

4.1.3. АГРОХИМИЯ, АГРОПОЧВОВЕДЕНИЕ, ЗАЩИТА И КАРАНТИН РАСТЕНИЙ  
(БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ)

Научная статья

УДК 581.1

DOI: 10.53914/issn2071-2243\_2023\_4\_56

EDN: AOCNWI

**Влияние повышенных концентраций цинка в корнеобитаемой  
среде на фотосинтез и водный обмен горчицы белой**

Екатерина Станиславовна Холопцева<sup>1✉</sup>, Наталья Мстиславовна Казнина<sup>2</sup>

<sup>1,2</sup> Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук»,  
Институт биологии, Петрозаводск, Россия

<sup>1</sup> holoptseva@krc.karelia.ru<sup>✉</sup>

**Аннотация.** Цинк, являясь микроэлементом, в небольших концентрациях необходим для метаболизма растений. Однако при его высоком содержании в почве наблюдаются значительные нарушения их жизнедеятельности. Учитывая, что одним из перспективных видов для выращивания на почвах с повышенным содержанием цинка является горчица белая, в вегетационном эксперименте изучали влияние повышенных концентраций цинка в корнеобитаемой среде на фотосинтез и водный обмен выбранного в качестве объекта исследований однолетнего травянистого растения *Sinapis alba* L. сорт Бельгия. Цинк в форме его сернокислой соли вносили однократно при закладке опыта в концентрациях (по элементу) 5 (контроль), 15, 30 и 45 мг на кг субстрата. Перед высевом семена замачивали в дистиллированной воде на сутки. Полив осуществляли питательным раствором Хогланда-Арнона. Измерения проводили на семядольных и первых настоящих листьях. Проведенные исследования не выявили отрицательного воздействия цинка в изученных концентрациях на скорость фотосинтеза у растений горчицы, чему во многом способствовало поддержание высокого уровня хлорофиллов и каротиноидов, а также устойчивость фотосистемы II к данному стрессовому воздействию. В отличие от фотосинтеза, показатели водного обмена – устьичная проводимость и транспирация – в присутствии цинка в изученных концентрациях снижались, что, вероятнее всего, было результатом частичного закрытия устьичной щели. Вместе с тем замедление транспирации способствовало поддержанию необходимой обеспеченности растений водой, что позволило им в этих условиях не снижать оводненности тканей корня и побега. Необходимый уровень фотосинтетических процессов и эффективное использование воды позволило растениям, испытывающим воздействие цинка, сформировать сухую надземную биомассу не ниже, чем у контрольных растений. На основании исследования физиологических показателей растений сделан вывод об устойчивости *S. alba* сорта Бельгия к повышенным концентрациям цинка в корнеобитаемой среде.

**Ключевые слова:** горчица белая (*Sinapis alba* L.), цинк, фотосинтез, водный обмен, сухая биомасса

**Финансирование:** финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ФИЦ «Карельский научный центр Российской академии наук» (№ FMEN-2022-0004).

**Для цитирования:** Холопцева Е.С., Казнина Н.М. Влияние повышенных концентраций цинка в корнеобитаемой среде на фотосинтез и водный обмен горчицы белой // Вестник Воронежского государственного аграрного университета. 2023. Т. 16, № 4(79). С. 56–66. [https://doi.org/10.53914/issn2071-2243\\_2023\\_4\\_56](https://doi.org/10.53914/issn2071-2243_2023_4_56)–66.

4.1.3. AGRICULTURAL CHEMISTRY, AGRONOMIC SOIL SCIENCE,  
PROTECTION AND QUARANTINE OF PLANTS (BIOLOGICAL SCIENCES)

Original article

**Effect of elevated zinc concentrations in the root-inhabited  
environment on photosynthesis and water  
metabolism in white mustard**

Ekatereina S. Kholoptseva<sup>1✉</sup>, Natalya M. Kaznina<sup>2</sup>

<sup>1,2</sup> Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biology,  
Petrozavodsk, Russia

<sup>1</sup> holoptseva@krc.karelia.ru<sup>✉</sup>

**Abstract.** Being a microelement, zinc is essential for the metabolism of plants in small concentrations. However, its high concentration in the soil causes significant disruption of their vital activities. One of the promising plant species for cultivation on soils with high zinc content is white mustard. Therefore, the authors have studied the effect of elevated zinc concentrations on photosynthesis and water metabolism of white mustard (*Sinapis alba* L.) of the Belgium variety in vegetative conditions. Zinc in its sulphate form was applied once at trial establishment in

the concentrations of 5 (control); 15; 30; and 45 mg of the element per 1 kg of substrate. Prior to sowing the seeds were soaked in distilled water for 24 hours. The Hoagland-Arnon nutrient solution was used for irrigation. The measurements were taken on the cotyledonary and first true leaves. The conducted studies revealed no negative effect of zinc in the studied concentrations on the rate of photosynthesis in mustard plants, which was largely due to the maintenance of a high level of chlorophylls and carotenoids, as well as the resistance of photosystem II to this stress effect. Unlike photosynthesis, the parameters of water metabolism, such as stomatal conductance and transpiration rate were decreased in the presence of zinc in the studied concentrations, which most likely resulted from partial closure of the stomatal gap. At the same time, the decreased transpiration rate contributed to the maintenance of necessary water supply in plants, which allowed them not decreasing the water content in shoots and root tissue. The necessary photosynthesis rate and efficient use of water allowed the plants exposed to zinc to form a dry aboveground biomass, which was not lower compared to control plants. Based on the study of physiological parameters of plants, a conclusion was made about the resistance of *S. alba* of the Belgium variety to increased concentrations of zinc in the root-inhabited environment.

**Key words:** white mustard (*Sinapis alba* L.), zinc, photosynthesis, water metabolism, dry biomass

**Funding:** the research was carried due to Federal Funding within the state assignment of Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (No. FMEN-2022-0004).

**For citation:** Kholoptseva E.S., Kaznina N.M. Effect of elevated zinc concentrations in the root-inhabited environment on photosynthesis and water metabolism in white mustard. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta = Vestnik of Voronezh State Agrarian University*. 2023;16(4):56-66. (In Russ.). [https://doi.org/10.53914/issn2071-2243\\_2023\\_4\\_56-66](https://doi.org/10.53914/issn2071-2243_2023_4_56-66).

## Введение

Серьезной экологической проблемой в настоящее время является загрязнение почвы тяжелыми металлами, в том числе на территориях, отводимых под сельскохозяйственные культуры. При этом наибольшее распространение имеет цинковое загрязнение, что во многом связано с бесконтрольным внесением цинксодержащих удобрений и средств защиты от вредителей и болезней [3]. Например, в Беларуси почти 180 тыс. га пашни загрязнено цинком [7], в России – 326 тыс. га [6].

Как известно, цинк является микроэлементом и в небольших концентрациях необходим для метаболизма растений [10]. Однако при высоком содержании этого элемента в почве наблюдаются значительные нарушения их жизнедеятельности. В частности, у растений замедляется рост и развитие, ингибируются процессы фотосинтеза и дыхания, нарушается водный обмен, что приводит к снижению их продуктивности [11, 12, 14]. Помимо отрицательного влияния избытка цинка на сами растения, повышение его содержания в органах может представлять серьезную опасность здоровью человека и животных. Вследствие этого важным вопросом с точки зрения получения безопасной сельскохозяйственной продукции является выбор видов растений, с одной стороны, устойчивых к высоким концентрациям этого металла, а с другой – накапливающих цинк в корнях, создавая барьер для его поступления в надземные органы.

Одним из перспективных видов для выращивания на почвах с повышенным содержанием цинка является горчица белая (*Sinapis alba* L.). Известно, что данный вид способен произрастать на почвах с довольно высокими концентрациями этого металла. В частности, есть данные о росте горчицы при концентрации цинка в почве 400 мг/кг сухого веса [20] и даже 1000 мг/кг [15]. При этом растения способны накапливать цинк преимущественно в корнях, где ионы металла связываются в цитоплазме клеток различными хелаторами и/или транспортируются в вакуоль и таким образом инактивируются. В результате в надземные органы поступает небольшое количество цинка, что позволяет в условиях его избытка в почвах получать кормовое и пищевое сырье с относительно низким содержанием этого металла [8, 15, 16, 20].

Необходимо отметить, что на сегодняшний день имеется довольно много данных о содержании цинка в органах растений горчицы белой. Вместе с тем об устойчивости этого вида к избытку цинка в корнеобитаемой среде известно крайне мало, особенно на уровне физиологических процессов. Вследствие этого задачей настоящего исследования было изучение влияния повышенных концентраций цинка в корнеобитаемой среде на некоторые показатели фотосинтетической активности и водного обмена горчицы белой.

### Материалы и методы

Растения горчицы белой (*Sinapis alba* L.) сорта Бельгия выращивали в условиях вегетационного опыта на песчаном субстрате в сосудах объемом 1 л.

Цинк в форме его сернокислой соли вносили однократно при закладке опыта в концентрациях (по элементу) 5 (контроль), 15, 30 и 45 мг на кг субстрата. Перед высевом семена замачивали в дистиллированной воде на сутки.

Семена предоставлены отделом генетических ресурсов масличных и прядильных культур ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова».

Плотность посева – 10 растений на сосуд. Полив осуществляли питательным раствором Хогланда-Арнона.

Спустя 18 дней (фаза 3–4-го настоящего листа) оценивали влияние избытка цинка на следующие показатели:

- фотосинтетическую активность (скорость нетто-фотосинтеза, устьичная проводимость, содержание фотосинтетических пигментов, квантовая эффективность ФС II);
- водный режим растений (интенсивность транспирации, эффективность использования воды (WUE – water use efficiency), оводненность тканей корня и побега).

Эффективность использования воды (WUE) рассчитывали как отношение скорости видимого фотосинтеза к транспирации [9].

Все показатели определяли на семядольных и первых настоящих листьях, закончивших свой рост.

Интенсивность нетто-фотосинтеза, транспирации и устьичную проводимость анализировали с помощью установки для исследования CO<sub>2</sub> – газообмена и водяных паров HCM-1000 (Walz, Германия).

Содержание пигментов определяли на спектрофотометре (СФ 2000, Россия), экстрагируя 96% этанолом [1].

Максимальный квантовый выход фотохимической активности ФС II ( $F_v/F_m$ ) измеряли с помощью флуориметра MINI-PAM (Walz, Германия) на адаптированных к темноте листьях.

Сухую биомассу определяли в подземных и надземных органах растений после высушивания при 105 °С до постоянного сухого веса.

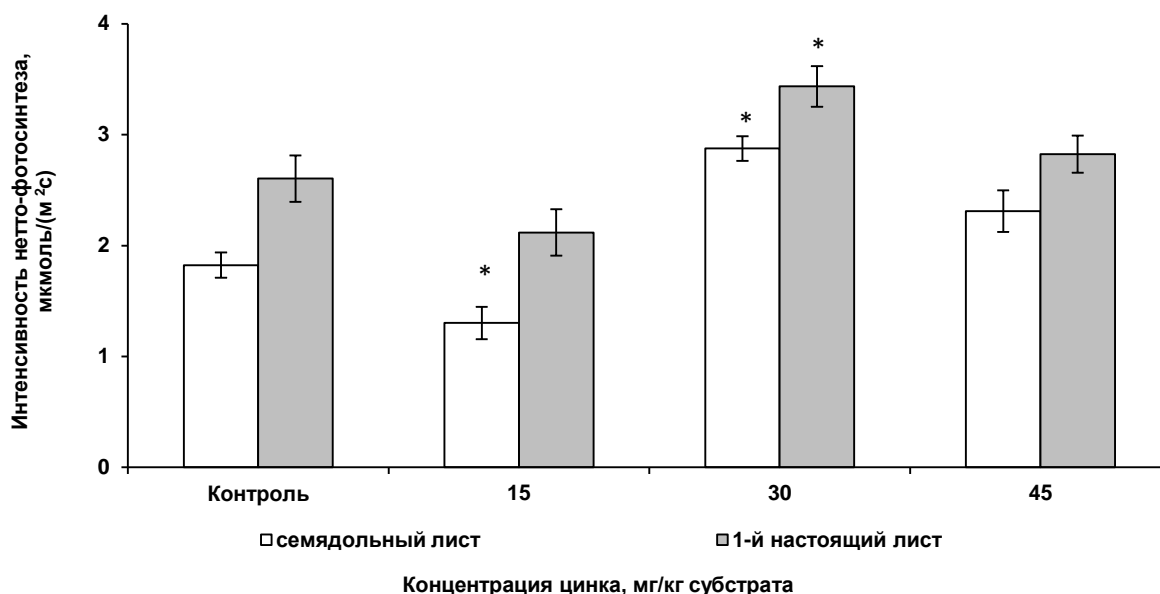
Биологическая повторность в пределах каждого варианта опыта составляла от 3 до 10 растений в зависимости от показателя, аналитическая повторность – 3–4-х кратная.

При обсуждении принимались во внимание величины, статистически значимо различающиеся по критерию Стьюдента при  $p < 0,05$ .

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

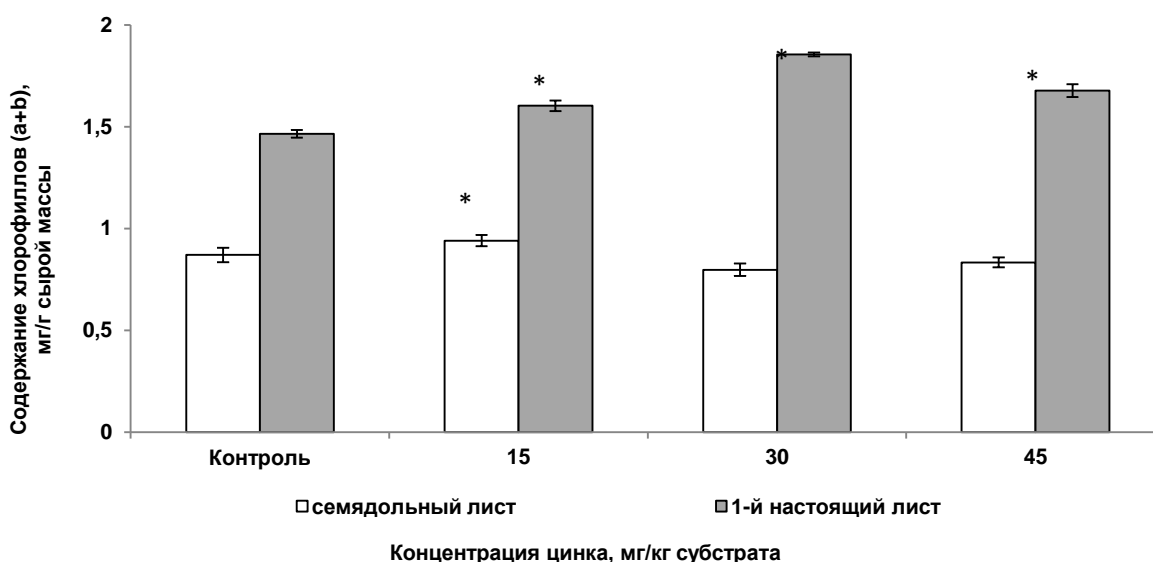
### Результаты и их обсуждение

Результаты исследования показали, что цинк в зависимости от концентрации оказывает разнонаправленное воздействие на изучаемые показатели фотосинтетической активности растений горчицы. В частности, при концентрации цинка 15 мг/кг субстрата интенсивность нетто-фотосинтеза в семядольных листьях несколько снижалась (на 29% от контроля), тогда как в первом настоящем листе скорость этого процесса достоверно не отличалась от контрольного варианта. Цинк в концентрации 30 мг/кг субстрата, наоборот, приводил к повышению скорости фотосинтеза как в семядольных, так и в настоящих листьях (соответственно на 58 и 32% по сравнению с контролем), тогда как в концентрации 45 мг/кг значимых изменений изученного параметра не наблюдалось (рис. 1).



**Рис. 1. Интенсивность нетто-фотосинтеза семядольных и первых настоящих листьев растений горчицы белой сорта Бельгия в условиях повышенного содержания цинка в субстрате. Здесь и далее на рис. 2–5: контроль – концентрация цинка 5 мг/кг субстрата, \* – различия с контролем достоверны при  $p < 0,05$**

Известно, что на скорость фотосинтетических процессов влияет содержание в клетках мезофилла фотосинтетических пигментов. Результаты проведенного исследования показали, что при всех изученных концентрациях цинка содержание хлорофиллов в семядольных листьях несколько возрастало лишь при использовании цинка в концентрации 15 мг/кг субстрата, тогда как в настоящих листьях оно было выше, чем в контроле при всех изученных концентрациях (рис. 2).



**Рис. 2. Содержание хлорофиллов (a + b) в семядольных и в первых настоящих листьях горчицы белой сорта Бельгия в условиях повышенного содержания цинка в субстрате**

Изменения в содержании каротиноидов были выражены в меньшей степени, чем хлорофиллов (рис. 3). Тем не менее в присутствии цинка в наименьшей концентрации количество желтых пигментов в семядольных и в настоящих листьях несколько увеличивалось (соответственно на 15 и 7% по сравнению с контролем), а при наибольшей концентрации – снижалось.

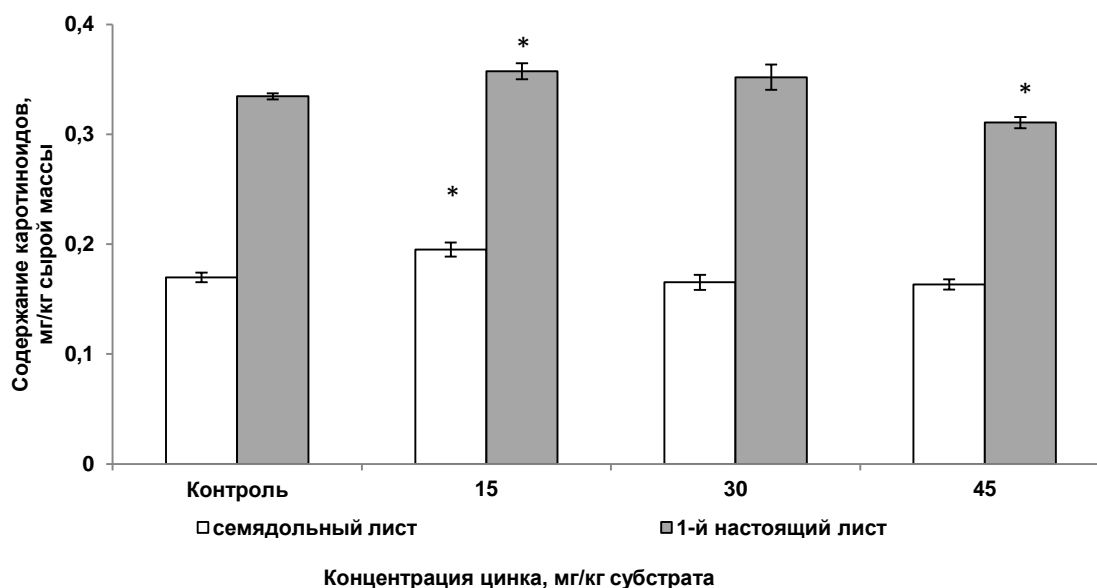


Рис. 3. Содержание каротиноидов в семядольных и в первых настоящих листьях горчицы белой сорта Бельгия в условиях повышенного содержания цинка в субстрате

На скорость фотосинтеза влияют также процессы, происходящие во время световой фазы фотосинтеза, в том числе процессы поглощения, миграции и преобразования энергии в реакционных центрах. Нами было изучено влияние повышенных концентраций цинка на величину параметра  $F_v/F_m$ , отражающего максимальный квантовый выход флуоресценции хлорофилла, который тесно коррелирует с квантовым выходом нетто-фотосинтеза интактных листьев. Для здоровых листьев он обычно равняется величине в пределах от 0,75 до 0,84 [13].

В наших опытах значение показателя  $F_v/F_m$  при воздействии цинка в повышенных концентрациях несколько возрастало в семядольных (при концентрации 30 мкг/кг субстрата) и настоящих (при концентрациях 15 и 45 мг/кг субстрата) листьях (табл. 1). Однако в целом во всех вариантах опыта значения этого показателя не выходили за пределы значений, характерных для здоровых листьев.

Таблица 1. Максимальный квантовый выход флуоресценции хлорофилла в фотосистеме II ( $F_v/F_m$ ) в семядольных и в первых настоящих листьях горчицы белой сорта Бельгия в условиях повышенного содержания цинка в субстрате

Лист	Концентрация цинка, мг/кг субстрата			
	5 (контроль)	15	30	45
Семядольный	0,814 ± 0,008	0,824 ± 0,009	0,830 ± 0,003*	0,829 ± 0,005
1-й настоящий	0,809 ± 0,007	0,828 ± 0,004*	0,822 ± 0,019	0,837 ± 0,003*

Примечание: здесь и далее в таблице 2 \* – различия с контролем достоверны при  $p < 0,05$ .

Поддержание необходимого уровня фотосинтеза у растений во многом обеспечивается состоянием устьичного аппарата, в частности степенью открытия устьиц и устьичной проводимостью. В наших исследованиях в опытном варианте с использованием наименьшей из изученных концентраций цинка в семядольных листьях горчицы устьичная проводимость оказалась на 52% ниже, чем в контрольном, тогда как в первом настоящем листе – достоверно не отличалась от контроля (рис. 4). Дальнейшее повышение концентрации металла приводило к снижению этого показателя как в семядольных, так и в настоящих листьях, что наиболее явно проявилось при использовании цинка в наибольшей концентрации.

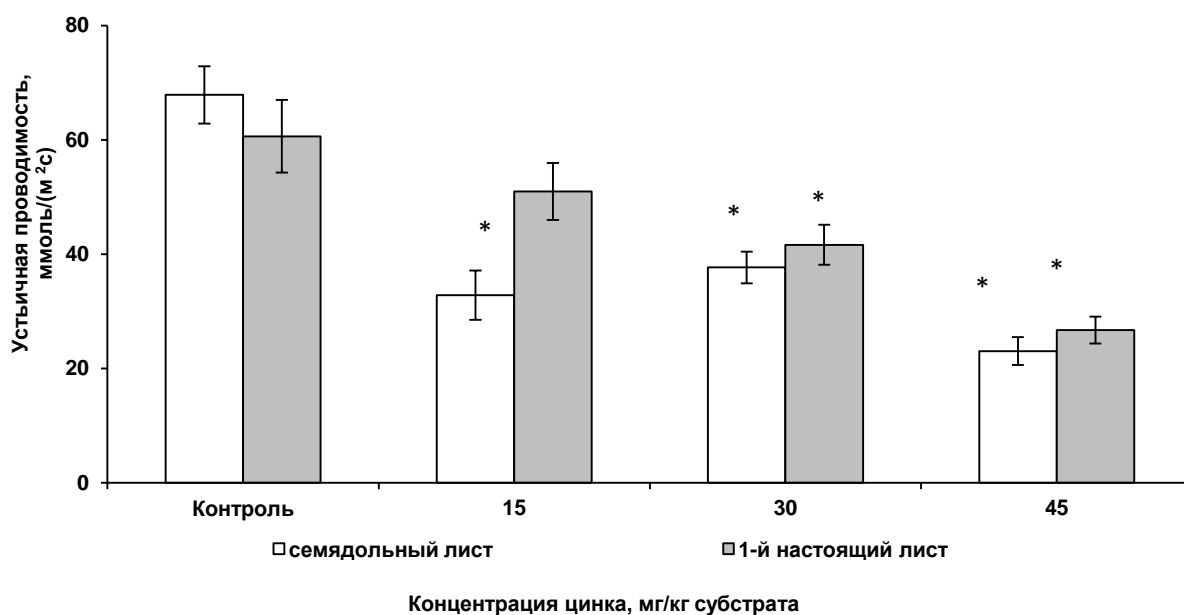


Рис. 4. Устьичная проводимость семядольных и первых настоящих листьев горчицы белой сорта Бельгия в условиях повышенного содержания цинка в субстрате

Успешность функционирования большинства физиологических процессов у растений, особенно в стрессовых условиях, во многом зависит от поддержания необходимого водного баланса клеток и тканей. Важную роль в регуляции водного тока в растении играет интенсивность транспирации и, следовательно, работа устьичного аппарата. В ходе исследования обнаружено, что у растений горчицы значительное снижение (на 44% по сравнению с контролем) интенсивности транспирации в семядольных листьях происходит уже при концентрации цинка 15 мг/кг субстрата и в дальнейшем продолжает уменьшаться с увеличением концентрации металла. В настоящих листьях к подобному эффекту приводили лишь наиболее высокие концентрации цинка (рис. 5).

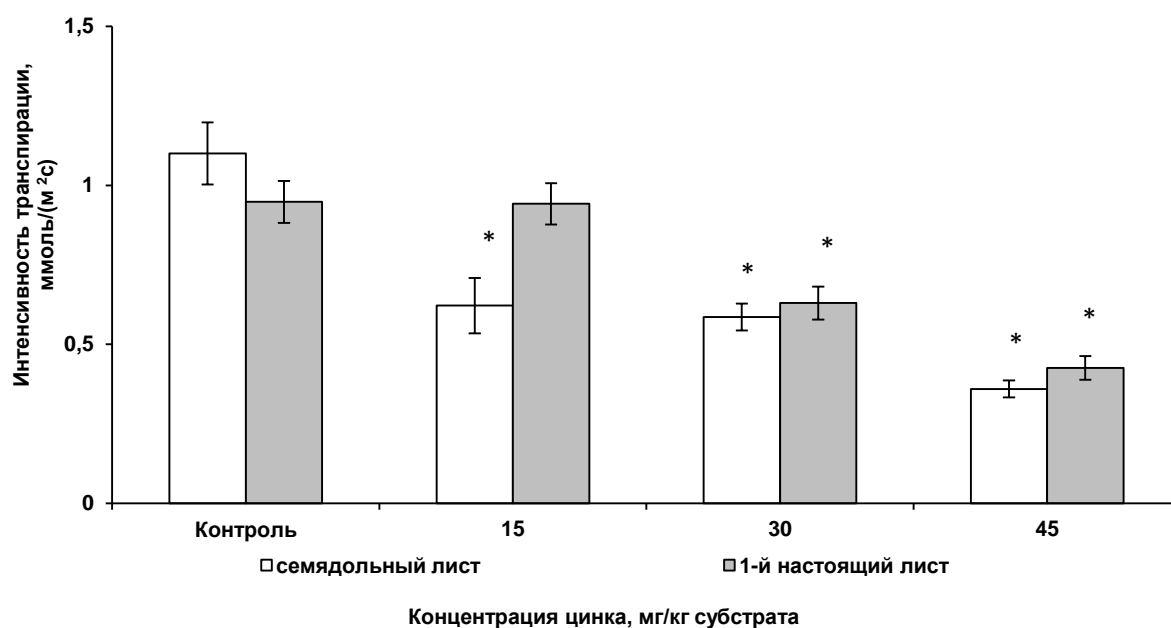


Рис. 5. Интенсивность транспирации семядольных и первых настоящих листьев горчицы белой сорта Бельгия в условиях повышенного содержания цинка в субстрате

Снижение уровня транспирации при повышении содержания цинка в корнеобитаемой среде, вероятно, было направлено на сохранение в этих условиях оводненности тканей корня и побега. В результате снижения оводненности тканей не наблюдалось ни в одном из вариантов опыта (табл. 2). Более того, оводненность тканей корня даже несколько возрастала при усилении стрессового воздействия.

Необходимо также отметить, что при концентрации цинка 30 и 45 мг/кг субстрата наблюдался рост WUE (табл. 2), что связано с увеличением интенсивности видимого фотосинтеза, наблюдаемого при воздействии цинка в концентрации 30 мг/кг субстрата, и снижением транспирации в условиях действия наиболее высоких концентраций металла (30 и 45 мг/кг субстрата).

**Таблица 2. Показатели водного режима растений горчицы белой сорта Бельгия в условиях повышенного содержания цинка в субстрате**

Показатель	Орган	Концентрация цинка, мг/кг субстрата			
		5 (контроль)	15	30	45
Оводненность тканей, % сырой массы	Корень	87,90 ± 0,90	90,81 ± 1,0*	91,50 ± 1,17*	91,73 ± 0,67*
	Побег	89,45 ± 0,60	88,95 ± 0,44	89,34 ± 0,52	90,56 ± 0,19*
WUE, мкмоль CO <sub>2</sub> /ммоль H <sub>2</sub> O	Семядольный лист	1,70 ± 0,16	2,19 ± 0,31	4,99 ± 0,33*	6,44 ± 0,34*
	Настоящий лист	2,80 ± 0,29	2,27 ± 0,25	5,66 ± 0,71*	6,71 ± 0,28*
Сухая биомасса, мг	Корень	15,73 ± 3,25	15,01 ± 2,37	20,13 ± 3,50	16,56 ± 1,94
	Побег	37,32 ± 5,15	38,30 ± 7,21	33,21 ± 3,23	39,72 ± 4,94

В проведенных исследованиях ни при одной из изученных концентраций цинка не наблюдалось значимых изменений сухой биомассы корня и побега, которая во многом является результирующей фотосинтетической активности растений (табл. 2).

Цинк в высоких концентрациях вызывает целый ряд изменений и нарушений в физиологических процессах у растений. Однако устойчивые виды способны и при довольно высоких концентрациях этого металла в корнеобитаемой среде успешно расти и развиваться, не снижая продуктивности [21]. При этом именно способность накапливать в стрессовых условиях необходимый уровень сухой биомассы надземных органов является важным критерием их металлоустойчивости.

Растения горчицы белой при всех изученных концентрациях цинка оказались способными сформировать сухую биомассу надземных органов на уровне контрольных растений. Поскольку накопление биомассы растением во многом зависит от эффективности фотосинтеза и поддержания водного обмена, в данной работе мы уделили внимание именно этим процессам.

Проведенные исследования не выявили ярко выраженного отрицательного воздействия цинка в изученных концентрациях на скорость фотосинтеза у растений горчицы. Более того, цинк в концентрации 30 мг/кг субстрата даже стимулировал этот процесс, причем как в семядольных, так и в настоящих листьях. Во многом этому способствовал высокий уровень хлорофиллов и каротиноидов, который был обнаружен во всех вариантах опыта.

В целом ряде работ указывается на снижение содержания фотосинтетических пигментов в листьях растений при воздействии на них избытка цинка [18, 20]. Однако в основном это связано или с более высокими концентрациями металла, или с менее устойчивыми видами растений.

Поддержание высокого уровня фотосинтеза непосредственно связано с реакциями, протекающими в световую фазу процесса ассимиляции  $\text{CO}_2$  [2]. Отсутствие в наших опытах ингибирующего действия цинка на величину показателя  $F_v/F_m$ , отражающего потенциальную квантовую эффективность ФС II, свидетельствует о высокой работоспособности этой фотосистемы в условиях воздействия металла. Аналогичные данные были получены ранее и у других видов растений [14], что подтверждает устойчивость ФС II к избытку цинка в корнеобитаемой среде.

Следует отметить выявленное отрицательное воздействие цинка в изученных концентрациях на устьичную проводимость. Из литературных данных следует, что металл может вызывать закрывание устьиц, так как в этом случае происходят изменения проницаемости мембран замыкающих клеток и резкое увеличение уровня АБК, приводящее к частичному или полному замыканию устьичной щели [5].

В ранее проведенных исследованиях сотрудников Института биологии Карельского научного центра РАН также было отмечено уменьшение площади устьичной щели, в частности у ячменя в присутствии цинка в повышенных концентрациях [4]. Однако при отсутствии изменений в накоплении биомассы подобный эффект, вероятно, является защитной реакцией растений, направленной на сохранение водообеспеченности тканей в условиях цинкового стресса.

В ходе исследований нами также было выявлено снижение интенсивности транспирации у горчицы при повышении концентрации цинка в корнеобитаемой среде. Поскольку изменение этого показателя соответствовало изменению устьичной проводимости, можно с большой долей уверенности говорить о том, что замедление скорости процесса транспирации было результатом частичного закрытия устьичной щели.

Из литературных данных известно, что цинк может непосредственно влиять на процесс закрытия устьиц, например, за счет нарушения проницаемости мембран и выхода ионов калия. Кроме того, снижение транспирации при высоком уровне цинковой нагрузки может быть вызвано уменьшением количества устьиц вследствие разрушения замыкающих клеток [17]. Однако такие нарушения, как правило, наблюдаются при очень высоких концентрациях цинка и приводят к потере воды растением.

В проведенных исследованиях оводненность тканей побега у опытных растений не снижалась по сравнению с контрольным вариантом. Это, в свою очередь, позволило поддерживать и высокую фотосинтетическую активность растений, даже при наиболее высокой концентрации цинка в корнеобитаемой среде.

По мнению некоторых авторов, возможность растений успешно адаптироваться к стрессовым условиям обеспечивается их способностью эффективно использовать воду в процессе фотосинтеза, что позволяет растительному организму качественно распределять ресурсы и направлять их на синтез пластических веществ, используемых на поддержание роста и накопление биомассы [19]. Что касается проведенных опытов, сохранение высокой фотосинтетической активности на фоне снижения интенсивности транспирации растений в условиях действия цинка способствовало росту показателя WUE, что может свидетельствовать об успешной адаптации горчицы белой к исследуемому стрессовому воздействию.

### **Выводы**

1. Установлено, что растения горчицы белой сорта Бельгия устойчивы к повышенным концентрациям цинка в корнеобитаемой среде.
2. Высокая устойчивость растений обеспечивается поддержанием в условиях повышенных концентраций цинка в корнеобитаемой среде необходимой скорости фотосинтеза за счет высокого содержания фотосинтетических пигментов и сохранения активности ФС II, а также поддержанием на уровне контрольного варианта оводненности тканей корня и побега.



3. Снижение устьичной проводимости и скорости транспирации у растений в условиях повышенных концентраций цинка в субстрате, происходящее вследствие частичного закрытия устьиц, можно считать адаптационным механизмом, направленным на сохранение водного баланса растений.

4. Необходимый уровень фотосинтетических процессов и эффективное использование воды в процессе фотосинтеза позволили растениям, испытывающим воздействие цинка, сформировать сухую надземную биомассу не ниже, чем у растений контрольного варианта.

#### Список источников

1. Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание: учебное пособие. Москва: Высшая школа, 1975. 392 с.
2. Гольцев В.Н., Каладжи Х.М., Паунов М. и др. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений // Физиология растений. 2016. № 6(63). С. 881–907. DOI: 10.7868/S0015330316050055.
3. Ильин В.Б. Тяжелые металлы и неметаллы в системе почва – растение: монография. Новосибирск: Изд-во Сибирского отделения РАН, 2012. 220 с.
4. Казнина Н.М., Батова Ю.В., Лайдинен Г.Ф. и др. Влияние цинка на рост и фотосинтетический аппарат растений пшеницы в условиях оптимума и гипотермии // Труды Карельского научного центра РАН. 2017. № 12. С. 118–124. DOI: 10.17076/eb676.
5. Караваев В.А., Баулин А.М., Гордиенко Т.В. и др. Изменение фотосинтетического аппарата в листьях бобов в зависимости от содержания тяжелых металлов в среде выращивания // Физиология растений. 2001. № 1(48). С. 47–54.
6. Лукин С.В., Солдат И.Е., Пендюрин Е.А. Закономерности накопления цинка в сельскохозяйственных растениях // Агрехимия. 1999. № 2. С. 79–82.
7. Подхватилина С.С. Зависимость структуры сельскохозяйственных земель от уровня загрязненности почв тяжелыми металлами // Бухгалтерский учет и анализ. 2016. № 3. С. 12–18.
8. Постников Д.А., Ромодина Л.В., Кузнецов С.В. и др. Аккумуляция тяжелых металлов растениями белой горчицы (*Sinapis alba* L.) при внесении осадка сточных вод в почву // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2005. Вып. 3. С. 39–47.
9. Рахманкулова З.Ф., Шуйская Е.В., Прокофьева М.Ю. и др. Сравнительная оценка вклада компонентов  $CO_2/H_2O$  обмена в процесс адаптации к засухе у ксерогалофитов семейства Chenopodiaceae с разным типом фотосинтеза // Физиология растений. 2020. Т. 67, № 3. С. 298–311. DOI: 10.31857/S0015330320030197.
10. Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М. и др. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 172 с.
11. Bernardini A., Salvatori E., Guerrini V. et al. Effects of high Zn and Pb concentrations on *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex. Steudel: Photosynthetic performance and metal accumulation capacity under controlled conditions // International Journal of Phytoremediation. 2016. Vol. 18(1). Pp. 16–24. DOI: 10.1080/15226514.2015.1058327.
12. Farias D.R., Schmidt E., Simioni C. et al. Photosynthetic and ultrastructural responses of *Ulva australis* to Zn stress // Micron. 2017. Vol. 103. Pp. 45–52. DOI: 10.1016/j.micron.2017.09.010.
13. Genty B., Briantais J.M., Baker N.R. The Relationship between the Quantum Yield of Photosynthetic Electron Transport and Quenching of Chlorophyll Fluorescence // Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects. 1989. Vol. 990(1). Pp. 87–92. DOI: 10.1016/S0304-4165(89)80016-9.

14. Paunov M., Koleva L., Vassilev A. et al. Effects of Different Metals on Photosynthesis: Cadmium and Zinc Affect Chlorophyll Fluorescence in Durum Wheat // *International Journal of Molecular Sciences*. 2018. Vol. 19(3). Pp. 787–799. DOI: 10.3390/ijms19030787.
15. Santos D., Duarte B., Caçador I. Unveiling Zn hyperaccumulation in *Juncus acutus*: implications on the electronic energy fluxes and on oxidative stress with emphasis on non-functional Zn-chlorophylls // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. 2014. Vol. 140. Pp. 228–239. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2014.07.019.
16. Soleimannejad Z., Sadeghipour H.R., Abdolzadeh A. et al. Physiological responses of white mustard grown in Zn-contaminated Soil // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2020. Vol. 42(8). Pp. 131–145. DOI: 10.1007/s11738-020-03119-8.
17. Subba P., Mukhopadhyay M., Mahato S.K. et al. Zinc stress induces physiological, ultra-structural and biochemical changes in mandarin orange (*Citrus reticulata* Blanco) seedlings // *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2014. Vol. 20(4). Pp. 461–473. DOI: 10.1007/s12298-014-0254-2.
18. Szopiński M., Sitko K., Gieroń Z. et al. Toxic Effects of Cd and Zn on the Photosynthetic Apparatus of the *Arabidopsis halleri* and *Arabidopsis arenosa* Pseudo-Metallophytes // *Frontiers in Plant Science*. 2019. Vol. 10. Pp. 748–761. DOI: 10.3389/fpls.2019.00748.
19. Tambussi E.A., Bort J., Araus J.L. Water use efficiency in C<sub>3</sub> cereals under Mediterranean conditions: a review of physiological aspects // *Annals of Applied Biology*. 2007. Vol. 150(3). Pp. 307–321. DOI: 10.1111/j.1744-7348.2007.00143.x.
20. Vailliant N., Monnet F., Hitmi A. et al. Comparative study of responses in four *Datura* species to a zinc stress // *Chemosphere*. 2005. Vol. 59(7). Pp. 1005–1013.
21. Zalewska M., Nogalska A. Phytoextraction potential of sunflower and white mustard plants in zinc-contaminated soil // *Chilean Journal of Agricultural Research*. 2014. Vol. 74(4). Pp. 485–489. DOI: 10.4067/S0718-58392014000400016.

#### References

1. Gavrilenko V.F., Ladygina M.E., Handobina L.M. Bol'shoj praktikum po fiziologii rastenij. Fotosintez. Dykhanie: uchebnoe posobie [Large workshop on plant physiology. Photosynthesis. Respiration: study guide]. Moscow: Vysshaya shkola; 1975. 392 p. (In Russ.).
2. Goltsev V.N., Kaladzi H.M., Paunov M. et al. Ispol'zovanie peremennoj fluorestsentsii khlorofilla dlya otsenki fiziologicheskogo sostoyaniya fotosinteticheskogo apparata rastenij [Use of variable chlorophyll fluorescence to assess the physiological state of plant photosynthetic apparatus]. *Fiziologiya rastenij = Plant Physiology*. 2016;63(6):881-907. DOI: 10.7868/S0015330316050055. (In Russ.).
3. Il'in V.B. Tyazhelye metally i nemetally v sisteme pochva – rastenie [Heavy metals and non-metals in the soil-plant system]. Novosibirsk: Siberian Department of RAS; 2012. 220 p. (In Russ.).
4. Kaznina N.M., Batova Yu.V., Laidinen G.F. et al. Vliyanie tsinka na rost i fotosinteticheskij apparat rastenij pshenitsy v usloviyakh optimuma i gipotermii [The effect of zinc on the growth and photosynthetic apparatus of wheat under optimal and hypothermic conditions]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences*. 2017;12:118-124. DOI: 10.17076/eb676. (In Russ.).
5. Karavaev V.A., Baulin A.M., Gordienko T.V. et al. Izmenenie fotosinteticheskogo apparata v list'yakh bobov v zavisimosti ot sodержaniya tyazhelykh metallov v srede vyrashchivaniya [Changes in the photosynthetic apparatus in bean leaves depending on the content of heavy metals in the growing medium]. *Fiziologiya rastenij = Russian Journal of Plant Physiology*. 2001;48(1):47-54. (In Russ.).
6. Lukin S.V., Soldat I.E., Pendyurin E.A. Zakonomernosti nakopleniya tsinka v sel'skokhozyajstvennykh rasteniyakh [Patterns of zinc accumulation in agricultural plants]. *Agrokimiya = Agrochemistry*. 1999;2:79-81. (In Russ.).
7. Podkhvatilina S.S. Zavisimost' struktury sel'skokhozyajstvennykh zemel' ot urovnya zagryaznenosti pochv tyazhelymi metallami [Dependence of the structure of agricultural lands on the level of soil contamination with heavy metals]. *Bukhgalterskij uchet i analiz = Accounting and Analysis*. 2016;3:12-18. (In Russ.).
8. Postnikov D.A., Romodina L.V., Kuznetsov S.V. et al. Akkumulyatsiya tyazhelykh metallov rasteniyami belo j gorchitsy (*Sinapis alba* L.) pri vnesenii osadka stochnykh vod v pochvu [Accumulation of heavy metals by white mustard plants (*Sinapis alba* L.) when sewage sludge is introduced into the soil]. *Izvestiya Timiryazevskoj sel'skokhozyajstvennoj akademii = Izvestia of Timiryazev Agricultural Academy*. 2005;3:39-47. (In Russ.).
9. Rakhmankulova Z.F., Shuyskaya E.V., Prokofieva M.Yu. et al. Sravnitel'naya otsenka vklada komponentov CO<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>O obmena v protsess adaptatsii k zasukhe u kserogalofitov semeystva Chenopodiaceae s raznym tipom fotosinteza [Comparative contribution of CO<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>O exchange components to the process of adaptation to drought in xero-halophytes from the family Chenopodiaceae with different types of photosynthesis]. *Fiziologiya rastenij = Russian Journal of Plant Physiology*. 2020;67(3):494-506. DOI: 10.31857/S0015330320030197. (In Russ.).

10. Titov A.F., Talanova V.V., Kaznina N.M. et al. Ustojchivost' rastenij k tyazhelym metallam [Plant resistance to heavy metals]. Petrozavodsk: Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences Press; 2007. 172 p. (In Russ.).
11. Bernardini A., Salvatori E., Guerrini V. et al. Effects of high Zn and Pb concentrations on *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex. Steudel: Photosynthetic performance and metal accumulation capacity under controlled conditions. *International Journal of Phytoremediation*. 2016;18(1):16-24. DOI: 10.1080/15226514.2015.1058327.
12. Farias D.R., Schmidt E., Simioni C. et al. Photosynthetic and ultrastructural responses of *Ulva australis* to Zn stress. *Micron*. 2017;103:45-52. DOI: 10.1016/j.micron.2017.09.010.
13. Genty B., Briantais J.M., Baker N.R. The Relationship between the Quantum Yield of Photosynthetic Electron Transport and Quenching of Chlorophyll Fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects*. 1989;990(1):87-92. DOI: 10.1016/S0304-4165(89)80016-9.
14. Paunov M., Koleva L., Vassilev A. et al. Effects of Different Metals on Photosynthesis: Cadmium and Zinc Affect Chlorophyll Fluorescence in Durum Wheat. *International Journal of Molecular Sciences*. 2018;19(3):787-799. DOI: 10.3390/ijms19030787.
15. Santos D., Duarte B., Caçador I. Unveiling Zn hyperaccumulation in *Juncus acutus*: implications on the electronic energy fluxes and on oxidative stress with emphasis on non-functional Zn-chlorophylls. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. 2014;140:228-239. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2014.07.019.
16. Soleimannejad Z., Sadeghipour H.R., Abdolzadeh A. et al. Physiological responses of white mustard grown in Zn-contaminated Soil. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2020;42(8):131-145. DOI: 10.1007/s11738-020-03119-8.
17. Subba P., Mukhopadhyay M., Mahato S.K. et al. Zinc stress induces physiological, ultra-structural and biochemical changes in mandarin orange (*Citrus reticulata* Blanco) seedlings. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2014;20(4):461-473. DOI: 10.1007/s12298-014-0254-2.
18. Szopiński M., Sitko K., Gieroń Z. et al. Toxic Effects of Cd and Zn on the Photosynthetic Apparatus of the *Arabidopsis halleri* and *Arabidopsis arenosa* Pseudo-Metallophytes. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:748-761. DOI: 10.3389/fpls.2019.00748.
19. Tambussi E.A., Bort J., Araus J.L. Water use efficiency in C<sub>3</sub> cereals under Mediterranean conditions: a review of physiological aspects. *Annals of Applied Biology*. 2007;150(3):307-321. DOI: 10.1111/j.1744-7348.2007.00143.x.
20. Vailliant N., Monnet F., Hitmi A. et al. Comparative study of responses in four *Datura* species to a zinc stress. *Chemosphere*. 2005;59(7):1005-1013.
21. Zalewska M., Nogalska A. Phytoextraction potential of sunflower and white mustard plants in zinc-contaminated soil. *Chilean Journal of Agricultural Research*. 2014;74(4):485-489. DOI: 10.4067/S0718-58392014000400016.

#### Информация об авторах

Е.С. Холопцева – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологической физиологии растений, Институт биологии ФГБУН Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук», holoptseva@krc.karelia.ru.

Н.М. Казнина – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологической физиологии растений, Институт биологии ФГБУН Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук», kaznina@krc.karelia.ru.

#### Information about the authors

E.S. Kholoptseva, Candidate of Biological Sciences, Senior Research Scientist, Laboratory of Plant Ecological Physiology, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biology, holoptseva@krc.karelia.ru.

N.M. Kaznina, Doctor of Biological Sciences, Leading Research Scientist, Laboratory of Plant Ecological Physiology, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Institute of Biology, kaznina@krc.karelia.ru.

Статья поступила в редакцию 16.08.2023; одобрена после рецензирования 20.09.2023; принята к публикации 26.09.2023.

The article was submitted 16.08.2023; approved after reviewing 20.09.2023; accepted for publication 26.09.2023.

© Холопцева Е.С., Казнина Н.М., 2023