/s11099-005-0092-0
- Waters B. M., Uauy C., Dubcovsky J., Grusak M. A. Wheat (*Triticum aestivum*) NAM proteins regulate the translocation of iron, zinc, and nitrogen compounds from vegetative tissues to grain. *J. Exp. Bot.* 2009. Vol. 60, no. 15. P. 4263–4274. doi: 10.1093/jxb/erp257
- Wissuwa M., Ismail A. M., Yanagihara S. Effects of zinc deficiency on rice growth and genetic factors contributing to tolerance. *Plant Physiol.* 2006. Vol. 142. P. 731–741. doi: 10.1104/pp.106.085225
- Zhao K., Wu Y. Effects of Zn deficiency and bicarbonate on the growth and photosynthetic characteristics of four plant species. *PLoS ONE.* Vol. 12, no. 1. e0169812. doi: 10.1371/journal.pone.0169812

Received October 14, 2021

## **СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:**

### **Игнатенко Анна Анатольевна**

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: angelina911@ya.ru

### **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

### **Дубовец Надежда Ивановна**

главный научный сотрудник, чл-корр. НАН Беларуси, д. б. н.  
Государственное научное учреждение  
«Институт генетики и цитологии НАН Беларуси»  
ул. Академическая, 27, Минск, Республика Беларусь, 220072  
эл. почта: n.i.dubovets@igc.by

## **CONTRIBUTORS:**

### **Ignatenko, Anna**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: angelina911@ya.ru

### **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

### **Dubovets, Nadezhda**

Institute of Genetics and Cytology of the  
National Academy of Sciences of Belarus  
27 Akademicheskaya St., 220072 Minsk, Belarus  
e-mail: n.i.dubovets@igc.by