

УДК 581.1

СОДЕРЖАНИЕ МЕДИ В КОРНЯХ И ПОБЕГАХ КУЛЬТУРНЫХ ЗЛАКОВ ПРИ РАЗНЫХ СПОСОБАХ ОБРАБОТКИ САЛИЦИЛОВОЙ КИСЛОТОЙ

Н. М. Казнина*, А. А. Игнатенко, Ю. В. Батова

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*kaznina@krc.karelia.ru

Медь участвует в целом ряде метаболических реакций, обеспечивающих жизнедеятельность растений, поэтому ее дефицит приводит к нарушению основных физиологических процессов и снижению продуктивности. С целью улучшения обеспечения растений этим микроэлементом ведется поиск методов (способов), направленных на усиление поглощения меди корнями из почвы и активизацию ее транспорта в надземные органы. Использование для этих целей регуляторов роста, в том числе салициловой кислоты (СК), представляется весьма перспективным. В данной работе изучено влияние двух способов обработки СК (предпосевная обработка семян и опрыскивание растений) на содержание меди в корнях и побегах ячменя и пшеницы при их выращивании в оптимальных условиях минерального питания или при недостатке этого микроэлемента в корнеобитаемой среде. Содержание меди в органах растений и субстрате определяли ICP-MS методом с использованием масс-спектрометра с индуцированной плазмой. Для оценки интенсивности поступления меди в растения рассчитывали коэффициент биологического поглощения (КБП) элемента, об интенсивности транспорта ионов металла в побеги судили на основании коэффициента транслокации (КТ). В ходе исследования выявлено, что опрыскивание растений СК практически не влияет на количество меди в корнях и побегах изученных видов злаков. В отличие от этого предпосевная обработка семян СК способствовала увеличению содержания меди в органах растений, что обеспечивалось более интенсивным поглощением ее ионами корнями, а также снижением активности работы корневого барьера и усилением транслокации меди в побеги. Важно также отметить, что более отчетливо указанные эффекты проявлялись при дефиците меди в субстрате.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare*; *Triticum aestivum*; дефицит меди; салициловая кислота; коэффициент биологического поглощения; коэффициент накопления

Для цитирования: Казнина Н. М., Игнатенко А. А., Батова Ю. В. Содержание меди в корнях и побегах культурных злаков при разных способах обработки салициловой кислотой // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 7. С. 92–99. doi: 10.17076/eb1701

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-26-00168 (<https://rscf.ru/project/22-26-00168>).

N. M. Kaznina*, A. A. Ignatenko, Yu. V. Batova. COPPER CONTENT IN ROOTS AND SHOOTS OF CEREALS UNDER DIFFERENT TYPES OF SALICYLIC ACID TREATMENT

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *kaznina@krc.karelia.ru*

Copper is involved in a number of metabolic reactions that ensure the vital activity of plants; therefore, its deficiency leads to disruption of physiological processes and a decrease in productivity. To promote copper content in plants, a search for ways to enhance copper uptake by roots and transport to aboveground organs is underway. In these efforts, the use of growth regulators, including salicylic acid (SA), seems to be very promising. We studied the effect of two types of SA treatment (pre-sowing seed treatment and spraying of plants) on the copper content in the roots and shoots of barley and wheat under optimal mineral nutrition conditions or under a deficit of this micronutrient in the substrate. The copper content in plants and substrate was determined by the ICP-MS method using an induced-plasma mass spectrometer. The rate of copper influx to the plants was estimated by calculating the copper biological uptake coefficient; the metric of the rate of the metal ion transport to the shoots was the translocation coefficient. We found that spraying of plants with SA had practically no effect on the amount of copper in the roots and shoots of the cereals. In contrast, pre-sowing seed treatment with SA promoted copper content in the plants, which was due to a more intensive uptake of ions by roots, as well as to a decrease in the activity of the root barrier and an increase in copper translocation to shoots. Another important observation is that these effects were more pronounced when the substrate was copper-deficient.

Keywords: *Hordeum vulgare*; *Triticum aestivum*; copper deficiency; salicylic acid; biological uptake coefficient; translocation coefficient

For citation: Kaznina N. M., Ignatenko A. A., Batova Yu. V. Copper content in roots and shoots of cereals under different types of salicylic acid treatment. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022. No. 7. P. 92–99. doi: 10.17076/eb1701

Funding. The study was funded by Russian Science Foundation grant No. 22-26-00168 (<https://rscf.ru/project/22-26-00168>).

Введение

Медь – это микроэлемент, который играет важную роль в жизни растений. Она входит в состав целого ряда ферментов, в первую очередь – оксидоредуктаз, являющихся основными участниками реакций энергетического обмена [Rubino, Franz, 2012]. Значительна роль меди в метаболизме белков и углеводов, в фенольном обмене, в фиксации азота атмосферы. Кроме того, будучи элементом с несколькими степенями окисления, она занимает центральное положение в регулировании окислительно-восстановительных реакций [Хелдт, 2011]. Вследствие этого дефицит меди у растений приводит к многочисленным нарушениям их жизнедеятельности. В частности, у злаков тормозится рост и развитие, замедляются фотосинтетические процессы и дыхание, снижается устойчивость к другим стресс-факторам, что отрицательно сказывается на их продуктивности [Cohu, Pilon, 2007; Yruela, 2009]. Обычно для устранения дефицита меди у растений в почву вносится большое

количество медьсодержащих минеральных удобрений, в том числе сульфата меди или ее хелатных препаратов. Однако, как показали исследования, эффективность этих удобрений проявляется только в год применения, не сохраняясь в дальнейшем, и при высокой стоимости их использование в качестве основного источника меди становится экономически невыгодным [Karamanos et al., 1986].

Поскольку содержание микроэлементов в надземных органах растений во многом зависит от их поглощения корнями и транспорта в побеги [Kabata-Pendias, 2011], в настоящее время актуален поиск способов увеличения эффективности этих процессов у сельскохозяйственных культур, что особенно важно в условиях недостатка микроэлементов в почве. Одним из перспективных в этом отношении способов является использование регуляторов роста, которые, как известно, могут улучшить поступление элементов минерального питания в растения.

Салициловая кислота (СК) – полифункциональный регулятор роста фенольной природы. Она участвует в регуляции таких физиологиче-

ских процессов у растений, как рост, развитие, дыхание, фотосинтез и водный обмен [Pancheva et al., 1996; Shakirova et al., 2003]. Помимо этого СК влияет на поступление и транспорт элементов минерального питания по растению, например, за счет увеличения размеров корневой системы [Chen et al., 1993; Рахманкулова и др., 2006] или усиления активности межклеточного транспорта ионов [Krasavina, 2007]. Таким образом, можно предположить, что обработка растений СК будет способствовать лучшему поступлению меди в органы, однако экспериментальных данных, подтверждающих это, крайне мало. Задачей настоящего исследования явилось изучение влияния двух способов обработки СК на содержание меди в корнях и побегах растений ячменя и пшеницы, как наиболее важных злаковых культур, при их выращивании в оптимальных условиях минерального питания или при недостатке этого микроэлемента в корнеобитаемой среде.

Материалы и методы

Объектами исследований явились растения ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Нур и пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Злата. Семена до посева проращивали в течение суток на дистиллированной воде (вариант «без СК») (96 штук) или на растворе СК (48 штук) в концентрации 10 мкмоль/л (вариант «обработка семян СК») (Sigma-Aldrich, США) и затем высаживали в вегетационные сосуды с песчаным субстратом (по 12 штук на сосуд). Часть растений (48 проростков), выращенных из не обработанных кислотой семян, спустя 3 недели опрыскивали раствором СК в концентрации 100 мкмоль/л (вариант «опрыскивание растений СК»). Концентрацию СК и длительность обработки выбирали на основании предварительных экспериментов. Растения выращивали в вегетационных условиях в течение 30 суток. Полив осуществляли питательным раствором Хогланда – Арнона с оптимальной концентрацией меди (0,08 г/л – оптимальный уровень минерального питания) или питательным раствором, не содержащим соль металла (ниже предела определения – дефицит меди). Повторность в каждом варианте опыта двукратная.

После завершения опыта у растений отмывали корни, отделяли побеги от корней и высушивали при температуре 60 °С. Содержание меди в органах растений (n = 20) и в субстрате определяли ICP-MS методом с использованием масс-спектрометра с индуцированной плазмой (Thermo Fisher Scientific, Германия) по стандартной методике [Светов и др., 2015].

Погрешность измерений рассчитывали по формулам согласно [Методика..., 2002]. Исследуемые показатели согласно результатам теста Шапиро – Уилка распределены ненормально. Значимость различий между вариантами оценивали по критерию Манна – Уитни – Вилкоксона при $p < 0,05$ в пакете программ Statgraphics Centurion. На рисунках представлены средние значения и стандартные ошибки. Для оценки интенсивности поступления меди в растения рассчитывали коэффициент биологического поглощения (КБП), представляющий собой отношение содержания элемента в сухой биомассе корня к его содержанию в субстрате [Перельман, 1989]. Для оценки интенсивности перемещения ионов металла по растению использовали коэффициент транслокации (КТ), который равен отношению содержания элемента в побегах к его содержанию в корнях.

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

Результаты и обсуждение

Проведенное исследование показало, что в оптимальных условиях минерального питания предпосевная обработка семян СК приводила к увеличению (по сравнению с необработанными растениями) содержания меди в корнях ячменя и пшеницы, тогда как после опрыскивания растений СК подобного эффекта не наблюдалось (рис. 1). Повышения содержания меди в побегах не обнаружено ни при одном из изученных видов обработки СК.

При недостатке меди в корнеобитаемой среде ее содержание в органах растений во всех вариантах опыта оказалось ниже, чем в оптимальных условиях минерального питания (рис. 2). При этом положительный эффект обработки семян СК на содержание микроэлемента обнаружился как в подземных, так и в надземных органах. В частности, в корнях и побегах ячменя в этом варианте опыта содержание меди оказалось соответственно в 2 и 1,5 раза выше, чем у необработанных растений (рис. 2, а), а в побегах пшеницы – в 2 раза выше (рис. 2, б). При опрыскивании растений СК значимого увеличения содержания меди в органах обоих видов злаков не наблюдалось.

Известно, что на поступление меди в растения, помимо ее концентрации в почве, влияет целый ряд факторов, в том числе pH среды, концентрация других ионов, например, железа, температура и влажность почвы и др. [Hinsinger,

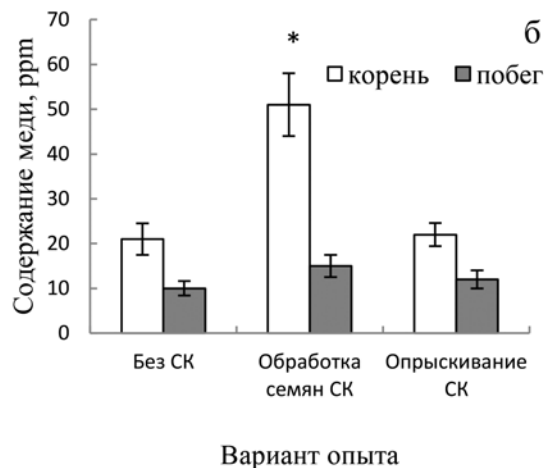
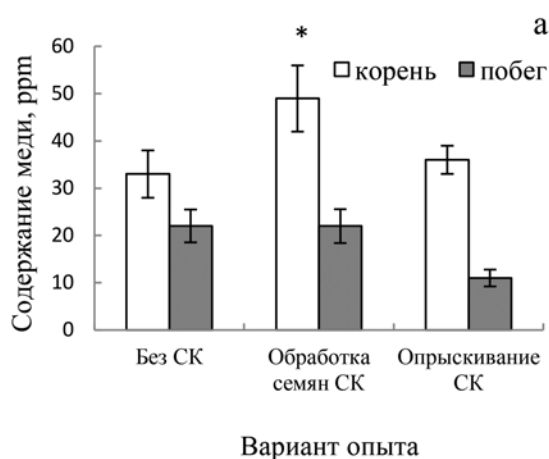


Рис. 1. Содержание меди в корнях и побегах ячменя (а) и пшеницы (б) при разных способах обработки салициловой кислотой (СК) при оптимальном уровне минерального питания. *Здесь и на рис. 2: различия достоверны при сравнении с не обработанными СК растениями $p < 0,05$

Fig. 1. Copper content in the roots and shoots of barley (a) and wheat (b) plants under different types of salicylic acid (SA) treatment at an optimal level of mineral nutrition. *Here and in Fig. 2: differences with the plants untreated with SA are significant at $p < 0.05$

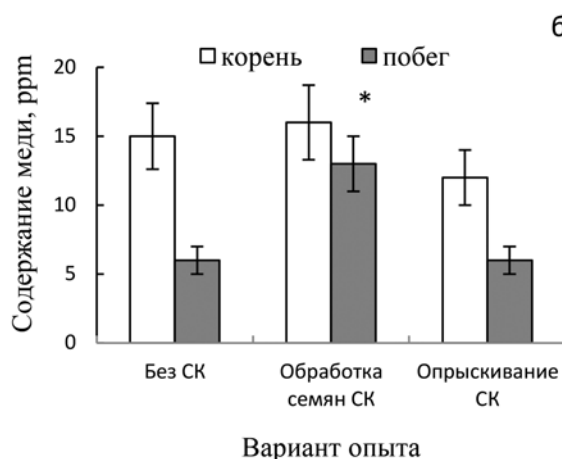
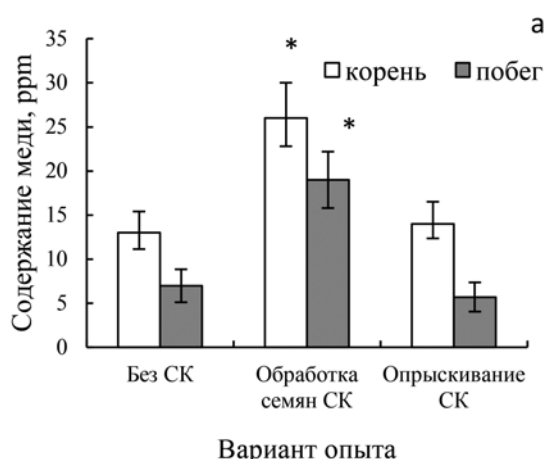


Рис. 2. Содержание меди в корнях и побегах ячменя (а) и пшеницы (б) при разных способах обработки салициловой кислотой (СК) в условиях ее дефицита в корнеобитаемой среде

Fig. 2. Copper content in the roots and shoots of barley (a) and wheat (b) with different types of salicylic acid treatment under conditions of its deficiency in the root environment

Courchesne, 2008]. Кроме того, современные исследования показали, что содержание меди в органах зависит от эффективности работы механизмов, обеспечивающих ее поглощение и транспорт по растению [Chaignon et al., 2002; Yruela, 2009]. В частности, у злаков важную роль в этом играют фитосидерофоры, выделяемые корнями в ризосферу и способствующие усвоению меди клетками корня [Röthheld, Marschner, 1991]. Помимо этого, у растений имеются белки-переносчики, транспортирующие медь через клеточные мембраны, в том числе из семейств COPT (copper transporter

protein), ZIP (zinc-iron-regulated transporter) или P_{1B} -АТФаз, от активности которых во многом зависит поступление меди в корни и ее дальнейший транспорт в надземные органы [Printz et al., 2016]. О влиянии СК на эти процессы в настоящее время известно крайне мало. Однако рядом авторов обнаружено, что СК участвует в регуляции поглощения элементов минерального питания в растении [Khan et al., 2010; Wang et al., 2011]. Кроме того, имеются данные о том, что некоторые фенолы, в том числе и СК, способны изменять свойства клеточных мембран и, как следствие, влиять на активность транс-

портеров и эффективность поглощения элементов минерального питания [Gordon et al., 2002; Krasavina, 2007].

Как правило, для оценки эффективности поглощения ионов металлов растением из почвы используют КБП [Перельман, 1989; Афанасьева, Аюшина, 2018]. Медь, как необходимый растению микроэлемент, обычно имеет значения КБП выше единицы и относится к элементам сильного накопления ($10 > \text{КБП} \geq 1$) [Авессаломов, 1987]. В наших исследованиях КБП меди во всех вариантах опыта также был > 1 (табл. 1).

При этом в оптимальных условиях минерального питания наибольшие значения КБП отмечались у растений, семена которых были обработаны СК. В частности, в этом варианте опыта КБП у ячменя и пшеницы выше, чем у необработанных растений, в 1,5 и 2,4 раза соответственно, что свидетельствует о повышении интенсивности поглощения меди корнями растений. При недостатке меди в корнеобитаемой среде КБП у обоих видов злаков снижался во всех вариантах опыта. Однако наиболее высокие его значения и в этих условиях отмечались в варианте опыта с предпосевной обработкой семян СК. Опрыскивание растений СК не давало подобного эффекта.

Как известно, корневая система у большинства видов растений является основным барьером на пути поступления меди в побег [Rehman et al., 2019]. Об эффективности функционирования этого барьера и активности транспорта ионов из корня в побег, как правило, судят на

основании коэффициента транслокации (КТ). При эффективно функционирующем корневом барьере КТ ниже 1, что свидетельствует о задержке ионов металла корнями. В условиях избытка металлов в корнеобитаемой среде это является важным адаптационным механизмом, обеспечивающим защиту надземных органов от отрицательного воздействия токсичных ионов. Результаты наших исследований показали, что у изученных видов злаков при оптимальном уровне минерального питания и при дефиците меди в субстрате КТ во всех вариантах опыта был ниже 1 (табл. 2).

Однако если в оптимальных условиях минерального питания значения этого коэффициента были выше в варианте без обработки СК, то при дефиците микроэлемента – в варианте с обработкой семян СК, что говорит об ослаблении в этих условиях эффективности корневого барьера и увеличении поступления ионов в побег.

Положительное воздействие обработки семян СК на содержание в органах растений элементов минерального питания ранее уже отмечалось, например, в отношении железа [Kang et al., 2003]. Механизм подобного эффекта СК в настоящее время не совсем ясен. Однако обнаружено, что при таком виде обработки СК возрастает уровень экспрессии ряда генов некоторых транскрипционных факторов (в частности, bHLH38 и bHLH39), участвующих в гомеостазе металла [Yuan et al., 2008]. Высказано также предположение, что действие СК

Таблица 1. Коэффициент биологического поглощения меди растениями ячменя и пшеницы при разных способах обработки салициловой кислотой (СК) и уровнях минерального питания

Table 1. Copper biological uptake coefficient by barley and wheat plants under different types of salicylic acid (SA) treatment and levels of mineral nutrition

Уровень минерального питания Mineral nutrition level	Вариант опыта Variant		
	без обработки СК without SA treatment	обработка семян СК SA seed treatment	опрыскивание растений СК spraying plants with SA
Ячмень / Barley			
Оптимальный Optimal	2,96	4,41	3,24
Дефицит меди Copper deficiency	1,16	2,32	1,25
Пшеница / Wheat			
Оптимальный Optimal	1,85	4,46	1,93
Дефицит меди Copper deficiency	1,27	1,39	1,05

Примечание. Содержание меди в субстрате при оптимальном уровне минерального питания $11,78 \pm 1,18$ ppm, при дефиците меди – в опыте с растениями ячменя и пшеницы $8,58 \pm 0,80$ и $8,52 \pm 0,81$ ppm соответственно.

Note. The copper content in the substrate at the optimal level of mineral nutrition is 11.78 ± 1.18 ppm, under copper deficiency – in the experiment with barley and wheat plants 8.58 ± 0.80 and 8.52 ± 0.81 ppm, respectively.

Таблица 2. Коэффициент транслокации меди у растений ячменя и пшеницы при разных способах обработки салициловой кислотой (СК) и уровнях минерального питания

Table 2. Copper translocation coefficient (TC) in barley and wheat plants under different types of salicylic acid (SA) treatment and levels of mineral nutrition

Уровень минерального питания Mineral nutrition level	Вариант опыта Variant		
	без обработки СК without SA treatment	обработка семян СК SA seed treatment	опрыскивание растений СК spraying plants with SA
Ячмень / Barley			
Оптимальный Optimal	0,58	0,45	0,30
Дефицит меди Copper deficiency	0,55	0,75	0,41
Пшеница / Wheat			
Оптимальный Optimal	0,46	0,30	0,43
Дефицит меди Copper deficiency	0,44	0,79	0,51

на поступление элементов минерального питания может находиться под контролем сложного взаимодействия сигнальных путей СК-ауксин-этилена [Shen et al., 2016].

Заключение

Проведенное исследование показало, что предпосевная обработка семян ячменя и пшеницы СК приводила к повышению содержания меди в корнях и побегах обоих видов злаков, и это наиболее отчетливо проявилось при дефиците указанного микроэлемента в корнеобитаемой среде. Этому способствует более интенсивное поглощение меди корнями растений, а также снижение активности работы корневого барьера и усиление транслокации ионов в побеги. Опрыскивание растений СК аналогичного эффекта не вызывало. Полученные результаты свидетельствуют об эффективности использования предпосевной обработки семян культурных злаков СК для повышения содержания меди в органах растений, причем не только в оптимальных условиях минерального питания, но и, что особенно важно, при ее недостатке в субстрате.

Литература

Авессаломов И. А. Геохимические показатели при изучении ландшафтов: Учебно-методическое пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. 108 с.

Афанасьева Л. В., Аюшина Т. А. Накопление и распределение микроэлементов в растениях *Arctostaphylos uva-ursi* // Химия растительного сырья. 2018. № 3. С. 123–128. doi: 10.14258/jcrpm.2018033718

Методика определения элементного состава почв, грунтов и донных отложений атомно-эмиссионным и масс-спектральными методами анализа / ИПТМ РАН. Черноголовка, 2002. 34 с.

Перельман А. И. Геохимия: Учеб. для геол. спец. вузов. 2-е изд. М.: Высшая школа, 1989. 528 с.

Рахманкулова З. Ф., Рахматуллина С. Р., Федяев В. В. Влияние салициловой кислоты на про/антиоксидантный статус и энергетический баланс проростков пшеницы // Вестник Башкирского университета. 2006. № 4. С. 41–43.

Светов С. А., Степанова А. В., Чаженгина С. Ю., Светова Е. Н., Рыбникова З. П., Михайлова А. И., Парамонов А. С., Утицына В. Л., Эхова М. В., Колодей В. С. Прецизионный (ICP-MS, LA-ICP-MS) анализ состава горных пород и минералов: методика и оценка точности результатов на примере раннедокембрийских мафитовых комплексов // Труды Карельского научного центра РАН. 2015. № 7. С. 54–73. doi: 10.17076/geo140

Хелдт Г.-В. Биохимия растений. М.: БИНОМ, Лаборатория знаний, 2011. 471 с.

Chaignon V., Di Malta D., Hinsinger P. Fe-deficiency increases Cu acquisition by wheat cropped in a Cu-contaminated vineyard soil // New Phytol. 2002. Vol. 154. P. 121–130. doi: 10.1046/j.1469-8137.2002.00349.x

Chen Z., Ricigliano J. W., Klessig D. F. Purification and characterization of a soluble salicylic acid – binding-protein from tobacco // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1993. Vol. 90. P. 9533–9537. doi: 10.1073/pnas.90.20.9533

Cohu C. M., Pilon M. Regulation of superoxide dismutase expression by copper availability // Physiol. Plant. 2007. Vol. 129. P. 747–755. doi: 10.1111/j.1399-3054.2007.00879.x

Gordon L. Kh., Minibayeva F. V., Ogorodnikova T. I., Rachmatullina D. F., Tzentzevitzky A. N., Kolesnikov O. P., Maksyutin D. A., Valitova J. N. Salicylic acid induces dissipation of the proton gradient on the plant cell plasma membrane // Dokl. Biol. Sci. 2002. Vol. 387. P. 581–583. doi: 10.1023/a:1021714229883

Hinsinger P., Courchesne F. Mobility and bioavailability of heavy metals and metalloids at soil-root interface // *Biophysico-chemical processes of heavy metals and metalloids in soil environments* / Eds. A. Violante, P. M. Huang, G. M. Gadd. Wiley-IUPAC Series Biophysico-Chemical Processes in Environmental Systems: Chichester, UK, 2008. Vol. 1. doi: 10.2136/sssabookser4.2ed.c9

Shakirova F. M., Sakhabutdinova A. R., Bezrukova M. V., Fatkhutdinova R. A., Fatkhutdinova D. R. Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity // *Plant Science*. 2003. Vol. 164. P.317–322. doi: 10.1016/S0168-9452(02)00415-6

Kabata-Pendias A. Trace elements in soil and plants. 4th Ed. Boca Raton, 2011. 520 p.

Kang H. G., Foley R. C., Onate-Sanchez L., Lin C., Singh K. B. Target genes for OBP3, a DOF transcription factor, include novel basic helix-loop-helix domain proteins inducible by salicylic acid // *The Plant Journal*. 2003. Vol. 35. P. 362–372. doi: 10.1046/j.1365-313x.2003.01812.x

Karamanos R. E., Kruger G. A., Steward J. W. B. Copper deficiency in cereal and oil seed crops in Northern Canadian prairie soils // *Agronomy J*. 1986. Vol. 78, no. 2. P. 317–323. doi: 10.2134/agronj1986.00021962007800020021x

Khan N. A., Syeed S., Masood A., Nazar R., Iqbal N. Application of salicylic acid increases contents of nutrients and antioxidative metabolism in mung bean and alleviates adverse effects of salinity stress // *Inter. J. Plant Biol*. 2010. Vol. 1. P. 1–8. doi: 10.4081/pb.2010.e1

Krasavina M. Effect of salicylic acid on solute transport in plants // *Salicylic Acid: A Plant Hormone* / Eds. S. Hayat, A. Ahmad. Springer, 2007. P. 25–68. doi: 10.1007/1-4020-5184-0_3

Pancheva T. V., Popova L. P., Uzunova A. N. Effects of salicylic acid on growth and photosynthesis in barley plants // *J. Plant Physiol*. 1996. Vol. 149. P. 57–63.

Printz B., Lutts S., Hausman J. -F., Sergeant K. Copper trafficking in plants and its implication on cell wall dynamics // *Front. Plant Sci*. 2016. Vol. 7. Art. 601. doi: 10.3389/fpls.2016.00601

Rehman M., Liu L., Wang Q., Saleem M. H., Bashir S., Ullah S., Peng D. Copper environmental toxicology, recent advances, and future outlook: a review // *Environ. Sci. Poll. Res*. 2019. Vol. 26. P. 18003–18016. doi: 10.1007/s11356-019-05073-6

Römheld V., Marschner H. Function of micronutrients in plants // *Micronutrients in Agriculture* / Eds. J. J. Mortvedt. 2nd Ed. Soil Science Society of America. Books Series No. 4. 1991. doi: 10.2136/SSSABOOKSER4.2ED.C9

Rubino J. T., Franz K. J. Coordination chemistry of copper proteins: How nature handles a toxic cargo for essential function // *J. Inorg. Biochem*. 2012. Vol. 107. P. 129–143. doi: 10.1016/j.jinorgbio.2011.11.024

Shen C., Yang Y., Liu K., Zhang L., Guo H., Sun T., Wang H. Involvement of endogenous salicylic acid in iron-deficiency responses in Arabidopsis // *J. Exp. Bot*. 2016. Vol. 67, no. 14. P. 4179–4193. doi: 10.1093/jxb/erw196

Yuan Y. Wu. H., Wang N., Li J., Zhao W., Du J., Wang D., Ling H. Q. FIT interacts with AtbHLH38 and AtbHLH39 in regulating iron uptake gene expression for

iron homeostasis in Arabidopsis // *Cell Research*. 2008. Vol. 18. P. 385–397. doi: 10.1038/cr.2008.26

Yruela I. Copper in plants: acquisition, transport and interactions // *Funct. Plant Biol*. 2009. Vol. 36. P. 409–430. doi: 10.1071/FP08288

Wang C., Zhang S., Wang P., Hou J., Qian J., Ao Y., Lu J., Li L. Salicylic acid involved in the regulation of nutrient elements uptake and oxidative stress in *Vallisneria natans* (Lour.) Hara under Pb stress // *Chemosphere*. 2011. Vol. 84. P. 136–142. doi: 10.1016/j.chemosphere.2011.02.026

References

Afanas'eva L. V., Ayushina T. A. Accumulation and distribution of trace elements in *Arctostaphylos uva-ursi* plants. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya = Chemistry of Plant Raw Materials*. 2018;3: 123–128. doi: 10.14258/jcpm.2018033718 (In Russ.)

Avessalomov I. A. Geochemical indicators in the study of landscapes. Moscow: Izd-vo Mosk. univ.; 1987. 108 p. (In Russ.)

Chaignon V., Di Malta D., Hinsinger P. Fe-deficiency increases Cu acquisition by wheat cropped in a Cu-contaminated vineyard soil. *New Phytol*. 2002;154:121–130. doi: 10.1046/j.1469-8137.2002.00349.x

Chen Z., Ricigliano J. W., Klessig D. F. Purification and characterization of a soluble salicylic acid – binding protein from tobacco. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1993;90:9533–9537.

Cohu C. M., Pilon M. Regulation of superoxide dismutase expression by copper availability. *Physiol. Plant*. 2007;129:747–755.

Gordon L. Kh., Minibayeva F. V., Ogorodnikova T. I., Rachmatullina D. F., Tzentzevitzky A. N., Kolesnikov O. P., Maksyutin D. A., Valitova J. N. Salicylic acid induces dissipation of the proton gradient on the plant cell plasma membrane. *Dokl. Biol. Sci*. 2002;387:581–583.

Hinsinger P., Courchesne F. Mobility and bioavailability of heavy metals and metalloids at soil-root interface. *Biophysico-chemical processes of heavy metals and metalloids in soil environments*. Wiley-IUPAC Series Biophysico-Chemical Processes in Environmental Systems. Vol. 1. Chichester, UK; 2008. doi: 10.2136/sssabookser4.2ed.c9

Kabata-Pendias A. Trace elements in soil and plants. 4th Ed. Boca Raton; 2011. 534 p.

Kang H. G., Foley R. C., Onate-Sanchez L., Lin C., Singh K. B. Target genes for OBP3, a DOF transcription factor, include novel basic helix-loop-helix domain proteins inducible by salicylic acid. *The Plant Journal*. 2003;35:362–372. doi: 10.1046/j.1365-313x.2003.01812.x

Karamanos R. E., Kruger G. A., Steward J. W. B. Copper deficiency in cereal and oil seed crops in Northern Canadian prairie soils. *Agronomy J*. 1986;78(2):317–323. doi: 10.2134/agronj1986.00021962007800020021x

Khan N. A., Syeed S., Masood A., Nazar R., Iqbal N. Application of salicylic acid increases contents of nutrients and antioxidative metabolism in mung bean and alleviates adverse effects of salinity stress. *Inter. J. Plant Biol*. 2010;1:1–8. doi: 10.4081/pb.2010.e1

Kheldt G.-V. Plant biochemistry. Moscow: BINOM, Laboratoriya znanii; 2011. 471 p. (In Russ.)

Krasavina M. Effect of salicylic acid on solute transport in plants. *Salicylic Acid: A Plant Hormone*. Springer; 2007:25–68. doi: 10.1007/1-4020-5184-0_3

Methods for determining the elemental composition of soils, ground and bottom sediments by atomic emission and mass spectral methods of analysis. Chernogolovka; 2002. 34 p. (In Russ.)

Pancheva T. V., Popova L. P., Uzunova A. N. Effects of salicylic acid on growth and photosynthesis in barley plants. *J. Plant Physiol.* 1996;149:57–63.

Perel'man A. I. *Geochemistry: A textbook for geology students*. 2nd ed. Moscow: Vysshaya shkola; 1989. 528 p. (In Russ.)

Printz B., Lutts S., Hausman J.-F., Sergeant K. Copper trafficking in plants and its implication on cell wall dynamics. *Front. Plant Sci.* 2016;7:601. doi: 10.3389/fpls.2016.00601

Rakhmankulova Z. F., Rakhmatullina S. R., Fedyaev V. V. The effect of salicylic acid on the pro/antioxidant status and energy balance of wheat germs. *Vestnik Bashkirskogo universiteta = Bulletin of Bashkir University*. 2006;4:41–43. (In Russ.)

Rehman M., Liu L., Wang Q., Saleem M. H., Bashir S., Ullah S., Peng D. Copper environmental toxicology, recent advances, and future outlook: a review. *Environ. Sci. Poll. Res.* 2019;26:18003–18016.

Römheld V., Marschner H. Function of micronutrients in plants. *Micronutrients in Agriculture*. 2nd ed. Soil Science Society of America. Books Series No. 4. 1991.

Rubino J. T., Franz K. J. Coordination chemistry of copper proteins: How nature handles a toxic cargo for essential function. *J. Inorg. Biochem.* 2012;107:129–143.

Shakirova F. M., Sakhabutdinova A. R., Bezrukova M. V., Fatkhutdinova R. A., Fatkhutdinova D. R. Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity. *Plant Science*. 2003;164:317–322.

Shen C., Yang Y., Liu K., Zhang L., Guo H., Sun T., Wang H. Involvement of endogenous salicylic acid in iron-deficiency responses in Arabidopsis. *J. Exp. Bot.* 2016;67(14):4179–4193. doi: 10.1093/jxb/erw196

Svetov S. A., Stepanova A. V., Chazhengina S. Yu., Svetova E. N., Rybnikova Z. P., Mikhailova A. I., Paramonov A. S., Utitsyna V. L., Ekhova M. V., Kolodei V. S. Precision geochemical (ICP-MS, LA-ICP-MS) analysis of rock and mineral composition: The method and accuracy estimation in the case study of Early Precambrian mafic complexes. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2015;7:54–73. doi: 10.17076/geo140 (In Russ.)

Wang C., Zhang S., Wang P., Hou J., Qian J., Ao Y., Lu J., Li L. Salicylic acid involved in the regulation of nutrient elements uptake and oxidative stress in *Vallisneria natans* (Lour.) Hara under Pb stress. *Chemosphere*. 2011;84:136–142. doi: 10.1016/j.chemosphere.2011.02.026

Yruela I. Copper in plants: acquisition, transport and interactions. *Funct. Plant Biol.* 2009;36:409–430.

Yuan Y., Wu H., Wang N., Li J., Zhao W., Du J., Wang D., Ling H. Q. FIT interacts with AtbHLH38 and AtbHLH39 in regulating iron uptake gene expression for iron homeostasis in Arabidopsis. *Cell Research*. 2008;18:385–397. doi: 10.1038/cr.2008.26

Поступила в редакцию / received: 09.09.2021; принята к публикации / accepted: 26.09.2022.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Казнина Наталья Мстиславовна

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: kaznina@krc.karelia.ru

Игнатенко Анна Анатольевна

канд. биол. наук, научный сотрудник

e-mail: angelina911@ya.ru

Батова Юлия Валерьевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: batova@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Kaznina, Natal'ya

Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher

Ignatenko, Anna

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

Batova, Yulia

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher